

Avaliação cardiovascular e do tempo de mergulho em *Lithobates catesbeianus* após a manipulação de gases intrapulmonares

Roseli Soncini¹, Tatiane V. Franco¹ & Alexandre Giusti-Paiva¹

¹Laboratório de Fisiologia. Departamento de Ciências Biológicas. Universidade Federal de Alfenas. Rua Gabriel Monteiro da Silva, 714, Centro, 37130-000 Alfenas, MG, Brasil. Tel: 3299 1303. Email: tativilhafranco@yahoo.com.br

Abstract. Cardiovascular and the voluntary submergence time in *Lithobates catesbeianus* after the intrapulmonary gases manipulation. The aim of this study was evaluated the effect of intrapulmonary gases administration on the cardiovascular parameters and the time of voluntary submergence in bullfrog (*Lithobates catesbeianus*). Studies like this have a large importance in the understanding about the drive and behaviour in the amphibians dive. Before the experiment beginning, the *L. catesbeianus* was kept in laboratory condition for 24 hours, at least. Then following measures were made: arterial pressure (MAP, mmHg), systolic pressure (SP, mmHg), diastolic pressure (DP, mmHg), pulse pressure (mmHg), heart rate (HR, bpm) and the time of voluntary submergence. The control of this study was the period of emergence, submergence and post-submergence before the gases administration. These gases were administered in subsequent submergences: A) normoxic mixture (21% O₂ / 0,3% CO₂ / N₂ balance); B) hypoxic and hypercapnic mixture (14% O₂ / 7% CO₂ / N₂ balance); C) hyperoxic gas (100% O₂) e D) 100% N₂. The HR was the only altered of the cardiovascular parameters. The HR decreasing about 20% in submergence, but the fall happened before intrapulmonary gases administration. A significant increase was observed in the dive time before intrapulmonary hyperoxic gas administration. In conclusion, the results suggest that the voluntary dive time in *L. catesbeianus* can be longer if the pulmonary O₂ tension is high.

Key words: cardiovascular parameters, dive; gases, *Lithobates catesbeianus*, time of diving.

Resumo: O objetivo desse estudo foi avaliar o efeito da administração de gases intrapulmonares sobre os parâmetros cardiovasculares e o tempo de submersão voluntária em rã (*Lithobates catesbeianus*). A importância de estudos como este é ampliar o conhecimento sobre o controle e comportamento no mergulho de anfíbios. Os experimentos foram iniciados após a *L. catesbeianus* ser mantida no laboratório por, no mínimo, 24 horas. Foram medidas pressão arterial média (PAM, mmHg), pressão sistólica (Psis, mmHg), pressão diastólica (Pdis, mmHg), pressão de pulso (mmHg), frequência cardíaca (FC, bpm) e tempo de submersão voluntária. O período de emergência, submersão e pós-submersão previamente à administração dos gases intrapulmonares foram utilizados como controle. Nas submersões subsequentes foram administrados os gases: A) mistura normóxica (21% O₂ / 0,3% CO₂ / N₂ balanço); B) mistura hipóxica e hipercapnica (14% O₂ / 7% CO₂ / N₂ balanço); C) gás hiperóxico (100% O₂) e D) 100% N₂. Dos parâmetros cardiovasculares analisados, somente a FC alterou, diminuindo em torno de 20% na submersão, no entanto essa redução ocorreu antes da administração dos gases intrapulmonares. Foi observado aumento significativo do tempo de mergulho após a administração do gás hiperóxico. Pode-se concluir dos nossos resultados que o tempo de mergulho voluntário em *L. catesbeianus* pode ser longo se for alta a tensão de O₂ pulmonar.

Palavras-chave: gases; mergulho, parâmetros cardiovasculares, *Lithobates catesbeianus*, tempo de mergulho.

INTRODUÇÃO

A repentina queda da frequência cardíaca (bradicardia) e a redistribuição do fluxo sanguíneo nos tecidos periféricos são os principais mecanismos observados no mergulho nas várias classes de vertebrados (BUTLER & JONES, 1997). Em particular, os anuros apresentam um declínio gradual da

frequência cardíaca (FC) e manutenção ou leves alterações da pressão arterial média (PAM) durante o período de submersão, e *Lithobates catesbeianus* (SHAW, 1802) não difere deste padrão. O efeito do mergulho sobre o sistema cardiovascular é atribuído ao sistema nervoso autônomo. A bradicardia é uma resposta de ordem vagal e a recuperação desta na pós-submersão parece depender somente de um

bloqueio vagal durante mergulhos involuntários por um tempo de 25 minutos em rãs (LILLO, 1979). Para ELLIOTT *et al.* (2002) em momentos de pré e pós-submersão a atividade simpática pode ser predominante, facilitando o rápido deslocamento dos estoques de oxigênio em focas, cujo tempo de mergulhos naturais (voluntários) é de 2 a 6 minutos.

Os principais estudos sobre a duração do mergulho foram realizados com mamíferos (KOORYMAN, 1989; McINTYRE *et al.*, 2002) e aves (BUTLER & STEPHENSON, 1988) os quais sugeriram que o tempo que esses animais permanecem submersos, em mergulhos voluntários, está intimamente relacionado aos estoques de oxigênio. Mergulhos mais profundos e longos observados em tartarugas sugerem que o metabolismo anaeróbico é evidente, o que promove principalmente o decréscimo da pressão arterial de O₂ e acidose metabólica e respiratória (CROCKER *et al.*, 1999). Aparentemente tanto a redução dos níveis de O₂ sanguíneo (abaixo da pressão arterial crítica de O₂) quanto o aumento dos níveis de CO₂ podem estar componentes importantes no ajuste central do comportamento de mergulho (BORG *et al.*, 2004; STEPHENSON, 2005).

Há poucos estudos sobre mergulhos voluntários e ainda são mais escassos os que descrevem, de forma mais detalhadas, sobre o que determina a retomada à superfície em anfíbios. Na tentativa de obter mais dados sobre os efeitos da submersão em rãs, foram avaliadas nesse estudo a duração e as respostas cardiovasculares frente às variações das tensões parciais de gases intrapulmonares durante o mergulho voluntário de *Lithobates catesbeianus*.

MATERIAL E MÉTODOS

Animais experimentais

A espécie de rã *Lithobates catesbeianus*, pertence a família Ranidae, foi introduzida no Brasil para ser fins comerciais por possuírem carne muito apreciada pelo homem. Além disso, são elas historicamente empregadas nas pesquisas biológicas, farmacêuticas e medicinais. Atualmente é considerada um bioindicador ambiental na qual sua presença e sobrevivência demonstra a qualidade do meio ambiente que habitam (BUENO-GUIMARÃES *et al.* 2001).

Adicionalmente, elas são utilizadas para o melhor entendimento do comportamento animal (BEE, 2003).

Os espécimes de rãs utilizadas nesse estudo (n = 30, pesando em torno de 250g) foram adquiridos comercialmente, no setor de Ranicultura da Universidade José do Rosário, Alfenas - MG, no período de novembro a fevereiro. Os animais eram mantidos em tanques com cerca de 150 litros de água que eram renovadas periodicamente, tendo temperatura média de 20°C.

Após a aquisição dos animais, esses foram mantidos no laboratório de Fisiologia, em caixas de 40x40x15, com cerca de 2,0 L de água clorada que era renovada periodicamente e com temperatura média de 27°C, por pelo menos por 24 h antes do procedimento cirúrgico.

Procedimento cirúrgico

Previamente ao procedimento cirúrgico, as rãs foram anestesiadas por imersão parcial em solução de MS 222 (tricaine mathanesulfonate, 3 g/L). Após perda completa de todos os reflexos e interrompidos por completo os episódios respiratórios, as rãs foram posicionadas em decúbito ventral e foi realizada uma incisão de cerca de 2 cm na região medial da coxa esquerda. Um cateter de polietileno composto por um segmento PE-10 de 1,5 cm de comprimento, ligado a um cateter PE-50 de 15 cm, foi introduzido na artéria femoral, para registro de pressão arterial média. A extremidade livre do cateter foi fixada na região dorsal do animal. Os cateteres foram mantidos preenchidos com solução Ringer heparinizada (DE LA LANDE *et al.*, 1962; BOUTILIER *et al.*, 1979).

Posteriormente, com o animal ainda anestesiado, foi implantado um cateter PE-150 de cerca de 6 cm de comprimento no pulmão esquerdo, sendo que 1 cm foi introduzido e fixado, a extremidade livre do cateter foi utilizada para a administração intrapulmonar de gases.

Finalizados os procedimentos cirúrgicos, os animais foram tratados com antibiótico (Baytril) e antiinflamatório (Dexametasona) na dosagem de 1mL/100g de peso e mantidos em recipiente com água clorada, cerca de 150 mL, por 24 horas, à temperatura ambiente para se recuperarem do processo cirúrgico.

Registro dos parâmetros cardiovasculares e do tempo de submersão

O registro de pressão arterial média (PAM, mmHg), pressão sistólica (P_{sis}, mmHg), pressão diastólica (P_{diast}, mmHg), pressão de pulso (mmHg) e a frequência cardíaca (FC, bpm) foi obtido através da conexão do cateter da artéria femoral a um transdutor de pressão modelo TSD 104 A acoplado ao sistema Biopac MP100 (Santa Bárbara-Califórnia). A FC foi obtida contando o número de pulsos da pressão num período de 15 segundos.

O tempo de mergulho e emersão voluntários foram avaliados por observação direta, utilizando um cronômetro para marcar o tempo. Os parâmetros cardiovasculares e o tempo de submersão foram analisados no início de cada experimento (controle) e após a administração intrapulmonar de gases.

Administração dos gases intrapulmonares

A administração de gases intrapulmonares foi realizada por meio de seringas conectadas ao cateter introduzido no pulmão. O volume máximo do pulmão em *Lithobates catesbeianus* é em torno de 90mL/Kg (GLASS *et al.*, 1981). Com base nesse dado, foram injetados 15 mL de cada um dos gases: A) mistura normóxica (21% O₂ / 0,3% CO₂ / N₂ balanço); B) mistura hipóxica e hipercapnica (14% O₂ / 7% CO₂ / N₂ balanço); C) gás hiperóxico (100% O₂) e D) 100% N₂. O tempo de administração dos 15 mL foi em torno de 10 segundos.

Procedimento experimental

Após o período de 24 horas de recuperação pós-cirúrgica, as rãs foram colocadas em um recipiente, com dimensões de 40x40x15cm, contendo 13L de água, cuja temperatura foi mantida em torno de 27°C. Foi permitido aos animais um período de 30 min para se aclimatarem com a luminosidade, espaço para natação, movimentação dos observadores entre outros. Após os 30 min de aclimação, foram obtidos os registros dos parâmetros cardiovasculares (PAM, FC, P_{sis}, P_{diast} e pressão de pulso) e o tempo de emersão e submersão voluntárias. Os registros dos parâmetros mencionados acima durante os períodos de emersão, submersão e pós-submersão

anterior à administração dos gases intrapulmonares foram considerados como controle. Posteriormente ao registro controle foram administrados os gases. A aplicação dos gases foi realizada após o período de submersão voluntária, sendo esses administrados um por vez subseqüentemente ao mergulho. O registro dos parâmetros cardiovasculares e do tempo de emersão e submersão voluntárias foi obtido no decorrer de todo o experimento, ou seja, tanto no controle como nos períodos de submersão em que foram aplicados os gases.

Análise estatística

Os dados foram analisados usando-se ANOVA e em seguida o pós-teste Tukey (GraphPad Prism, versão 4.0). Foi aceito diferença estatística para P<0,05.

RESULTADOS

Os dados cardiovasculares registrados durante a emersão, submersão e pós-submersão voluntárias das rãs, foram: frequência cardíaca (FC, bpm), pressão arterial média (PAM, mmHg), pressão sistólica (P_{sis}, mmHg), pressão diastólica (P_{diast}, mmHg) e pressão de pulso (mmHg), e estão agrupados na Figura 1. Os valores indicados como controle, são referentes aos parâmetros mencionados acima durante a emersão, submersão e pós-submersão anterior à administração de gases intrapulmonares. Nessa condição, a FC reduz significativamente durante a submersão e quando o animal retorna à superfície (pós-submersão) os valores retomam o padrão registrado na antes da submersão (Fig.1A). A magnitude da redução da FC, durante a submersão, não se altera com a administração intrapulmonar de 15 mL de gases (mistura normóxica, hipóxica e hipercapnica, 100% O₂ e 100% N₂). A PAM tende a manter-se estável e seus níveis não são alterados com a aplicação dos gases intrapulmonares (Fig.1B). A P_{sis}, P_{diast} e a pressão de pulso não se alteraram significativamente durante a submersão nas condições estudadas (Fig.1C, 1D e 1E).

A duração da submersão ou mergulho foi registrada durante o controle e após a administração

intrapulmonar dos gases (Fig.2). A duração do mergulho antes da aplicação dos gases foi de $2,8 \pm 0,68$ minutos e a após a aplicação dos gases a duração do mergulho não difere significativamente desse valor, exceto após a administração de 100% de O_2 que a duração de mergulho do de $12,65 \pm 3,14$ minutos.

DISCUSSÃO

De acordo com LILLO (1979) e com o presente estudo, *Lithobates catesbeianus* apresenta queda gradual da frequência cardíaca (FC) durante a submersão, enquanto que a pressão arterial média (PAM) tende a manter-se estável ou varia pouco. Estudos prévios indicam que a bradicardia pode ser de 25 a 50% dos valores obtidos durante a emersão (JONES *et al.*, 1973; FEDAK *et al.*, 1988; ELLIOTT *et al.*, 2002) e tal efeito fisiológico é evidente em quase todos os vertebrados que mergulham (LILLO, 1979). No presente estudo houve redução da FC em torno de 20% durante a submersão e na pós-submersão, a FC retoma rapidamente os valores obtidos durante o período de emersão. Estudos clássicos em anuros (LILLO, 1979) e em outros vertebrados (SIGNORE & JONES, 1996; ELLIOTT, 2002) sugerem que a queda da FC, que ocorre durante a submersão, é devido a um aumento da atividade vagal, já a recuperação da FC na pós-submersão, deve-se a uma inibição desta atividade. Contudo, para SIGNORE & JONES (1996) e ELLIOTT (2002), além de um bloqueio da atividade vagal, a estimulação simpática também pode estar ocorrendo ao final do mergulho, promovendo o aumento da FC em direção aos níveis de emersão. As respostas autonômicas mencionadas estão relacionadas com informações sensoriais ("inputs"), provenientes dos receptores periféricos quimiossensíveis (BAMFORD & JONES, 1975; BUTLER & STEPHENSON, 1988; FURILLA & JONES, 1986). Para JONES & PURVES (1970) ao menos 85% da resposta à bradicardia é devido à estimulação de quimiorreceptores dos corpos carotídeos por hipóxia e hipercapnia no sangue durante o mergulho. Contudo, tais receptores apresentam segundo BAMFORD & JONES (1975) e BUTLER & STEPHENSON (1988), uma importância relativa no ajuste cardiovascular

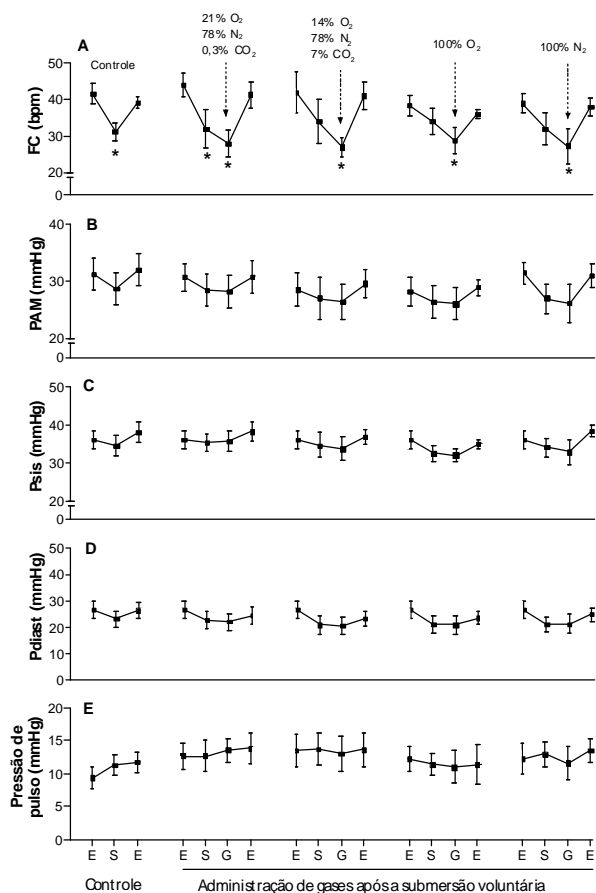


Figura 1. Efeito da administração de gases (G) intrapulmonares sobre a frequência cardíaca (FC, 1A), pressão arterial média (PAM, 1B), pressão sistólica (Psis; 1C), pressão diastólica (Pdiast, 1D) e pressão de pulso (1E) durante episódios de submersão (S) e emersão (E) em *Lithobates catesbeianus* (n=5). O * indica $P < 0,05$ em relação ao controle.

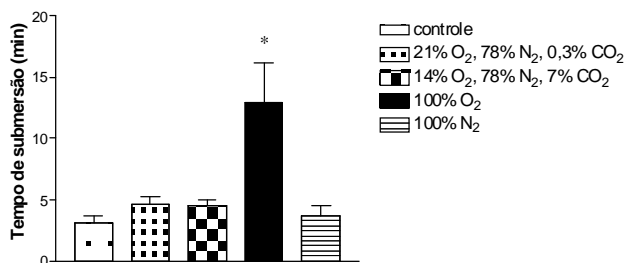


Figura 2. Efeito da administração de gases intrapulmonares sobre a duração do mergulho voluntário em *Lithobates catesbeianus*. O * indica $P < 0,05$ em relação ao controle.

durante a submersão em patos, pois em mergulhos de longa duração estes receptores provêm apenas parte da informação para a bradicardia.

Os dados obtidos no presente estudo demonstraram que em rãs a magnitude da queda da FC ocorre independente da concentração de gases intrapulmonares e que as pressões arteriais média, sistólica, diastólica e de pulso não alteraram significativamente durante a submersão. O bloqueio da atividade simpática, pela inativação β -adrenérgica sobre o coração e pela diminuição da atividade α -adrenérgica (LILLO, 1979; ELLIOTT *et al.*, 2002) sobre a musculatura lisa vascular em determinados tecidos pode explicar a manutenção dessas pressões. Segundo MOALI *et al.* (1980) e BOUTILIER *et al.* (1986) o aumento da resistência periférica total, responsável pela redistribuição de sangue que ocorre durante a submersão, pode contribuir para a manutenção das pressões sistólica, diastólica e conseqüentemente da pressão sanguínea. Variações não significativas das pressões obtidas no presente estudo podem estar associadas com a redistribuição de sangue como mencionado pelos autores citados acima. Porém, essa redistribuição de sangue pode ter uma maior importância no que diz respeito à conservação dos estoques de O_2 . Segundo BOUTILIER *et al.* (1986), durante mergulhos voluntários, em condições de baixa oxigenação, os pulmões comparados com a pele, recebem uma alta proporção de fluxo sanguíneo pulmocutâneo. Este mecanismo pode ser interpretado como um reajuste do fluxo sanguíneo em direção a um local de troca de gases com alta pressão parcial de O_2 . Conforme MOALI *et al.* (1980), o fluxo da artéria cutânea reduz durante a submersão em um terço comparado ao período de emersão.

Enfatizando os dados da Figura 1A do presente estudo, sugere-se que a FC cai até a um nível que permite adequado fluxo sanguíneo aos tecidos. ELLIOTT (2002) demonstrou que este nível pode estar associado à completa ativação de receptores muscarínicos (receptores M2). Assim, a magnitude da queda da FC durante o mergulho é independente das concentrações de O_2 e CO_2 intrapulmonar e do sangue arterial. BORG *et al.* (2004) também sugerem que a frequência cardíaca durante o mergulho não

é afetada por hiperóxia e hipercapnia, mas em mergulhos longos após severa hipóxia, a FC pode declinar gradualmente. Alguns estudos realizados por MILLARDI *et al.* (1973) e WOAKES & BUTLER (1983) sugeriram que a intensidade da bradicardia pode depender do nível de atividade física que os animais executam durante a submersão.

Por outro lado, o tempo de mergulho pode estar intimamente relacionado com a concentração dos gases intrapulmonares. Na Figura 2 observar-se que a administração de alta concentração de O_2 intrapulmonar favorece mergulhos mais longos, mas não altera o padrão cardiovascular do animal em submersão. Assim, sugere-se que ao contrário do ajuste da FC, o controle do tempo de mergulho está intimamente relacionado com informações vindas de receptores que detectam a queda de O_2 no sangue arterial. De acordo com BUTLER & STEPHENSON (1988) o O_2 é um fator importante na determinação da duração do mergulho, principalmente quando sua concentração no sangue é crítica, sendo que nessa condição os animais retornam a superfície. Sendo assim, os ajustes no comportamento do mergulho ocorrem preferencialmente para manter a concentração de gases no sangue. Mas, por outro lado, quando os ajustes comportamentais são limitados, como em mergulhos extensos, um ajuste cardiovascular pode ser evocado.

A duração do mergulho em pingüins e mamíferos marinhos é dependente da magnitude e taxa de depleção dos estoques de O_2 do pulmão, do sangue e músculo (BUTLER & JONES, 1997). Estudos com focas (ELLIOTT, 2002) e com toupeiras (MCINTYRE *et al.*, 2002) demonstraram que mecanismos que conservam O_2 , como baixo custo metabólico e alta capacidade de estoque de O_2 , podem potencialmente aumentar o limite de mergulho aeróbico. Em pássaros que mergulham os sacos aéreos são usados como a principal fonte de O_2 (BUTLER & JONES, 1997; STOCKARD *et al.*, 2005). Sabe-se que focas, leões marinhos e outros mergulhadores marinhos mergulham com 40-60% da capacidade máxima do pulmão (KOOYMAN *et al.*, 1971). Alternativamente, estes utilizam a hemoglobina e mioglobina como estoques de O_2 para serem utilizados em atividades aeróbicas (KOOYMAN,

1982). Nesse sentido, o presente estudo apresenta dados de mergulhos rasos e voluntários, indicando o possível predomínio do metabolismo aeróbico, nos quais o principal estoque de O₂ usado pelas rãs é o pulmão.

De acordo com os dados obtidos nesse estudo, conclui-se, que a queda da FC em *Lithobates catesbeianus*, durante a submersão voluntária, não é dependente da concentração de O₂ e CO₂ intrapulmonares e arteriais. Porém a duração da submersão de rãs pode depender da tensão de O₂ contida no interior dos pulmões.

AGRADECIMENTOS

Esse trabalho foi realizado sem qualquer auxílio financeiro e contou com a contribuição das graduandas Edna Cristiane Nunes e Tatiane Vilhena Franco para a compra, o transporte e a manutenção das rãs no Laboratório de Fisiologia e Farmacologia do Departamento de Ciências Biológicas da UNIFAL-MG. Os autores agradecem ao Fernando Ponciano pelo suporte técnico e apoio moral.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAMFORD, O.S. & JONES, D.R. 1975. Respiratory and cardiovascular interactions in ducks: the effect of lung denervation on the initiation of and recovery from some cardiovascular responses to submergence. *Journal of Physiology* 259: 575-598.
- BEE, MA. 2003. Experience-based plasticity of acoustically evoked aggression in a territorial frog. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology* 189(6):485-496.
- BORG, K.A.; MILSON, W.K. & JONES, D.R. 2004. The effect of O₂ and CO₂ on the dive behaviour and heart rate of lesser scaup ducks (*Aythya affinis*): quantification of the critical PaO₂ that initiates a diving bradycardia. *Respiratory Physiology and Neurobiology* 144 (2-3): 263-279.
- BUENO-GUIMARÃES, H.M. *et al.* 2001. Tadpole epithelium test: potential use of *Rana catesbeiana* histopathologic epithelial changes to evaluate aquatic pollution. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 67(2):202-209.
- BOUTILIER, R.G.; GLASS, M.L. & HEISLER, N. 1986. The relative distribution of pulmocutaneous blood flow in *Lithobates catesbeianus*: effects of pulmonary or cutaneous hypoxia. *The Journal Experimental Biology*, 126: 33-39.
- BOUTILIER, R. G. *et al.* 1979. Acid-base relationships in the blood of the toad (*Bufo marinus*). The effects of environmental CO₂. *The Journal Experimental Biology* 82: 331-344.
- BUTLER, P.J. & STEPHENSON, R. 1988. Chemoreceptor control of heart rate and behaviour during diving in the tufted duck (*Aythya fuligula*). *Journal of Physiology* 397: 63-80.
- BUTLER, P.L. & JONES, D.R. 1997. Physiology of diving of birds and mammals. *Physiology Review* 77: 837-899.
- CROCKER, C.E.; ULTSCH, G.R. & JACKSON, D.C. 1999. The physiological of diving in a north-temperate and three tropical turtles species. *Journal. Comparative Physiology (B)* 169: 249-255.
- DE LA LANDE, I.S.; TYLER, M.J. & PRIDMORE, B.J. 1962. Pharmacology of the heart of Tiliqua (Trachysaurus) rugosa (the sleepy lizard). *Aust. Journal of Experimental Biology Medical Science* 40: 129-137.
- ECKERT, R. 2000. *Fisiologia Animal: Mecanismos e Adaptações*. 4 ed. Rio de Janeiro, Guanabara-Koogan.
- ELLIOTT, N.M.; ANDREWS, R.D. & JONES, D.R. 2002. Pharmacological blockade of the dive response: effects on heart rate and diving behaviour in the harbour seal (*Phoca vitulina*). *The Journal of Experimental Biology* 205 (23): 3757-3765.
- FEDAK, M.A.; PULLEN, M.R. & KANWISHER, J. 1988. Circulatory responses of seals to periodic breathing: heart rate and breathing during exercise and diving in the laboratory and open sea. *Canadian Journal of Zoology* 66: 53-60.
- FURILA, R.A & JONES, D.R. 1986. The cardiac response of nasal receptors to the cardiac response to diving in restrained and unrestrained redhead ducks (*Aythya americana*). *The Journal of Experimental Biology*, 121: 227-238.
- GLASS, M.L.; BURGGREN, W.W. & JOHANSEN, K. 1981. Pulmonary diffusing capacity of the bullfrog (*Lithobates catesbeianus*). *Acta Physiological Scandinavian* 113: 485-490.
- JONES, D.R. & PURVES, N.J. 1970. The Carotid body in the duck and the consequences of its denervation upon the cardiac responses to immersion. *Journal of Physiology* 211: 279-294.
- JONES, D.R. *et al.* 1973. Heart rate during breath-holding and diving in the unrestrained harbor seal (*Phoca vitulina richardi*). *Canadian Journal of Zoology* 51: 671-680.
- KOORYMAN, G.L. *et al.* 1971. Pulmonary function in freely diving Weddell seals, *Leptonychotes weddelli*. *Respiratory Physiology* 12: 271-282.
- KOORYMAN, G.L. 1982. How marine mammals dive. pp.151-160. *In: TAYLOR, C.R.; JOHANSEN, K.; BOLIS, L. (eds.). A Companion to Animal Physiology*. Australia, Cambridge University Press. 365p.
- KOORYMAN, G.L. 1989. *Diverse divers: Physiology and Behaviour*. Berlim: Springer-Verlag.

- LILLO, R.S. 1979. Autonomic cardiovascular control during submergence and emergence in bullfrogs. *American Journal of Physiology* 237 (3): 210-216.
- MCINTYRE, I.W.; CAMPBELL, K.L. & MACARTHUR, R.A. 2002. Body oxygen stores, aerobic dive limits and diving behaviour of the star-nosed mole (*Condylura cristata*) and comparisons with non-aquatic talpids. *The Journal of Experimental Biology* 205: 45-54.
- MILLARD, R.W.; JOHANSEN, K. & MILSON, W.K. 1973. Radiotelemetry of cardiovascular responses to exercise and diving in penguins. *Comparative Biochemistry and Physiology* 46: 227-240.
- MOALLI, R. *et al.* 1980. Skin circulation of the frog, *Rana catesbeiana*: distribution and dynamics. *Respiration Physiology* 40: 137-148.
- SIGNORE, P.E. & JONES, D.R. 1996. Autonomic nervous control of heart rate in Muskarats during exercise in air and under water. *The Journal of Experimental Biology* 199: 1563-1568.
- STEPHENSON, R. Physiological control of diving behaviour in the Weddell seal *Leptonychotes weddelli*: a model based on cardiorespiratory control theory. *Journal of Experiment Biology* 208(10):1971-91.
- STOCKARD, T.K. *et al.* 2005. Air sac PO₂ and oxygen depletion during dives of emperor penguins. *The Journal of Experimental Biology* 208: 2973-2980.
- WOAKES, A.J. & BUTLER, P.J. 1983. Swimming and diving in tufted ducks, *Aythya fuligula*, with particular references to heart rate and gas exchange. *The Journal of Experimental Biology* 107: 311-329.

Recebido: 26/02/2008
Revisado: 26/10/2008
Aceito: 26/11/2008