
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)

JUSSARA NASCIMENTO CHAVES

**METABOLISMO ENERGÉTICO E
TERMORREGULAÇÃO DO TUCANO-TOCO
(*Ramphastos toco*)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Rio Claro
2015

JUSSARA NASCIMENTO CHAVES

METABOLISMO ENERGÉTICO E TERMORREGULAÇÃO DO
TUCANO-TOCO (*Ramphastos toco*)

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientador: Denis Otávio Vieira de Andrade

Rio Claro
2015

598.2 Chaves, Jussara Nascimento
C512m Metabolismo energético e termorregulação do
Tucano-toco (*Ramphastos toco*) / Jussara Nascimento Chaves.
- Rio Claro, 2015
31 f. : il., gráfs., tabs., fots.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Denis Otávio Vieira de Andrade

1. Ave. 2. Janela térmica. 3. Troca de calor. 4. Taxa
metabólica. 5. Zona de neutralidade térmica. 6. Homeostase
térmica. I. Título.

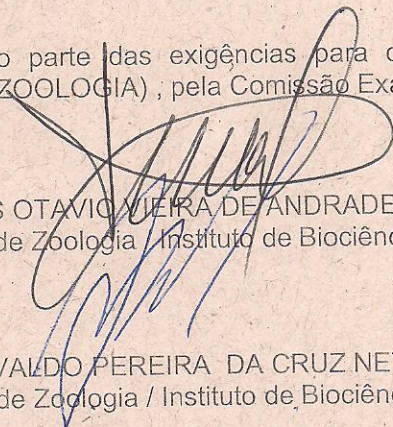
CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: METABOLISMO ENERGÉTICO E TERMORREGULAÇÃO DO TUCANO-TOCO
(Ramphastos toco)

AUTORA: JUSSARA NASCIMENTO CHAVES

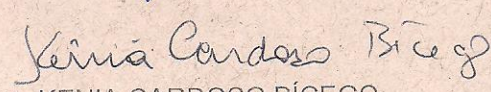
ORIENTADOR: Prof. Dr. DENIS OTAVIO VIEIRA DE ANDRADE

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de MESTRE EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA), pela Comissão Examinadora:



Prof. Dr. DENIS OTAVIO VIEIRA DE ANDRADE
Departamento de Zoologia / Instituto de Biociências de Rio Claro

Prof. Dr. ARIIVALDO PEREIRA DA CRUZ NETO
Departamento de Zoologia / Instituto de Biociências de Rio Claro


Profa. Dra. KENIA CARDOSO-BÍCEGO
Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal / Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal

Data da realização: 26 de junho de 2015.

Dedico essa dissertação aos meus pais Julio e Níce, que desde pequena fizeram com que eu admirasse a beleza da natureza, especialmente dos animais. Eles despertaram em mim a curiosidade de tentar compreender o comportamento e instintos dos animais, o porquê das cores, das formas, das características peculiares de cada um deles. A minha paixão pela fisiologia me faz entender um pouco mais sobre esses “mistérios” da natureza, e é um prazer poder compartilhar o pouco que sei com eles.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer a Deus, por diariamente ter me dado forças através de sua Palavra (pela Bíblia ou através de pessoas) para que todos os meus deveres, tarefas e objetivos ao longo desse estudo fossem cumpridos e alcançados com empenho, dedicação e amor.

Gostaria de agradecer muito à minha família, que me deu todo o apoio e incentivo que eu precisava. Meu sincero “muito obrigada” à minha mãe Nice, que buscou sempre minha proteção e bem-estar, ao meu falecido pai Julio, amante dos bichos e da natureza, que com certeza me acompanhou durante todas as etapas do estudo, à minha irmã Jeane que me ajudou com toda a parte chata das normas e formatação da dissertação, à minha irmã Juliana, minha madrinha Tilú e meu cunhado Xande.

Sem a ajuda de todos os meus amigos e familiares, seria impossível ter medido a temperatura cloacal dos tucanos em todas as madrugadas durante um ano inteiro de coleta de dados. Por isso, muito obrigada a todos vocês que perderam horas de sono, levaram bicadas, seguraram os tucas para mim e me fizeram companhia nas noites de experimento: Jeane, Ni, Tilú, Gui, Luá, Biguinha, Bruno, Dani, Brejela, Lê, Lary, Noé, Puca, Lambari, Hulck, Goiás, Fran, Sissi e Léo, Sabrina, Bruno Santos, Gustavo, Carioca, Malú, Muzambinho, Cascão e também aos seguranças da Unesp que várias vezes me acompanharam na saída do Jacarezário. Agradeço também ao Jonny, Airton e Marcelo, que me ajudaram a alimentar os tucanos de final de semana e no fim de ano por 6 anos (desde a Graduação). Ao Nelori e Penapolense que contribuíram para meus conhecimentos sobre respirometria.

Agradeço ao professor Ariovaldo Neto, que além de suas contribuições para com a metodologia e análise dos dados, me emprestou um equipamento indispensável à pesquisa. Ao Gui Gomes, que além de me ajudar nas madrugadas (sempre levando comida boa/gorda) também forneceu todos os equipamentos necessários para o cálculo da condutividade térmica do material isolante do bico dos tucanos, me acompanhou nesse experimento e também me ajudou com as análises estatísticas e com dicas importantes sobre a escrita da dissertação. Ao Paul Schaeffer, meu orientador durante o intercâmbio nos EUA, que me ensinou muito

sobre metabolismo e fisiologia de aves, sempre com muita paciência e companheirismo. Ao Glenn Tattersall, querido pesquisador que contribuiu para a idéia principal desse trabalho.

Ao meu orientador Denis que me concedeu a vaga de mestrado e me deu a oportunidade de trabalhar com aquilo que amo, além de ter aberto muitas portas para mim na área da pesquisa. Sou muito grata por ele ter me ajudado a cuidar dos tucanos e por ter permitido que eu dedicasse exclusivamente os últimos três meses do estudo na escrita e desenvolvimento da dissertação. Obrigada por me fazer crescer!

Finalmente, agradeço à FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo), que por meio de apoio financeiro, permitiu o desenvolvimento e finalização desse projeto de pesquisa.

*“Vai, pois, come com alegria o teu pão e bebe com coração contente o teu vinho,
pois já Deus se agrada das tuas obras.
Em todo o tempo sejam alvas as tuas roupas, e nunca
falte o óleo sobre a tua cabeça.
Goza a vida com a mulher que amas, todos os dias da tua vida vã, os quais Deus
te deu debaixo do sol, todos os dias da tua vaidade; porque esta é a tua porção
nesta vida, e no teu trabalho,
que tu fizeste debaixo do sol.
Tudo quanto te vier à mão para fazer, faze-o conforme as tuas forças, porque
na sepultura, para onde tu vais, não há obra nem projeto, nem conhecimento,
nem sabedoria alguma.”*

Eclesiastes 9:7-10

RESUMO

A regulação da temperatura corpórea dos endotérmicos envolve ajustes na taxa de troca de calor entre o animal e o ambiente. Um destes mecanismos consiste na modulação da temperatura superficial de áreas específicas do corpo via ajustes vasomotores para promover conservação ou dissipação do calor corpóreo. Este ajuste termorregulatório é fundamental para manutenção da temperatura corpórea ao longo de uma faixa de temperatura moderada, denominada Zona de Neutralidade Térmica (ZNT), sem aumento da taxa metabólica (TM). As janelas térmicas, regiões do corpo pouco isoladas e altamente vascularizadas, são muito eficientes na dissipação de calor corpóreo através desse mecanismo. O bico do tucano-toco (*Ramphastos toco*) foi descrito como uma janela térmica altamente eficiente, atuando de forma muito relevante na homeostase térmica dessa ave. Por isso, é possível que os ajustes na troca de calor através do bico desempenhem um papel central na delimitação da ZNT desta ave. Portanto, o objetivo do presente trabalho foi determinar a contribuição das trocas de calor através do bico de *R. toco* nos limites superior e inferior da ZNT. Para tal, medimos a taxa metabólica dos tucanos ao longo de uma faixa de temperatura ambiente de 0 a 35°C (a cada 5°C). As medições de TM foram feitas com o bico em sua condição intacta (grupo controle) e, posteriormente, com o bico isolado artificialmente (grupo experimental). O limites da ZNT, 9,5 - 25,0°C para o grupo controle e 10,8 - 23,3°C para o grupo experimental, não diferiram entre os tratamentos. A TM diferiu entre os tratamentos somente sob temperaturas elevadas (30 a 35°C), atingindo valores de 0,97 mlO₂.g⁻¹.h⁻¹ (±0,06) para o grupo controle e 1,20 mlO₂.g⁻¹.h⁻¹ (±0,07) para o grupo experimental a 35°C. Estes resultados indicam que, sob temperaturas elevadas, o isolamento do bico comprometeu as trocas de calor com o ambiente, de forma que a TM se elevou além dos padrões normais para promover dissipação do excesso de calor corpóreo, implicando em maior custo energético envolvido na termorregulação comparado ao grupo controle. Portanto, o bico do tucano-toco possui um papel fundamental na homeostase térmica dessa ave através da dissipação de calor para o ambiente realizada mecanismos que envolvem baixo custo energético.

Palavras-chave: janela térmica. troca de calor. taxa metabólica. zona de neutralidade térmica. homeostase térmica.

ABSTRACT

Body temperature regulation in endotherms involves adjustments in heat exchange rates between the animal and the environment. One of those mechanisms include the modulation of the surface temperature of specific areas of the body through vasomotor adjustment promoting dissipation or conservation of body heat. This thermoregulatory adjustment is essential for maintenance of body temperature over a moderate temperature range, known as thermal neutral zone (TNZ), without increasing the metabolic rate (MR). Thermal windows are body regions poorly insulated and highly vascularized that are particularly efficient for heat dissipation through that mechanism. The beak of the toco-toucan (*Ramphastos toco*) was described as a highly efficient thermal window, assisting the thermal homeostasis of this bird. Therefore, is possible that the heat exchange adjustments through the beak have an important role on delimitation of TNZ. Hence, our goal in this study was to determinate the contribution of heat exchanges through de beak of *R. toco* on the amplitude and limits (lower and upper) of TNZ. For that, we measured metabolic rate, through oxygen consumption, over a range of ambient temperature from 0 to 35°C (every 5°C). MR measurements were made in birds with the beak intact (control group) and subsequently with the beak artificially insulated (experimental group). The limits of TNZ, 9.5-25.0°C for the control group and 10.8-23.3°C for the experimental group, did not differ between the treatments. MR differed among treatments only at elevated temperatures (30 and 35°C), reaching values of 0.97 mlO₂.g⁻¹.h⁻¹ (± 0.06) for the control group and 1.20 mlO₂.g⁻¹.h⁻¹ (± 0.07) for the experimental group at 35°C. These results indicate that under high temperatures, the insulation of the beak compromised the heat exchange with the environment, so the MR increased above normal to dissipate the excessive body heat, resulting in increased energetic cost involved in thermoregulation compared to the control group. Therefore, the beak of toco-toucan is essential for thermal homeostasis through body heat dissipation to the environment by thermoregulatory adjustments of low energetic cost.

Key-words: thermal window. heat exchange. metabolic rate. thermal neutral zone. thermal homeostasis.

SUMÁRIO

| | Página |
|---|--------|
| 1. INTRODUÇÃO | 10 |
| 2. MATERIAIS E MÉTODOS | 13 |
| 2.1 Animais | 13 |
| 2.2 Protocolo experimental | 13 |
| 2.2.1 <i>Preparação para os experimentos</i> | 13 |
| 2.2.2 <i>Medição da taxa metabólica</i> | 14 |
| 2.2.3 <i>Condutividade térmica do material isolante</i> | 15 |
| 2.3 Análise de dados | 18 |
| 2.3.1 <i>Taxa metabólica</i> | 18 |
| 2.3.2 <i>Condutância térmica</i> | 19 |
| 2.4 Análises estatísticas | 19 |
| 2.4.1 <i>Limites da ZNT</i> | 19 |
| 2.4.2 <i>Variância entre os dados</i> | 20 |
| 3. RESULTADOS | 20 |
| 4. DISCUSSÃO | 24 |
| 5. CONCLUSÃO | 26 |
| 6. REFERÊNCIAS | 27 |

1 INTRODUÇÃO

Os animais endotérmicos utilizam-se primordialmente da produção de calor metabólico para a regulação da temperatura corpórea o que, por sua vez, implica em um alto custo energético (KOTEJA, 2004). Para a manutenção da temperatura corpórea em níveis adequados, estes animais devem então equacionar as taxas de produção de calor com as taxas de troca de calor com o ambiente (DAWSON; WHITTOW, 2000; MCNAB, 1974). Quando os endotérmicos encontram-se sob uma determinada faixa de temperatura ambiente, denominada zona de neutralidade térmica (ZNT), o custo energético envolvido nos processos termorregulatórios é mínimo. Entre a temperatura crítica inferior (TCI) e a temperatura crítica superior (TCS), que delimitam a ZNT, a taxa metabólica (TM) é reduzida e independe da temperatura ambiente (MCNAB, 2002; SCHOLANDER et al., 1950). A TM mais baixa dos endotérmicos, denominada taxa metabólica basal (TMB), será aquela medida dentro da ZNT, em indivíduos adultos, em um período não-reprodutivo, em jejum (após absorção completa de nutrientes) e na fase inativa do ciclo circadiano. (MCNAB, 1997; VOIGT; CRUZ-NETO, 2009).

Dentro da ZNT, os endotérmicos podem regular a troca de calor com o ambiente e, então, manter a temperatura corpórea através de respostas vasomotoras, como a vasoconstrição e vasodilatação, para alterar a temperatura superficial do corpo (JOHNSON et al., 1986; TATTERSALL; CADENA, 2010); através de alterações posturais a fim de expor ou não as regiões menos isoladas da superfície corporal; e também pela regulação da eficiência do revestimento/isolamento corporal, através, por exemplo, do controle da piloereção nas aves e da piloereção nos mamíferos (ASCHOFF, 1981; SCHMIDT-NIELSEN, 1975). Esses ajustes permitem que o animal modifique o gradiente térmico entre sua superfície corporal e a temperatura ambiente e, então, altere sua condutância térmica de forma a controlar as taxas de perda ou ganho de calor sem aumento do gasto energético (HILL et al., 2008).

Abaixo da TCI, a produção basal de calor metabólico torna-se insuficiente para manutenção da temperatura corpórea. Dessa forma, é necessário aumentar o metabolismo acima das taxas basais para compensar o calor perdido para o ambiente. A produção de calor em resposta à diminuição da temperatura pode ser

realizada através dos processos de termogênese por tremor (pela contração de músculos antagônicos) ou sem tremor, pela oxidação do tecido adiposo marrom (TAM) (KOTEJA, 2004; SMITH; HORWITZ, 1969). Nas aves, que não possuem TAM, os músculos de vôo (peitorais) e também os músculos das pernas possuem um papel muito importante na produção de calor através do tremor (CAREY et al., 1989).

Acima da TCS é necessária a atuação de mecanismos ativos de perda de calor para evitar a hipertermia, como a sudorese (em alguns mamíferos) e o ofego (RANDALL et al., 2000). Durante o ofego, a frequência respiratória aumenta e as aves inalam o ar pelas narinas e exalam o ar através da boca, envolvendo perda de calor por resfriamento evaporativo pela superfície úmida das regiões nasal, bucal, da faringe superior e também da traquéia (DAWSON, 1982). Em várias ordens de aves o ofego é suplementado pelo tremor gular, uma rápida vibração da membrana gular que permite a evaporação da superfície do esôfago anterior, além da região bucal e da faringe, sem alterar as trocas gasosas como ocorre no ofego (BARTHOLOMEW et al., 1968; CALDER; SCHIMIDT-NIELSEN, 1968; DAWSON, 1982). Tais ajustes termorregulatórios provocam aumento da taxa metabólica para manutenção da homeostase térmica (GORDON, 1990). Além disso, deve-se ressaltar que nas condições de estresse por calor ocorre perda de água associada ao resfriamento evaporativo, o que pode levar o animal à desidratação dependendo das condições ambientais (WOLF; WALSBURG, 1996).

Como via alternativa para dissipação de calor, os endotérmicos utilizam as chamadas “janelas térmicas”. Tais janelas são regiões do corpo caracterizadas por uma grande área superficial, baixo isolamento e alta vascularização, acompanhada da capacidade de regulação do fluxo sanguíneo em função da temperatura ambiente (WILLIAMS, 1990). Em uma situação de aumento da temperatura, há um aumento do fluxo sanguíneo para a janela térmica, propiciado pela vasodilatação dos vasos sanguíneos dessa região (PHILLIPS; HEATH, 1992). Dessa forma, a temperatura superficial da janela térmica se eleva e, a partir do aumento no gradiente térmico entre essa região e o ambiente, ocorrerá dissipação de calor para o ambiente através dos mecanismos de radiação, condução e convecção (GREENBERG et al., 2012). Em uma situação de queda de temperatura os ajustes seguirão na direção contrária, com a ocorrência de vasoconstrição dos vasos sanguíneos e direcionamento do fluxo de sangue para o interior do corpo. Deste modo, o gradiente

térmico entre a temperatura superficial da janela térmica e o ambiente diminuirá e o calor será retido no interior do corpo. Portanto, as janelas térmicas atuam na manutenção da homeostase térmica dos endotérmicos através de mecanismos termorregulatórios de baixo custo energético (TATTERSALL; CADENA, 2010). Exemplos de janela térmica incluem as orelhas dos elefantes (PHILLIPS; HEATH, 1992), das lebres (STITT, 1976), membros locomotores de animais vivendo em ambientes polares (IRVING; KROG, 1955), a cauda de alguns roedores (RAMAN et al., 1983) e também o bico e as patas das aves (STEEN; STEEN, 1965).

O bico do tucano-toco (*Ramphastos toco*), que representa de 30 a 50% da área de superfície corporal dessa ave, foi identificado como possivelmente a janela térmica mais eficiente conhecida até o momento, sendo capaz de dissipar de 25 a 400% do calor produzido durante o repouso nos indivíduos adultos (TATTERSALL et al., 2009). Conseqüentemente, é possível que os ajustes na troca de calor através do bico desempenhem um papel central na delimitação da ZNT desta ave, algo que permanece ainda desconhecido. Portanto, o objetivo do presente trabalho foi determinar a contribuição das trocas de calor através do bico de *Ramphastos toco* nos limites superior e inferior (TCI e TCS). Para tanto, nós medimos a taxa metabólica de tucanos em diferentes temperaturas ambientes sob duas condições: 1) com o bico intacto e, portanto, com a possibilidade de ajustar as trocas de calor através desta janela térmica e; 2) com a desabilitação da janela térmica através do isolamento artificial do bico.

Segundo nossa hipótese, ao isolar o bico, o aumento da TM associado à dissipação ativa de calor ocorrerá em uma temperatura mais baixa que aquela encontrada no grupo controle. Ou seja, a TCS do grupo experimental será menor do que aquela do grupo controle, uma vez que a perda de calor através do bico foi prejudicada. Além disso, em temperaturas elevadas, esperamos encontrar valores maiores de TM nos animais com o bico isolado, em virtude do comprometimento do bico como via de dissipação de calor e a necessidade de acionamento de mecanismos termorregulatórios mais dispendiosos. Já sob temperaturas baixas, esperamos que o aumento da TM ocorra em temperaturas mais frias do que no grupo experimental, já que isolando o bico estaríamos reduzindo a condutância térmica e, conseqüentemente, a perda de calor pela superfície corporal da ave. Ou seja, pela nossa hipótese os animais com o bico isolado apresentarão uma TCI menor. Pelos mesmos motivos, em temperaturas abaixo da TCI, esperamos

encontrar TMs menores do que no grupo controle.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Animais

Foram utilizados seis indivíduos adultos de *Ramphastos toco* (MÜLLER, 1776), de ambos os sexos, mantidos em cativeiro no Laboratório de Fisiologia Animal Comparada da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, campus de Rio Claro, SP, obtidos através de doações de zoológicos da região e/ou capturas, sempre com a devida autorização dos órgãos legais (IBAMA n° 27171-1). As aves foram mantidas aos pares em viveiros ao ar livre (com dimensões de 6 x 10 x 3 metros) e receberam uma dieta variada de frutas e ração (Clube Tucanos; Alcon, SC) oferecidas duas vezes ao dia. Em cada viveiro as aves tiveram livre acesso a abrigos, água, poleiros e área coberta.

2.2 Protocolo experimental

2.2.1 Preparação para os experimentos

Todos procedimentos com os tucanos foram aprovados pela Comissão de ética no uso de animal da UNESP (Protocolo n° 5373). A coleta de dados ocorreu de Agosto de 2013 a Dezembro de 2014. Durante todo o estudo as aves permaneceram em cativeiro e não foi relatada nenhuma evidência de reprodução/oviposição. Como os tucanos são aves diurnas (SICK, 1997), os experimentos foram realizados no período noturno (fase inativa do ciclo circadiano). Antes das medições, os tucanos permaneceram em jejum por pelo menos 8 horas, tempo suficiente para que todos os processos digestivos se encerrassem (SILVA et al., 2012).

2.2.2 Medição da taxa metabólica

Para quantificar a taxa metabólica utilizamos um sistema respirométrico de fluxo aberto (LIGHTON, 2008; VOIGT; CRUZ-NETO, 2009). Para as medições da porcentagem de O₂ consumida pelos tucanos utilizamos um respirômetro de acrílico (50L), no qual foi adicionado um poleiro para que as aves mantivessem sua postura usual de repouso (Figura 1). As dimensões do respirômetro comportou o tamanho dos tucanos e ao mesmo tempo impediu que eles se deslocassem durante os experimentos.



Fonte: Arquivo pessoal (2013)

Figura 1 - Câmara respirométrica utilizada para as medições de taxa metabólica.

O respirômetro foi colocado dentro de uma estufa BOD (FANEM mod. 347 CD) para o controle da temperatura ambiente (T_a). Em alguns experimentos, inserimos uma câmera cvf infravermelho (30 leds) dentro da BOD para observarmos o comportamento dos tucanos durante as medições.

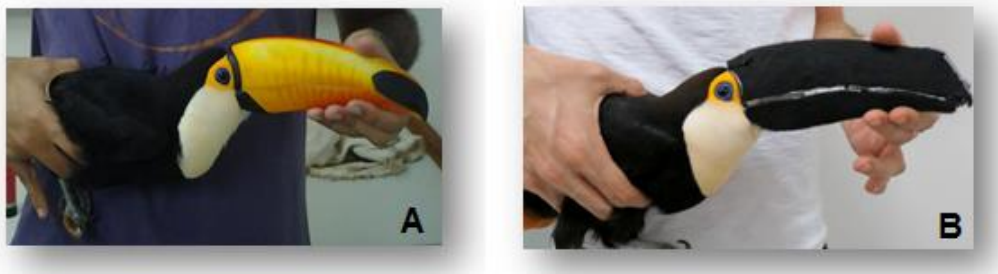
O fluxo de ar foi produzido com um compressor de ar e enviado por um sistema de tubulação até o local em que realizamos os experimentos. Após a passagem por um tubo de drierite (Indicating drierite, W. A. Hammond Drierite CO. LTD) para eliminação do vapor de água, o fluxo de ar foi controlado e medido através de um medidor/controlador de fluxo de massa (MFC 2 -Sable Systems, USA – capacidade: 3 litros) e, então, enviado ao respirômetro a um fluxo constante de 2,4L/min. Este fluxo foi suficiente para impedir que a variação na porcentagem de O₂ detectada entre a câmara vazia e a câmara com o animal fosse maior que 0,5%,

evitando, assim, a ocorrência de hipóxia ou hipercapnia (LIGHTON, 2008). Após a passagem pela câmara, o ar foi direcionado novamente para um recipiente contendo drierite e, posteriormente, subamostrado (150 ml/min) e enviado para um analisador de O₂ (FOXBOX, Sable System, USA).

A taxa metabólica dos tucanos foi medida em oito temperaturas diferentes, entre 0 e 35°C (a cada cinco graus) sob duas condições diferentes: 1 – grupo controle, com o bico da ave intacto, sem qualquer manipulação; 2 – grupo experimental, com toda a área superficial do bico artificialmente isolada (ver item 2.2.3). A temperatura corpórea das aves (T_c) foi medida pela inserção de um termômetro digital (Techline, modelo TS-101) na cloaca das aves imediatamente após o término do experimento. Os dados de T_c foram utilizados para verificarmos o estado de normotermia e também para calcularmos a condutância térmica dos tucanos em diferentes temperaturas (ver item 2.3.2).

2.2.3 Condutividade térmica do material isolante

Para o isolamento da superfície do bico utilizamos uma manta de feltro revestida internamente por papel alumínio que foi temporariamente colada (pelas bordas) na superfície do bico com uma fita adesiva (Figura 2). Este isolamento permitiu que as aves abrissem o bico, não afetando atividades como, por exemplo, o ofego.

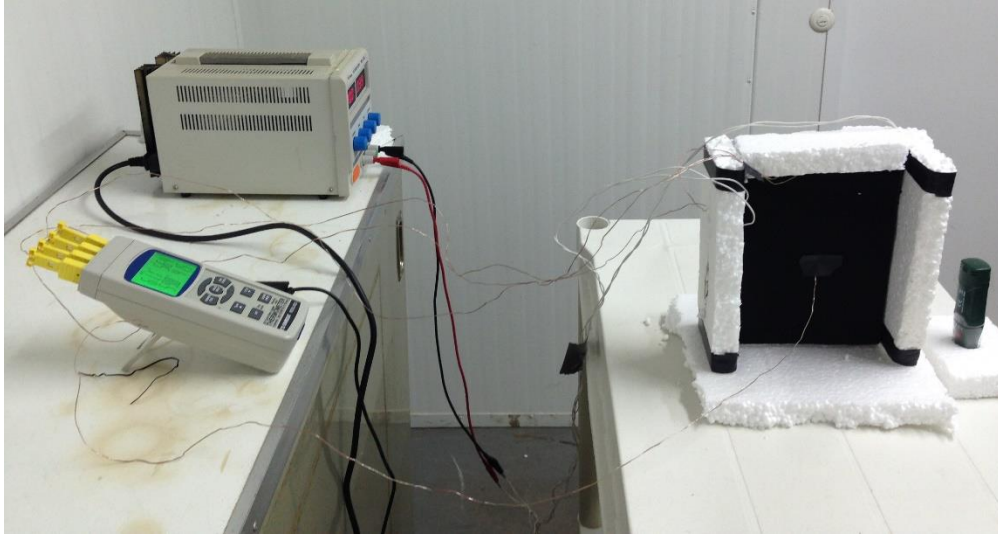


Fonte: Arquivo pessoal (2013)

Figura 2 - Tucanos com o bico intacto (A) (grupo controle) e com o bico isolado artificialmente (B) (grupo experimental).

Para calcular a condutividade térmica (k) do material que isolou o bico dos tucanos, utilizamos uma placa de cobre (12,8 cm largura x 17,5 cm comprimento x 0,3 cm espessura) com duas resistências em paralelo (12 ohms) em seu interior, as quais foram utilizadas para controlar a temperatura da placa. Esse sistema foi desenvolvido nos laboratórios de Neurobiofísica e de Eletrônica do IFSC da USP de São Carlos. Para o controle da temperatura desse sistema utilizamos uma fonte DC power supply (modelo MPL – 1303) e optamos por gerar uma potência de 7,8W, através de uma tensão de 20V e corrente elétrica de 0,39A, para que, sob a primeira temperatura ambiente testada (5°C), a T_s da placa fosse mantida próxima da temperatura corpórea dos tucanos (38°C). Para todas as outras três temperaturas testadas (15, 25 e 35°C) mantivemos a mesma potência (7,8W) para verificar se houve variação de k em função da temperatura ambiente.

Foram inseridos três sensores de temperatura (Termopares do tipo K conectados a um registrador de dados modelo RDXL4SD-OMEGA Systems, de 4 canais) na superfície da placa de cobre, sendo que o valor médio registrado entre os três sensores foi utilizado para definir a temperatura superficial (T_s) da placa. A placa foi, então, revestida exatamente com o mesmo isolante utilizado para cobrir o bico, e as bordas foram apoiadas em placas de isopor de 2cm (Figura 3). A temperatura superficial (T_s) do feltro foi coletada através de fotos retiradas por uma câmera termográfica (Flir SC-640) e através de um software específico (Thermacam Researcher Pro 2.9) obtivemos, por meio de rotinas de análise, a temperatura superficial de 6 regiões delimitadas (50x100 pixels: ~5000 pontos de temperaturas superficial por região). Por fim, a T_s do feltro foi definida pela média da T_s dessas seis regiões. Um termopar registrou também a temperatura superficial do isolante para compararmos esses dados com aqueles da imagem termográfica.



Fonte: Arquivo pessoal (2015)

Figura 3 - Aparato experimental utilizado para calcular a condutividade térmica (k) do material isolante do bico.

O aparato experimental foi introduzido em uma câmara climática de dimensões de 3x4m (Eletrolab) para controle da temperatura ambiente. Os dados da temperatura ambiente (T_a) e umidade relativa (UR) no interior da câmara foram coletados por um sensor e registrador de umidade e temperatura (modelo RHT10 Extech®). Para verificar se houve relação entre os valores de k e os dados de T_a /UR, utilizamos o coeficiente de correlação linear de Pearson.

Para cada temperatura, o experimento teve duração de 40 minutos (intervalo de tempo necessário para que ocorresse o equilíbrio no sistema). A média da temperatura da câmara e da superfície da placa foram calculadas nos últimos 20 minutos, já a temperatura da superfície do feltro foi obtida logo após o intervalo de tempo definido (40 min). Nesse momento era necessário entrar na sala para obter imagens térmicas de ambos lados da placa, para certificarmos que a T_s não alterou de um lado para outro. Através desses valores foi possível calcular a condutividade térmica ($W.m^{-1}.K^{-1}$) do isolante a partir da Lei de Fourier:

$$k = \frac{P.L}{A.\Delta T}$$

onde P é a potência (watts) fornecida pelo equipamento, L é a espessura do material isolante utilizado, ou seja, a distância (metros) entre a superfície da placa e a

superfície do feltro, A é a área superficial da placa (m^2) e ΔT a diferença de temperatura (Kelvin) entre a T_s da placa e a T_s do feltro.

2.3 Análise de dados

2.3.1 Taxa Metabólica

Toda a rotina de coleta de dados foi feita através de um conversor A/D (UI2 model – Sable System, USA) controlado pelo programa EXPEDATA versão Pro (Sable System, USA). O valor em porcentagem de O_2 foi registrado inicialmente por 20 minutos com o respirômetro vazio (baseline), posteriormente por 2,5 horas na presença do animal e novamente por 20 minutos com o respirômetro vazio. Foi feita a média da porcentagem desse gás registrada nos últimos 10 minutos de cada baseline (FiO_2) e a média dos 15 minutos mais estáveis e de menor consumo de O_2 na presença do animal (FeO_2). A média da FeO_2 foi feita em um intervalo de tempo após a primeira hora de experimento, já que antes desse período os animais apresentam maior nível de estresse devido ao manuseio e inserção deles em um local desconhecido (JACOBS; MCKECHNIE, 2014). Além disso, contamos com esse intervalo de uma hora para que os tucanos entrassem em equilíbrio térmico com a temperatura ambiente em questão. As porcentagens (iniciais e finais dos gases) foram aplicadas na seguinte fórmula descrita por Withers (1977) para o cálculo de taxa metabólica (mLO_2/min):

$$VO_2 = V.(FiO_2 - FeO_2) / (1 - FeO_2) \cdot (1 - QR)$$

onde V é o fluxo de ar enviado ao respirômetro (ml/min), FiO_2 e FeO_2 representam o valor fracional inicial e final da porcentagem de oxigênio, respectivamente, e QR o quociente respiratório, assumido como igual a 0,8. Na ausência do removedor (soda lime) e do analisador de CO_2 , o erro na estimativa de VO_2 assumindo-se um QR de 0,8 e convertendo-se o valor final para unidades de energia, é entre -2,6% e +4,4% (KOTEJA, 1996). Após estes cálculos a TM foi dividida pelo peso da ave, obtendo-se a taxa metabólica massa específica na seguinte unidade: $mLO_2.g^{-1}.h^{-1}$.

2.3.2 Condutância térmica

A condutância térmica foi calculada em todas as temperaturas ambientes medidas, através da fórmula descrita por McNab (1980): $C = V_{O_2}/\Delta T$, onde C é a condutância (em $\text{mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$), V_{O_2} é a taxa metabólica (em $\text{mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) e ΔT é a diferença entre a temperatura corpórea e a temperatura ambiente.

2.4 Análises estatísticas

Todos os testes estatísticos foram feitos através do programa SigmaPlot (v.10). As variáveis dependentes corresponderam aos dados de taxa metabólica, temperatura corpórea, condutância térmica e massa corpórea. A temperatura ambiente e o tratamento utilizado foram incluídos como variáveis independentes. Anteriormente às análises (detalhadas abaixo) testamos a normalidade dos dados, pelo teste de Kolmogorov-Smirnov, para definirmos o uso de um teste paramétrico ou não-paramétrico. Em todas as análises o valor de $P \leq 0,05$ foi adotado como o nível crítico indicativo de diferença estatística. Nos resultados, os dados foram citados como valores médios, com o valor do desvio padrão indicado entre parêntesis ($\pm\text{DP}$).

2.4.1 Limites da ZNT

Para delimitar os limites mínimo e máximo da ZNT em cada tratamento utilizamos uma de regressão linear de 3 fases sugerida por CAMPBELL (2000), na qual se obtêm as duas abcissas da inflexão entre as 3 regressões lineares que descrevem a função da taxa metabólica em relação à T_a (rotina: Dynamic Fit Wizard - Piecewise/3 linear segment). Para verificarmos se houve diferença estatística nos valores de TCI e TCS entre os dois tratamentos, foi aplicada a regressão de três

fases para cada indivíduo em cada tratamento, e então os limites da ZNT encontrados foram comparados entre os tratamentos através de um teste t pareado.

2.4.2 Variância entre os dados

Em cada tratamento utilizamos uma análise de variância de medida repetida, One-Way RM ANOVA, seguida pelo teste *post hoc* de Holm-Sidak, para avaliar, separadamente, se houve diferença significativa nos dados de temperatura corpórea, condutância térmica e massa corpórea em função da temperatura ambiente.

Para verificar a existência de diferença estatística nos dados de TM, Tc, e C entre os tratamentos (bico intacto x bico isolado), aplicamos um teste t para cada uma das temperaturas ambientes testadas. Para comparar os dados de massa corpórea entre os grupos, foi feita a média da massa corpórea de cada indivíduo medida em todas as temperaturas testadas para cada tratamento. Esses valores médios dos indivíduos foram então comparados entre os tratamentos através de um teste t.

3 RESULTADOS

A condutividade térmica (k) do material isolante do bico foi relacionada positivamente com a temperatura ambiente ($r_{xy} = 0,987$; $P = 0,013$), e assumiu valor médio de $0,0729 (\pm 0,006) \text{ W}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$ entre as quatro temperaturas testadas (Tabela 1). A variação na umidade relativa (UR) do interior da câmara climática não influenciou os valores de k ($r_{xy} = -0,649$; $P = 0,351$).

Tabela 1- Valores médios da T. Amb. (temperatura ambiente) e UR (umidade relativa) no interior da câmara climática e as variáveis utilizadas para o cálculo da condutividade térmica (k) do material isolante do bico. Ts = temperatura superficial.

| T. Amb. (°C) | UR (%) | Área placa (m ²) | L (m) | Ts placa (K) | Ts feltro (K) | k (W.m ⁻¹ .K ⁻¹) |
|--------------|--------------|------------------------------|-------|--------------|---------------|---|
| 4,34 ± 0,16 | 57,18 ± 4,91 | | | 309,60 | 293,93 | 0,0666 |
| 13,29 ± 0,41 | 78,57 ± 4,33 | 0,0224 | 0,003 | 317,20 | 302,13 | 0,0693 |
| 22,96 ± 0,31 | 59,93 ± 1,71 | | | 324,72 | 310,78 | 0,0749 |
| 31,47 ± 0,78 | 44,36 ± 1,56 | | | 332,00 | 319,08 | 0,0809 |

A massa corpórea dos tucanos calculada no final de cada experimento não diferiu entre os tratamentos e assumiu valor médio de 640,55 gramas ($\pm 61,2$). Os limites inferior e superior da ZNT do tucano-toco, calculados segundo a regressão de três fases, não diferiram entre os tratamentos. Os limites da ZNT foram de 9,5 - 25,0°C para o grupo controle e 10,8 - 23,3°C para o grupo experimental (Tabela 2). A taxa metabólica massa específica em função da temperatura ambiente foi diferente entre os tratamentos devido a um maior aumento na TM no grupo com o bico isolado nas temperaturas ambientes de 30°C ($P=0,005$) e 35°C ($P<0,001$). Sob 35°C, a TM média dos indivíduos com o bico isolado foi de 1,20 mlO₂.g⁻¹.h⁻¹ ($\pm 0,06$) enquanto o grupo controle apresentou TM igual a 0,97 mlO₂.g⁻¹.h⁻¹ ($\pm 0,07$) (Figura 4). Sob temperaturas ambientes abaixo de 30°C, a TM não diferiu entre os tratamentos. A taxa metabólica basal, medida dentro da ZNT, foi igual a 0,779 mlO₂.g⁻¹.h⁻¹ ($\pm 0,04$) no grupo controle e 0,733 mlO₂.g⁻¹.h⁻¹ ($\pm 0,05$) no grupo experimental.

Tabela 2 - Equações das regressões lineares que delimitaram a ZNT para o grupo controle (bico intacto) e para o grupo experimental (bico isolado), onde t é o valor da abcissa (T_a), $t_1 = 0$ (valor mínimo de T_a), $t_3 = 35$ (valor máximo de T_a), T_1 = temperatura crítica inferior e T_2 = temperatura crítica superior.

| Equações (regressões lineares) | | | | | | | |
|--------------------------------|--------------|---|---------|--------------|--------------|-------------|---------|
| | | $t \leq T_1$ região 1(t) = $(y_1*(T_1-t) + y_2*(t-t_1))/(T_1-t_1)$ | | | | | |
| | | $T_1 \leq t \leq T_2$ região 2(t) = $(y_2*(T_2-t) + y_3*(t-T_1))/(T_2-T_1)$ | | | | | |
| | | $t \geq T_2$ região 3(t) = $(y_3*(t_3-t) + y_4*(t-T_2))/(t_3-T_2)$ | | | | | |
| Bico intacto | | | | Bico isolado | | | |
| | Coefficiente | Erro padrão | P | | Coefficiente | Erro padrão | P |
| y1 | 1,0051 | 0,0216 | <0,0001 | y1 | 0,9942 | 0,0217 | <0,0001 |
| y2 | 0,7692 | 0,0185 | <0,0001 | y2 | 0,7214 | 0,0453 | <0,0001 |
| y3 | 0,7899 | 0,0257 | <0,0001 | y3 | 0,7415 | 0,0444 | <0,0001 |
| y4 | 0,974 | 0,0214 | <0,0001 | y4 | 1,1968 | 0,0217 | <0,0001 |
| T1 | 9,5392 | 1,9023 | <0,0001 | T1 | 10,7918 | 1,9988 | <0,0001 |
| T2 | 25 | 3,3799 | <0,0001 | T2 | 23,3167 | 1,3399 | <0,0001 |

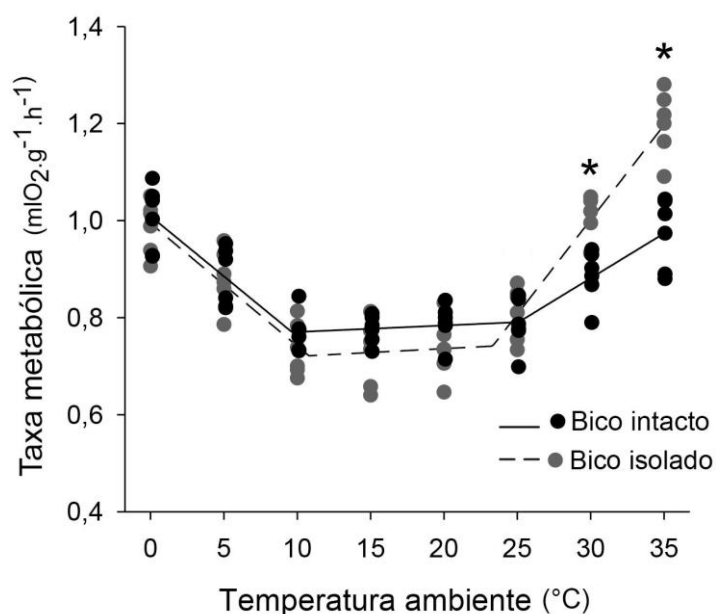


Figura 4- Taxa metabólica do tucano-toco (*R. Toco*) em função da temperatura ambiente medida com o bico intacto e o bico isolado. Os símbolos * representam as temperaturas nas quais os tratamentos diferiram estatisticamente.

A temperatura corpórea dos tucanos em função da temperatura ambiente não diferiu entre os tratamentos. Dentro da ZNT, a T_c média foi igual a $37,9^\circ\text{C}$ ($\pm 0,3$) no

grupo controle e 38°C ($\pm 0,25$) no grupo experimental. Nos indivíduos testados com o bico em sua condição normal, houve aumento da T_c aos 35°C ($P < 0,001$), atingindo valor médio de $39,16$ ($\pm 0,13$). Já nos indivíduos que tiveram o bico isolado artificialmente, houve aumento da T_c a partir dos 30°C ($P < 0,001$), com a T_c atingindo valor máximo de $39,43$ ($\pm 0,31$) aos 35°C (Figura 5A).

A condutância térmica (C) aumentou significativamente a partir dos 15°C em ambos os tratamentos ($P < 0,001$). Dessa forma, entre 0 e 10°C (abaixo da T_{CI}) a condutância térmica foi mínima em ambos os grupos, com valores médios de $0,026$ ($\pm 0,002$) no grupo controle e $0,026$ ($\pm 0,001$) no grupo experimental. Houve diferença significativa nos valores de C entre os tratamentos somente na temperatura de 35°C ($P < 0,01$), em que a condutância calculada no grupo experimental foi 1,6 vezes maior do que aquela calculada no grupo controle (Figura 5B).

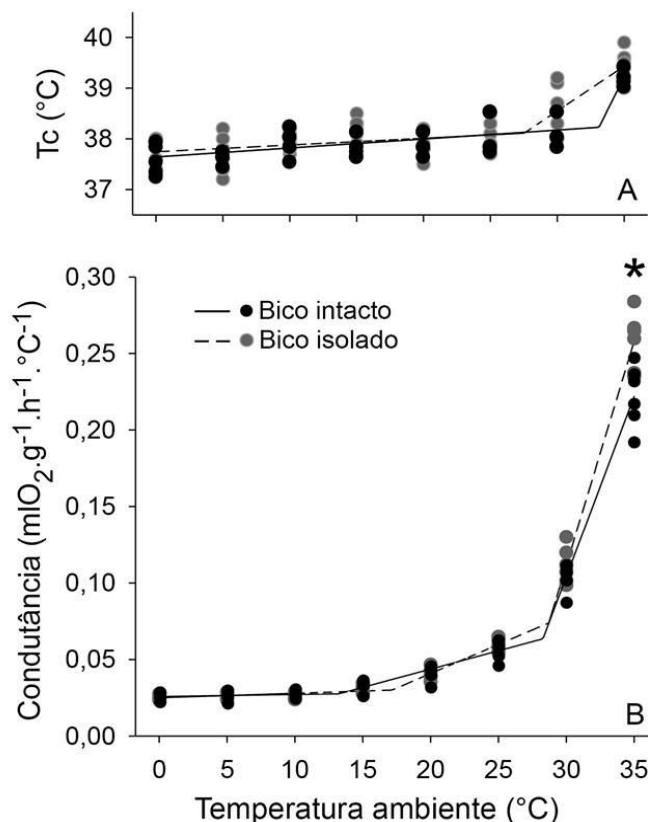


Figura 5 - Temperatura corpórea (T_c) (**A**) e condutância térmica (**B**) do tucano-toco (*R. Toco*) em função da temperatura ambiente. As medições foram feitas com o bico intacto (controle) e com o bico artificialmente isolado. O símbolo * representa a temperatura na qual os tratamentos diferiram estatisticamente.

4 DISCUSSÃO

A taxa metabólica basal dos tucanos calculada em cada tratamento foi comparada, a partir da massa corpórea, com aquela estimada pela equação alométrica de McNab (2009) para aves não passeriformes. Os valores de TMB encontrados no grupo controle e experimental corresponderam a 104% e 98%, respectivamente, daqueles reportados por esse autor. De maneira similar, a TMB dos tucanos calculada por nós nas aves com o bico intacto foi muito próxima daquela reportada por McNab (2001) ($0,750 \text{ mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$). Já os limites da ZNT determinados por esse autor, de 17 - 34°C, foram bem distintos daqueles encontrados em nossos resultados (9,5 - 25°C). Tal diferença pode ser devido a utilização de um método diferente para determinação da ZNT e também pelo fato de que esse autor utilizou somente dois indivíduos que foram mantidos fora de seu habitat natural (Flórida - EUA). Dessa forma, suspeitamos que uma possível aclimação, bem como a limitação amostral, possa ter afetado a determinação dos limites da ZNT por este autor (MCNAB, 2001). Finalmente, fatores como adaptação térmica, idade, nível de estresse e também fatores físicos, como umidade e velocidade do ar dentro das câmaras respirométricas e diferentes configurações (setups) do aparato experimental, podem contribuir para a divergência dos dados em determinações dos limites da ZNT (ROMANOVSKY, 2002).

Acima da TCS, a elevação da taxa metabólica dos tucanos-toco, muito provavelmente, ocorreu em associação com o início do ofego (GORDON, 1990), mecanismo já registrado em outras aves submetidas à temperaturas elevadas (BECK et al., 1979; MARDER, 1983; WOLF; WALSBURG, 1996). Além disso, Chaves e Andrade (2012 – dados não publicados) observaram, através de termografia infra-vermelha, que o tucano-toco de fato ofega quando submetido a temperaturas de 30 e 35°C. Em nosso estudo, isolamos o bico do tucano com um material que apresentou condutividade térmica próxima daquela da lã (JIŘIČKOVÁ et al., 2006). Embora o isolamento do bico não tenha alterado os limites da ZNT dos tucanos, observamos que a taxa metabólica dos animais com o bico isolado aumentou consideravelmente, sob temperaturas elevadas, em relação ao grupo controle. Esses dados indicam que a dissipação de calor não- evaporativo através do

bico foi comprometida. Assim, a provável ocorrência de resfriamento evaporativo através do ofego e consequente aumento metabólico foram mais pronunciados nas aves com o bico isolado. Sob 35°C, houve aumento significativo da Tc em ambos os tratamentos, no entanto, são necessários mais estudos para afirmar se as aves atingiram estado de hipertermia ou não sob essas condições. Independente dessa informação, podemos afirmar que o aumento da TM no grupo experimental (para intensificar ainda mais a dissipação de calor) foi efetivo, já que não foi encontrada diferença significativa nos dados de Tc entre os grupos a 35°C. Conseqüentemente, a condutância térmica calculada pela fórmula de McNab (1980) foi maior no grupo experimental a 35°C devido somente ao aumento da TM.

Nas temperaturas de 0 a 10°C, a condutância térmica foi mínima para o grupo controle e para o grupo experimental, correspondendo a 88% e 87%, respectivamente, do valor estimado pela equação alométrica de Aschoff (1981) para aves não-passeriformes medidas no período de inatividade (repouso). Abaixo da TCI não houve diferença na taxa metabólica nem na condutância térmica entre os tratamentos. Portanto, podemos afirmar que a vasoconstrição e redução do fluxo sanguíneo que ocorrem no bico do tucano-toco sob estas condições (TATTERSALL et al., 2009) foram eficientes para promover a conservação de calor corpóreo. Mais especificamente, tais ajustes foram tão eficientes que o isolamento artificial do bico no grupo experimental não diminuiu a condutância térmica dos tucanos nessas temperaturas. Ademais, ao dormirem, os tucanos alteram a postura original posicionando o bico embaixo de uma das asas e elevando a cauda de modo a cobrir o dorso (ALVARENGA, 2004), reduzindo consideravelmente a condutibilidade térmica do bico. Através da câmera inserida dentro da BOD acompanhamos alguns experimentos e observamos que, exceto a 30 e 35°C, a maioria dos tucanos assumia tal postura típica durante as medições metabólicas. Portanto, essa alteração postural também pode ter contribuído para que isolamento artificial do bico não tivesse qualquer influência nas TMs medidas em baixas temperaturas.

As conclusões a respeito da importância do bico do tucano no controle da temperatura corpórea podem ser apreciadas levando em consideração os aspectos ecológicos dessa ave. O tucano-toco possui distribuição Neotropical, ocupando desde campos abertos até florestas tropicais altas (SHORT; HORNE, 2002). No Brasil, grandes populações são encontradas em vegetações de Cerrado (SICK, 1997), em que altas temperaturas (40 - 41°C) são registradas durante a primavera e

o verão (ALVES; ROSA, 2008; SILVA et al., 2008). Nestes ambientes, é possível que o bico do tucano-toco contribua de maneira importante tanto para a manutenção da homeostase térmica (TATTERSALL et al., 2009) como energética (presente estudo) desta espécie. De fato, Symonds e Tattersall (2010) afirmaram que o tamanho das janelas térmicas das aves, particularmente do bico, pode estar sob processo de seleção em relação ao ambiente termal que ocupam.

O estudo feito por Hughes (2014) avaliou o crescimento do bico em relação ao tamanho corpóreo na família Ramphastidae e foi visto que ocorre um crescimento maior do que isométrico no comprimento e profundidade da maxila dos tucanos. Esses dados são consistentes com a hipótese de que a dissipação de calor tem sido um fator muito importante na evolução de grandes bicos nos tucanos (TATTERSALL et al., 2009). De fato, além de funções ecológicas, o uso do bico para dissipação de calor “seco”, através de mecanismos como condução, convecção e radiação é vantajoso energeticamente, possuindo grande importância para as aves que ocupam habitats abertos com insolação direta e água disponível limitada (GREENBERG et al., 2012). Para maiores conclusões, são necessários estudos de campo que envolvam medições de perda de água evaporativa e que também considerem a variedade de estratégias comportamentais e fisiológicas das quais os tucanos se utilizam diante de temperaturas extremas.

5 CONCLUSÃO

Concluimos pelos nossos dados que não houve diferença nos limites da ZNT quando o bico do tucano foi isolado artificialmente. Nas temperaturas ambientes a partir de 30°C, a dissipação do excesso de calor corpóreo através do bico foi comprometida, de forma que a taxa metabólica se elevou acima dos padrões normais. Portanto, pelos nossos resultados e também considerando-se a relação entre o tamanho/eficiência da janela térmica do tucano toco e seu habitat natural, é possível afirmar que o bico possui um papel essencial na manutenção do equilíbrio térmico dessa ave através da dissipação de calor para o ambiente sob temperaturas elevadas via atuação de mecanismos termorregulatórios de baixo custo energético.

6 REFERÊNCIAS

- ALVARENGA, H. **Toucans of the Americas**. Rio de Janeiro: M. Pontual Edições e Arte, 2004.
- ALVES, K. A.; ROSA, R. Espacialização de dados climáticos do cerrado mineiro. **Horizonte Científico**, Uberlândia, v.8, n. 1, p.1-28, 2008.
- ASCHOFF, A. Thermal conductance in mammals and birds: its dependence on body size and circadian phase. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 69, n. 4, p. 611-619, 1981.
- BARTHOLOMEW G. A.; LASIEWSKI R. C.; CRAWFORD, E. C. Patterns of panting and gular flutter in cormorants, pelicans, owls, and doves. **The Condor**, v.70, n. 1, p. 31-34, 1968.
- BECH C.; JOHANSEN, K.; MALOIJ G. M. O. Ventilation and expired gas composition in the flamingo, *Phoenicopterus ruber*, during normal respiration and panting. **Physiological Zoology**, v. 52, n. 3, p. 313-328, 1979.
- CALDER, W. A.; SCHMIDT-NIELSEN, K. Panting and blood carbon dioxide in birds. **American Journal of Physiology**, v. 215, p. 477-482, 1968.
- CAMPBELL K. L.; HOCHACHKA P. W. Thermal biology and metabolism of the American shrew-mole, *Neurotrichus gibbsii*. **Journal of Mammalogy**, v. 81, n. 2, p. 578-585, 2000.
- CAREY, C., MARSH, R. L., BEKOFF, A., JOHNSTON, R. M.; OLIN, A. M. Enzyme activities in muscles of seasonally acclimatized house finches. In: **Physiology of Cold Adaptation in Birds** (Ed. BECH, C.; REINERTSEN, R. E.). New York: Plenum Life Sciences, 1989. p. 95-104.
- DAWSON, W. R. Evaporative losses of water by birds. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 71, n. 4, p. 495-509, 1982.
- DAWSON, C.; VINCENT, J.F.V.; JERONIMIDAS, G.; RICE, G.; FORSHAW, P. Heat transfer through penguin feathers. **Journal of Theoretical Biology** v. 199, p. 291-295, 1999.
- DAWSON, W. R.; WHITTOW, G. C. Regulation of Body Temperature. In: WHITTOW, G. C. **Turkie's, Avian Physiology**. 5th ed. San Diego: Academic Press, 2000. p. 343-390.
- GORDON, C. J. Thermal biology of the laboratory rat. **Physiology & Behavior**, v. 47, n. 5, p. 963-991, 1990.
- GREENBERG, R.; CADENA, V.; DANNER, R. M.; TATTERSALL, G. Heat loss may explain bill size differences between birds occupying different habitats. **PLoS ONE**, v.

7, n. 7, e40933, 2012.

HILL, R. W.; WYSE G. A.; ANDERSON, M. **Animal Physiology**. 2. ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2008.

HUGHES, A. L. Evolution of bill size in relation to body size in toucans and hornbills (Aves: Piciformes and Bucerotiformes). **Zoologia**, v. 31, n. 3, p. 256-263, 2014.

IRVING, L.; KROG, J. Temperature of skin in the arctic as a regulator of heat. **Journal of Applied Physiology**, v. 7, n. 4, p. 355-364, 1955.

JACOBS, P. J.; MCKECHNIE, A. E. Experimental sources of variation in avian energetics: Estimated basal metabolic rate decreases with successive measurements. **Physiological and Biochemical Zoology**, v. 87, n. 5, p. 762-769, 2014.

M. JIŘIČKOVÁ, Z. PAVLÍK, L. FIALA, AND R. ČERNÝ. Thermal Properties of Mineral Wool Materials Partially Saturated by Water. **International Journal of Thermophysics**, v. 27, p. 1214-1227, 2006.

JOHNSON, J. M.; BRENGELMANN, G. L.; HALES, J. R.; VANHOUTTE, P. M.; WENGER, C. B. Regulation of the cutaneous circulation. **Federation Proceedings**, v. 45, n. 13, p. 2841-2850, 1986.

KOTEJA, P. Measuring Energy Metabolism with Open-Flow Respirometric Systems: Which Design to Choose? **Functional Ecology**, v. 10, n. 5, p. 675-677, 1996.

KOTEJA, P. The evolution of concepts on the evolution of endothermy in birds and mammals. **Physiological and Biochemical Zoology**, v. 77, n. 6, p. 1043-1050, 2004.

LIGHTON, J. R. B. **Measuring Metabolic Rates: a manual for scientists**. Oxford, UK: Oxford University Press, 2008.

MARDER, J. Cutaneous water evaporation II. Survival of birds under extreme thermal stress. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 75, n. 3, p. 433-439, 1983.

MCNAB, B. K. Ecological factors affect the level and scaling of avian BMR. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v.152, n. 1, p. 22-45, 2009.

MCNAB, B. K. Energetics of toucans, barbets and a hornbill: implications for avian frugivory. **The Auk**, v. 118, n. 4, p. 916-933, 2001.

MCNAB, B. K. On estimating the thermal conductance of endotherms. **Physiological Zoology**, v. 53, n. 2, p. 145-156, 1980.

MCNAB B. K. On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism. **Physiological Zoology**, v. 70, n. 6, p. 718-720, 1997.

MCNAB, B. K. Short-term energy conservation in endotherms in relation to body mass, habits and environment. **Journal of Thermal Biology**, v. 27, n. 6, p. 459-466, 2002.

MCNAB, B. K. The energetics of endotherms. **The Ohio Journal of Science**, v. 74, n. 6, p. 370-380, 1974.

MOYES, C. D.; SCHULT, P. M. **Principles of Animal Physiology**. Second Edition. [S.I.]: Hardcover, 2007.

NICKERSON, D. M.; FACEY, D. E.; GROSSMAN G. D. Estimating physiological thresholds with two-phase segmented regression. **Physiological Zoology**, v. 62, n. 4, p. 866-887, 1989.

PHILLIPS, P. K.; HEATH, J. E. Heat loss by the pinna of the African elephant (*Loxodonta africana*). **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 101, n. 4, p. 693-699, 1992.

RAGUSA-NETTO, J. Abundance and frugivory of the Toco Toucan (*Ramphastos toco*) in a gallery forest in Brazil's southern Pantanal. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 1, p. 133-142, 2006.

RAMAN, E. R.; ROBERTS, M. F.; VANHUYSE V. J. Body temperature control of rat tail blood flow. **American Journal of Physiology**, v. 245, n. 3, p. R426-R432, 1983.

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

ROMANOVSKY, A. A.; IVANOV, A. I.; SHIMANSKY, Y. P. Molecular biology of thermoregulation. Selected contribution: ambient temperature for experiments in rats: a new method for determining the zone of thermal neutrality. **Journal of Applied Physiology**, v. 92, p. 2667-2679, 2002.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia Animal: adaptação e meio ambiente**. 5. ed. Rio de Janeiro: Santos, 2002.

SCHOLANDER, P.; HOCK, R.; WALTERS, V.; IRVING, L. Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. **The Biological Bulletin**, v. 99, n. 2, p. 259-271, 1950.

SHORT, L. L.; HORNE J. F. M. Family *Ramphastidae* (toucans). In: **Handbook of the birds of the world**. (Ed. DEL HOYO, J.; ELLIOT, A.; SARGATAL, J.). Barcelona: Lynx Edicions, 2002. Volume 7: Jacamars to woodpeckers.

SICK, H. **Ornitologia Brasileira**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997.

SILVA, J. M.; SANTOS, A. Q.; HIRANO, L. Q ; PEREIRA, H. C.; KAMINISHI, A. S. Estudo radiográfico contrastado do tempo de trânsito gastrointestinal em tucanos toco (*Ramphastos toco*). **Revista Brasileira de Ciência Veterinária**, v. 19, n. 1, p. 42-45, 2012.

SILVA, M. A. F.; ASSAD, D. E.; EVANGELISTA, A. B. Caracterização climática do bioma Cerrado. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P.; RIBEIRO, J. F. de (Ed.). **Cerrado: ecologia e fauna**. Brasília: Embrapa- CPAC, 2008.

SMITH, R. E.; HORWITZ, B. A. Brown fat and thermogenesis. **Physiological Reviews Published**, v. 49, n. 2, p. 330-425, 1969.

STEEN, I.; STEEN, J. B. The importance of the legs in the thermoregulation of birds. **Acta Physiologica Scandinavica**, v. 63, n. 3, p. 285-291, 1965.

STITT, J. T. The regulation of respiratory evaporative heat loss in the rabbit. **The Journal of Physiology**, v. 258, n. 1, p. 157-171, 1976.

SYMONDS, M. R. E.; TATTERSALL, G. J. Geographical variation in bill size across bird species provides evidence for Allen's rule. **The American Naturalist**, v. 176, n. 2, p. 188-197, 2010.

TATTERSALL, G. J.; ANDRADE, D. V.; ABE, A. S. Heat exchange from the toucan bill reveals a controllable vascular thermal radiator. **Science**, v. 325, n. 5939, p. 468-470, 2009.

TATTERSALL, G. J.; CADENA, V. Insights into animal temperature adaptations revealed through thermal imaging. **The Imaging Science Journal**, v. 58, n. 5, p. 261-268, 2010.

VOIGT, C.; CRUZ-NETO, A. Energetic analysis of bats. In: **Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats**. (Ed. KUNZ, T. H.; PARSONS, S.). Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2009. Cap. 30, p. 623-645.

WILLIAMS, T. M. Heat transfer in elephants: thermal partitioning based on skin temperature profiles. **Journal of Zoology**, v. 222, n. 2, p. 235-245, 1990.

WILLMER, P.; STONE, G.; JOHNSTON, I. **Environmental Physiology of Animals**. 2. ed. Oxford, UK: Blackwell Science, 2000.

WITHERS, P. C. Measurement of VO₂, VCO₂, and evaporative water loss with a flow-through mask. **Journal of Applied Physiology**, v. 42, p. 120-123, 1977.

WOLF, B. O.; WALSBURG, G. E. Respiratory and cutaneous evaporative water loss at high environmental temperatures in a small bird. **The Journal of Experimental Biology**, v. 199, p. 451-457, 1996.