

---

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
(ZOOLOGIA)

---

**RESPOSTAS FENOTÍPICAS INTEGRADAS DO MORCEGO FRUGÍVORO  
*Artibeus lituratus* (CHIROPTERA, PHYLLOSTOMIDAE) FRENTE À  
REDUÇÃO NA QUALIDADE DA DIETA.**

**LYE OTANI**

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

**RIO CLARO - SP  
Outubro - 2006**

**RESPOSTA FENOTÍPICA INTEGRADA DO MORCEGO  
FRUGÍVORO *Artibeus lituratus* (CHIROPTERA,  
PHYLLOSTOMIDAE) FRENTE À REDUÇÃO DA QUALIDADE DA  
DIETA.**

**LYE OTANI**

**Orientador: Prof. Dr. ARIOVALDO PEREIRA DA CRUZ NETO**

**Dissertação apresentada ao  
Instituto de Biociências da  
Universidade Estadual Paulista  
“Julio de Mesquita Filho”, Campus  
de Rio Claro, para a obtenção do  
título de Mestre em Ciências  
Biológicas (Área de Concentração:  
Zoologia).**

Rio Claro  
Estado de São Paulo – Brasil  
Outubro de 2006

9  
O7  
OtañLy  
Resptas é ntnas itegadas do meg fuçro  
Artibeus lituratus (Choptera, Phlostoidae) fete à  
redução n qualidade da diet a /Ly Otañ– Rio Claro :  
§12006  
27:il,tabs,çf.  
Dsertação (estrado)– lrsidade Estadual Paulista,  
Instituto de Bioçê ms de Rio Claro  
Orientador:Ariowdo Pereira da CruzNeto  
Meg.2.Fsiologia oprada.3.Mabolism  
ençço.4.Efça digst çia.5.Codição orçea.I.  
Tfulo.

h Catalogia elaborada p la STATI – Bibliotea da NESP  
Caps de Rio ClaroSP

“Meu pai sempre me dizia, meu filho tome cuidado  
Quando eu penso no futuro não esqueço o meu passado”

Paulinho da Viola

### ***DEDICO***

A meus pais Satika Otani e Choyu Otani,  
minha irmã Lyssa Otani e meu irmão Yul Otani,  
pelo amor, apoio e incentivo

### ***OFEREÇO***

Aos meus amigos que fiz nesta etapa de  
minha vida pelos ótimos momentos que  
passamos e passaremos juntos.

## **AGRADECIMENTOS**

Ao Prof. Dr. Ariovaldo Pereira da Cruz Neto pela excelente orientação, ensinamentos e dedicação, e principalmente pela amizade desenvolvida.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela concessão da bolsa de estudos de Mestrado (processo # 03/04213-7) e pelo suporte financeiro fornecido a este projeto (processo # 00/09968-8).

Ao Coordenador Prof. Dr. Sulene Noriko Shima e a todos os professores do Curso de Ciência Biológicas - Zoologia, pela dedicação e conhecimentos transmitidos.

Ao Prof. Dr. Augusto Shinya Abe pela cordialidade e sugestões para a realização deste trabalho.

Aos técnicos de laboratório do Dept de Zoologia da Unesp – Rio Claro, pelas constantes ajudas e disponibilização de materiais e em especial ao técnico Fernando Bonatti pelas inúmeras ajudas e principalmente pela amizade.

Aos colegas Denis Briani e Paul François pela ajuda na realização dos experimentos e manutenção dos morcegos em cativeiro.

A Profa. Dra. Maria Lúcia Wodewotzki e ao Prof. Dr. Antonio Carlos Simões Pião pelo valioso auxílio na execução nas análises estatísticas.

À responsável técnica do Laboratório de Bromatologia da ESALQ-USP, Dr. Carla Nússio e ao técnico Carlos César Alves pela realização das análises bromatológicas.

A todos os colegas do Curso de Ciência Biológicas, pela convivência alegre e constante troca de experiência e conhecimento.

Aos amigos André Sunao Murakami, Elaine Yumi Notoya, Felipe Tonato, Guilherme Gomes, Leonardo Cancian e Renata U. Carmona pela ajuda nas coletas dos morcegos e principalmente pela amizade eterna.

Aos amigos Eduardo Beraldo de Moraes e Davi Gutierrez pelas inúmeras aventuras, além do companheirismo nos bons e maus momentos em que compartilhamos da mesma moradia.

Aos amigos Vanessa Cristina de Oliveira, Renata Giassi Udulutsch, Carlos de Jesus e a querida prima Kátia Koga pelo apoio e amizade.

Em especial a minha família pelo amor, carinho, apoio, incentivo e compreensão fundamentais durante estes anos transcorridos.

E não poderia deixar de agradecer às pessoas que de alguma forma passaram pela minha vida nesses últimos 3 anos que, apesar de não fazerem mais parte dela, contribuíram para eu me tornar a pessoa que sou hoje.

## ÍNDICE

Resumo .....	01
Abstract .....	02

### INTRODUÇÃO GERAL

Respostas Fenotípicas Integradas .....	03
Resposta de Processos Integrados .....	04
Flexibilidade Fenotípica .....	07
Modulações Metabólicas .....	09
Morcegos Como Organismos Modelo .....	12
Justificativas do Trabalho .....	14
Objetivos Gerais .....	15
Referências Bibliográficas .....	16

### CAPÍTULO 1 – RPI em *Artibeus lituratus* (Chiroptera, Phyllostomidae) Frente à Variação na Qualidade da Dieta.

Resumo .....	24
Abstract .....	26
Introdução .....	27
Material e Métodos .....	30
Resultados .....	34
Discussão .....	38
Referências Bibliográficas .....	46

### CAPÍTULO 2 – Qualidade da dieta e flexibilidade fenotípica na condição corpórea e massa dos órgãos no morcego frugívoro *Artibeus lituratus* (Chiroptera, Phyllostomidae).

Resumo .....	60
Abstract .....	62
Introdução .....	63
Material e Métodos .....	65

Resultados .....	70
Discussão .....	72
Referências Bibliográfica.....	79

CAPÍTULO 3 – Respostas metabólicas de *Artibeus lituratus* (Chiroptera, Phyllostomidae) frente à redução da qualidade da dieta.

Resumo .....	91
Abstract .....	93
Introdução .....	94
Material e Métodos .....	98
Resultados .....	103
Discussão .....	105
Referências Bibliográfica .....	110

CONCLUSÃO FINAL .....

125

SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS .....

127

## RESUMO

Apesar das inúmeras vantagens da endotermia, os animais endotérmicos necessitam do constante aporte de energia. As variações na qualidade da dieta são tidas como um dos principais agentes seletivos envolvidos na evolução de padrões comportamentais, morfológicos e fisiológicos de endotérmicos. O presente trabalho procurou analisar os mecanismos ingestórios e digestórios utilizados por *Artibeus lituratus* quando deparado com a queda na qualidade da dieta, e seus efeitos sobre o metabolismo basal (TMB) e a capacidade termogênica (CT). Após 7, 30 e 90 dias de aclimatação a dietas artificiais com diferentes teores de fibras, foram quantificadas a eficiência digestória, a TMB, a CT, a condição corpórea e massa dos órgãos viscerais. *A. lituratus* sob dieta de baixa qualidade apresentaram maiores digestibilidade de matéria seca e energia, com um maior aporte de energia metabolizável ingerida. No entanto, nenhuma alteração foi observada nos órgãos viscerais, com exceção dos rins. A hipertrofia desse órgão pode ter sido consequência da maior ingestão de proteínas. A ausência de flexibilidade fenotípica na massa dos órgãos pode ser devida a uma combinação de fatores, incluindo o uso de ajustes comportamentais (produção de ejetas) e/ou a utilização de reservas energéticas. A TMB e a CT apresentaram-se maiores para os morcegos sob dieta de baixa qualidade. Como não houve alteração na massa dos órgãos em função da qualidade da dieta, e tampouco correlação entre massa dos órgãos e TMB, os mecanismos responsáveis pelo maior gasto energético basal de morcegos expostos à dieta de baixa qualidade são incertos, mas podem estar relacionados a uma maior atividade enzimática dos órgãos viscerais. A maior CT de morcegos expostos à dieta de baixa qualidade não pode ser explicada pelo modelo clássico da capacidade aeróbica. A CT foi influenciada pela massa lipídica independente da qualidade da dieta e tempo de aclimatação. Todavia, a interação positiva entre a CT e a massa magra para apenas os indivíduos sob dieta de baixa qualidade sugere que estes morcegos associem a termogênese com tremor e sem tremor para manter sua temperatura corpórea elevada.

**Palavras-chave:** *Artibeus lituratus*, qualidade da dieta, metabolismo energético, eficiência digestória, condição corpórea; massa dos órgãos.

## **ABSTRACT**

Although endothermy has innumerable advantages, endothermic animals need constant energy ingestion. Variations on diet composition are among the most important selective determinant factors of behavior, morphologic and physiologic aspects of evolution of endothermic animals. In spite of the numerous advantages of endothermy, such animals require constant energy income. This study aims to analyze ingestion and digestion mechanisms employed by *Artibeus lituratus* when facing a decrease in food quality, and the influence of this on its basal metabolism (BMR) and thermogenic capacity (TC). Past 7, 30 and 90 days of acclimation to diets containing different fiber concentrations, we quantified the digestive efficiency, BMR and TC of the bats, and also recorded their body condition and visceral organs masses. The species presented higher dry matter and energy digestibility, and also high metabolizable energy intake under low quality diet condition, but there were no observed morphological alterations on their internal organs, with the exception of their kidneys, which were unusually increased. This could have been due to higher protein ingestion. The lack of phenotypic variation in the visceral mass could have been caused by a myriad of factors, including behavioral adjustments (i.e. ejecta production), or utilization of energetic reserves. There was an increase of the BMR and TC of bats under low quality food conditions. As there were no alterations on the internal organs mass neither any detected correlation between this mass and the BMR of the bats, perhaps the greater energy expenses responsible mechanisms could be involved with a greater enzymatic activity of the internal organs. The observed greater TC of the bats fed on low quality food is not explainable through the classical aerobic capacity model. TC was influenced by fat mass, independently of diet quality and acclimation time. However, the interaction between TC and the lean mass was positive only for bats under low quality diet suggests that these individuals integrate non-shivering and shivering thermogenesis to keep their elevated body temperature.

**Key-words:** *Artibeus lituratus*, food quality, energy metabolism, digestive efficiency, body condition; visceral mass.

## **INTRODUÇÃO GERAL**

Respostas Fenotípicas Integradas - A endotermia é a condição em que um organismo mantém a temperatura corpórea independentemente da temperatura ambiental através do controle metabólico da produção e perda de calor (MCNAB, 2002). A evolução da endotermia possibilitou a utilização de nichos térmicos extremos, além de manter o constante funcionamento enzimático, processo extremamente dependente da temperatura (HAYES & GARLAND, 1995; MCNAB, 1969, 2001; SPEAKMAN, 2001; KOTEJA, 2004). Em aves e mamíferos essa condição torna-se peculiar, pois a produção de calor durante o repouso é proveniente dos órgãos viscerais (HAYES & GARLAND, 1995; RUBEN, 1995; SPEAKMAN, 2000). Essa constante produção de calor tem como consequência o aumento na taxa metabólica basal (TMB), elevando o requerimento diário de energia desses animais endotérmicos (HAMMOND & DIAMOND, 1997, SPEAKMAN *et al.*, 2003).

Devido a esse alto gasto energético, esses animais apresentam uma constante necessidade de suprir estes gastos através da ingestão de alimentos que contenham a quantidade de nutrientes e energia suficiente.

A variação sazonal tanto da disponibilidade quanto da qualidade dos alimentos acentua a problemática da manutenção do equilíbrio energético desses animais (NAGY & NEGUS, 1993; ROBBINS, 1993; SPEAKMAN, 2000). Sendo que, a quantidade de energia que o animal consegue obter a partir do alimento está relacionada com a composição do alimento e com a capacidade digestiva e metabólica do animal (ROBBINS, 1993, BATZLI *et al.*, 1994). No entanto, quando existe uma diminuição sazonal da qualidade dos recursos os animais podem responder de diversas maneiras, como por exemplo, comportamento de agregação (KARASOV, 1983), modificações da pelagem (CHAPPELL, 1980), migração (SPEAKMAN, 2000), hibernação, torpor (SPEAKMAN, 2000; NESPOLO *et al.*, 2002), aumento na eficiência de extração e assimilação de energia (CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004), utilização de reservas energéticas corpóreas (POND, 1978) e alteração no metabolismo energético (CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004).

Os animais, através da combinação da flexibilidade fenotípica dos mecanismos ingestórios/digestórios (Processos de Respostas Integradas - RPI) e dos órgãos viscerais, aumentam sua eficiência digestória para manter o seu equilíbrio energético (BATZLI *et al.*, 1994; GELUSO & HAYES, 1999; DERTING & HORNING, 2003; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Todavia, essa estratégia pode acarretar em alterações no metabolismo energético do animal, uma vez que esses órgãos são metabolicamente mais ativos (DAAN *et al.*, 1990; SPEAKMAN, 2000; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Um outro fator que pode ser utilizado para contrabalançar os distúrbios no orçamento de energia é a utilização das reservas energéticas corpóreas, tanto da massa magra quanto da massa lipídica (flexibilidade fenotípica da condição corpórea), pois, além de fornecerem energia, também estão associados ao metabolismo energético (POND, 1978; VOLTURA & WUNDER, 1998). Essas alterações morfofisiológicas, comportamentais e metabólicas podem ocorrer de forma integrada (GELUSO & HAYES, 1999; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004) e são denominadas como respostas fenotípicas integradas.

Resposta de Processos Integrados - A modulação simultânea da ingestão alimentar, do tamanho do aparelho gastrointestinal, do tempo médio de retenção e da massa epitelial do intestino frente ao aumento do teor de fibras contida na dieta é denominada Respostas de Processos Integrados – RPI (BATZLI *et al.*, 1994). Segundo a hipótese de RPI, pequenos herbívoros conseguem manter seu requerimento energético através destes mecanismos compensatórios quando restritos a dietas com teores de fibras muito diferentes. (BATZLI *et al.*, 1994). O primeiro mecanismo é o aumento da ingestão alimentar, ou seja, diante do aumento do teor de fibras, os animais tendem a aumentar o consumo de alimento para compensar a baixa digestibilidade da dieta. Esse comportamento é relatado em diversos trabalhos, tanto para aves quanto para mamíferos (HAMMOND & WUNDER, 1991; NAGY & NEGUS, 1993; BATZLI *et al.*, 1994; CORK, 1994; GELUSO & HAYES, 1999; VOLTURA & WUNDER, 1998).

O sistema digestório, todavia, apresenta um limite para processar o alimento ingerido, assim, com o aumento da ingestão alimentar há uma diminuição no tempo médio de retenção alimentar, o que leva a uma posterior redução da digestibilidade (ROBBINS, 1993; VELOSO & BOZINOVIC, 1993, 2000, BATZLI *et al.*, 1994; YOUNG OWL & BATZLI, 1998). Para compensar essa diminuição da digestibilidade e manter a taxa de energia metabolizada em níveis compatíveis com as taxas de dispêndio, este organismo deve apresentar ajustes adicionais. Segundo a hipótese de RPI, associado ao aumento na ingestão alimentar existe o aumento da massa, do comprimento e/ou da atividade enzimática do aparelho gastrointestinal. Essas alterações acarretam em um aumento do tempo médio de retenção e compensam a diminuição da digestibilidade das fibras (BATZLI *et al.*, 1994; GELUSO & HAYES, 1999; DERTING & HORNING, 2003; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004).

Diversos fatores podem influenciar na RPI apresentada pelos animais (LOEB *et al.*, 1991; BATZLI *et al.*, 1994; YOUNG-OWL & BATZLI, 1998; KOTEJA, 1996). O tempo de aclimatação à dietas de diferentes qualidades é um dos fatores que influenciam na RPI. Essa influência já foi testada em diversos trabalhos, assim, quanto maior o tempo de aclimatação maior a amplitude da RPI (BATZLI *et al.*, 1994; YOUNG-OWL & BATZLI, 1998; BOZINOVIC, 1995; VELOSO & BOZINOVIC, 1993). O hábito alimentar e a atividade metabólica também influenciam na amplitude da RPI. Young-Owl & Batzli (1998) observaram que *Mycrotus ochrogaster* (Rodentia, Muridae) apresenta maiores índices de ingestão alimentar, intestino mais longo e melhor digestibilidade quando alimentados com dieta de alto teor de fibras (gramínea - *Echinochloa crusgalli*) do que *M. pennsylvanicus*. Segundo esses autores, essas diferenças podem estar relacionadas aos hábitos alimentares e ao metabolismo, uma vez que *M. ochrogaster* alimenta-se naturalmente de gramíneas e é mais ativo do que *M. pennsylvanicus*, que se alimenta de dicotiledôneas.

A condição corpórea também pode influenciar a RPI, de modo que animais com altas reservas energéticas não podem não recorrer a RPI. Loeb *et al.* (1991) observaram que *Thomomys bottae* (Rodentia, Geomyidae) com altas

reservas corpóreas não apresentam nenhum sinal de RPI quando alimentados com dietas de baixa qualidade. Por outro lado, os animais que não apresentavam essa condição tiveram aumento na ingestão alimentar, na digestibilidade e no tamanho do intestino, principalmente do ceco e do intestino grosso.

Muitos autores também observaram que mudanças na demanda energética associadas a variações na qualidade alimentar podem influenciar na amplitude da RPI (BATZLI *et al.*, 1994; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Nagy & Negus (1993) observaram que a amplitude da RPI apresentada por *Dicrostonyx groenlandicus* (Rodentia, Muridae) depende da integração entre o aumento na demanda energética com a queda na qualidade da dieta. Assim, essa espécie recorre ao aumento do aparelho digestório apenas quando baixas temperaturas são associadas a dietas de baixa qualidade. Além disso, o sexo também influencia na RPI. Koteja (1996) verificou que apenas as fêmeas da espécie *Peromyscus maniculatus borealis* (Rodentia, Muridae) investem no aumento do aparelho gastrointestinal para aumentar a capacidade de assimilação de energia quando exposto ao frio ou à dieta de alto teor de fibras (KOTEJA, 1996).

A RPI, no entanto, não é a única maneira de contornar a diminuição da qualidade dos recursos disponíveis, pois o sistema digestório não é o único fator limitante do processo de assimilação de energia. A assimilação de energia é controlada por uma série de limites intrínsecos (CASTLE & WUNDER, 1995; TOLOZA *et al.*, 1991; SPEAKMAN, 2000; BACIGALUPE & BOZINOVIC, 2002; KARASOV *et al.*, 2004). Os limites centrais são os processos de ingestão e aquisição de oxigênio para sua oxidação; de digestão e geração de substratos metabólicos; de distribuição desses substratos e oxigênio pelo corpo; e do processo de excreção. Os limites periféricos são a eficiência na conversão dos substratos metabólicos em ATP e a capacidade de utilização desse ATP pelos tecidos (SPEAKMAN, 2000; BACIGALUPE & BOZINOVIC, 2002; SPEAKMAN & KRÓL, 2005). Dessa maneira, diante da redução da qualidade da dieta, os animais ainda podem apresentar uma flexibilidade fenotípica de todos os órgãos relacionados à extração, processamento e distribuição da energia

(BATZLI *et al.*, 1994; GELUSO & HAYES, 1999; DERTING & HORNUNG, 2003; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004).

Flexibilidade Fenotípica - A plasticidade fenotípica é a habilidade de um genótipo em expressar fenótipos distintos diante de pressões ambientais diferentes (PIERSMA & DRENT, 2003; MINER *et al.*, 2005; PIGLIUCCI, 2005). Este termo é utilizado tanto para alterações irreversíveis quanto para reversíveis envolvendo mudanças no comportamento, fisiologia, morfologia, crescimento, história de vida e demografia (PIERSMA & LINDSTROM, 1997; PIERSMA & DRENT, 2003). Essas alterações podem ser expressas durante determinados períodos da vida de um único indivíduo ou através de gerações (MINER *et al.*, 2005). As alterações reversíveis expressadas por um único indivíduo durante a sua vida são mais freqüentemente denominadas como flexibilidade fenotípica (PIERSMA & LINDSTROM, 1997; HAMMOND *et al.*, 2001; PIERSMA & DRENT, 2003). Essas alterações fenotípicas proporcionam ao organismo um aumento na sua performance diante de mudanças nas condições ambientais (HAMMOND *et al.*, 2001).

A flexibilidade fenotípica pode ser atingida em diferentes níveis de organização, desde moléculas, passando por tecidos chegando até os órgãos (TOLOZA *et al.*, 1991; HAMMOND & WUNDER, 1991; SABAT & BOZINOVIC 2000; NESPOLO *et al.*, 2002; KONARZEWSKI & DIAMOND, 1994 ; NAYA *et al.*, 2005). Os principais fatores que determinam a magnitude da flexibilidade fenotípica são temperatura, qualidade da dieta e tempo de exposição a esses dois fatores estressantes (CHAPPELL *et al.*, 1999; GELUSO & HAYES, 1999; PIERSMA & LINDSTROM, 1997; HAMMOND *et al.*, 2001; SELMAN *et al.*, 2001; PIERSMA & DRENT, 2003; NAYA *et al.*, 2005). A variação da qualidade da dieta também pode levar os animais a recorrerem à flexibilidade fenotípica não só da RPI, como mencionado anteriormente, como também dos órgãos viscerais. Esse mecanismo compensatório é observado nos principais órgãos responsáveis pelo processamento de energia, como aparelho gastrointestinal, fígado, pulmão coração e rins (SELMAN *et al.*, 2001; DERTING & HORNUNG, 2003; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004; SPEAKMAN & KRÓL, 2005).

Cruz-Neto & Bozinovic (2004) observaram que *Desmodus rotundus* (Chiroptera, Phyllostomidae) alimentados com sangue diluído (dieta de baixa qualidade) apresentaram um aumento significativo na massa dos rins, fígado e aparelho gastrointestinal, além de uma diminuição na massa muscular. Geluso & Hayes (1999) observaram o aumento da massa de matéria seca da moela e do fígado e a diminuição dos músculos peitorais em *Sturnus vulgaris* (Passeriformes, Sturnidae) quando restritos a dietas de baixa qualidade (alto teor de fibras e baixo teor de gordura) por 30 dias. Todavia, os animais também podem recorrer a flexibilidade fenotípica da condição corpórea em resposta a redução da qualidade da dieta através da utilização de reservas energéticas (POND, 1978; VOLTURA & WUNDER, 1998). Tanto a massa lipídica (ML) e a massa magra (MM) são indicadores da condição corpórea e podem ser utilizadas como fontes de energia (ROBBINS, 1993; GELUSO & HAYES, 1999; DERTING & HORNUNG, 2003).

Parker *et al.* (2005) observaram que, com a redução da qualidade da dieta (redução de proteína), *Rangifer tarandus* (Artiodactyla, Cervidae) apresentam uma redução na ingestão de energia metabolizável e na ML. Geluso & Hayes (1999) e Cruz-Neto & Bozinovic (2004) observaram uma redução na MM de *S. vulgaris* e *D. rotundus*, respectivamente, frente à redução na qualidade da dieta. A flexibilidade fenotípica dos órgãos viscerais e da condição corpórea não são mutuamente exclusivas, podendo ocorrer de forma integrada e paralela (GELUSO & HAYES, 1999; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Starck & Rahmaan (2003) registraram que *Coturnix japonica* (Galliformes, Phasianidae) apresentaram uma perda no tecido adiposo, principalmente presente no fígado após 2 semanas de aclimação a dieta com alto teor de fibras (40-45%). Todavia, após 4 semanas esses indivíduos recuperam em parte sua ML, indicando que esse período possibilitou uma melhor aclimação do sistema digestório para a dieta de baixa qualidade e para o restabelecimento do estado nutricional equivalente aos indivíduos controle.

A flexibilidade apresentada pelos diversos órgãos internos juntamente com a RPI pode acarretar alterações no metabolismo dos animais e

conseqüentemente no seu balanço energético, uma vez que os órgãos internos são metabolicamente mais ativos e requerem um maior gasto energético para sua manutenção (DAAN *et al.*, 1990; SPEAKMAN, 2000; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Dessa maneira, animais que apresentam a RPI e/ou a flexibilidade dos órgãos viscerais e da condição corpórea podem apresentar variações sazonais em seu metabolismo energético decorrente dessas alterações em sua composição corpórea. Todavia, essa variação depende da maneira como os animais alocam a energia entre esses diferentes órgãos. Dessa maneira, a qualidade da dieta pode influenciar de diversas maneiras no metabolismo do animal.

Modulações metabólicas - Os organismos endotérmicos apresentam altas taxas metabólicas, as quais são proporcionais as diferenças entre a temperatura do animal e do ambiente (MCNAB, 2002). Os diversos componentes do orçamento de energia em endotérmicos, estimados pelas taxas metabólicas, podem variar devido à influência de diversos fatores, tais como a massa corpórea, o estado nutricional, o hábito alimentar, o nível de estresse e a temperatura ambiental (MCNAB, 2002). A quantificação do gasto energético dentro da zona de neutralidade térmica de um indivíduo endotérmico adulto não reprodutivo, em condições normotérmicas, em um estado pós-absorptivo, durante seu período de inatividade é denominado como taxa metabólica basal - TMB (MCNAB, 1997, 2002; HULBERT & ELSE, 2004). A TMB é fortemente correlacionada com a massa e a temperatura corpórea (MCNAB, 2002; WHITE & SEYMOUR, 2003; HULBERT & ELSE, 2004; MUÑOZ-GARCIA & WILLIAMS, 2005), e destaca-se principalmente para pequenos mamíferos e aves, uma vez que chega a corresponder a até 50% do gasto diário de energia (DAAN *et al.*, 1990; SPEAKMAN, 2000; TIELEMAN & WILLIAMS, 2000).

Diante da redução na qualidade da dieta, pequenos endotérmicos podem reduzir suas TMB como uma estratégia para manter adequar suas necessidades diárias de energia (VELOSO & BOZINOVIC, 1993; CORK, 1994; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004), sendo que essa resposta varia com o

tempo de aclimatação e o sexo (VELOSO & BOZINOVIC, 1993; BOZINOVIC, 1995; BOZINOVIC & NOVOA, 1997; KOTEJA, 1996; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Scott *et al.* (1996) observaram que o efeito variação sazonal da TMB em *Tringa totanus* (Charadriiformes, Scolopacidae) é influenciada pela variação tanto da MM quanto da ML. Como a variação na composição de MM e ML apresentam uma forte correlação positiva com a TMB (SCOTT *et al.*, 1996; KVIST & LINDSTROM, 2001), quando um animal utiliza-se das reservas energéticas diante da diminuição da qualidade da dieta, há uma diminuição de sua TMB. Todavia, existem estudos demonstrando que quando a qualidade da dieta é baixa, os organismos através de RPI e da plasticidade fenotípica dos órgãos internos podem elevar a TMB (DAAN *et al.*, 1990; GELUSO & HAYES, 1999; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004).

Ao ativar mecanismos compensatórios como o aumento na capacidade dos órgãos viscerais visando aumentar a capacidade de processamento e assimilação de energia e de nutrientes, os animais podem apresentar um aumento na TMB, uma vez que estes órgãos apresentam um alto metabolismo (DAAN *et al.*, 1990; CHAPPELL *et al.*, 1999; SPEAKMAN, 2000; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Um dos poucos trabalhos que visou analisar de forma completa a influência da qualidade da dieta sobre a TMB foi realizados por Cruz-Neto & Bozinovic (2004) utilizando morcegos vampiros como organismo modelo. De acordo com os resultados obtidos por esses autores, *D. rotundus* apresentaram um aumento da TMB com a redução na qualidade da dieta (aumento na % de água). Essa variação na TMB está relacionada com a variação na massa do fígado e dos rins, porém não está relacionada à variação do aparelho gastrointestinal nem da MM (CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004).

Geluso & Hayes (1999), por outro lado, verificaram que *S. vulgaris* não modifica sua TMB com 3 dias de exposição a dietas de baixo conteúdo energético, porém apresentaram um aumento na massa do aparelho gastrointestinal, da moela e do fígado e o seu consumo alimentar foi praticamente o dobro da observada em aves mantidas durante o mesmo período em dietas de alta qualidade (GELUSO & HAYES, 1999). Como os animais sob dieta de baixo valor calórico apresentaram uma menor massa

muscular, acredita-se que esta espécie apresenta uma solução de compromisso na alocação de energia entre os diferentes órgãos e a composição corpórea, cujo resultado final é a manutenção da TMB em níveis constantes levando a não alteração da TMB (GELUSO & HAYES, 1999).

Diante da não alteração da TMB, alguns autores sugerem que os animais sob dietas de baixa qualidade podem optar por alterar outros componentes do orçamento diário de energia, como por exemplo, a termoregulação (BOZINOVIC & NOVOA, 1997; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Segundo o modelo da capacidade aeróbica para a evolução da endotermia (HAYES & GARLAND, 1995) existe uma ligação funcional entre a TMB e a CT, de modo que os animais com maiores TMB teriam maior capacidade termoregulatória. Dentro desta hipótese, espera-se que qualquer fator que afete a TMB (p. ex. dieta) pode ter um efeito indireto sobre a CT. Não obstante este efeito indireto, a dieta pode afetar a CT independentemente de seu efeito sobre a TMB. O gasto energético com a termoregulação é um dos componentes principais do orçamento de energia de animais endotérmicos. Assim, animais restritos a dietas de baixa qualidade podem “optar” por reduzir este componente do orçamento, ao invés de reduzir os custos basais de manutenção (CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004).

Bozinovic & Novoa (1997) observaram que tanto para roedores herbívoros (*Octodon degus* - Rodentia, Octodontidae) quanto para onívoros (*Phyllotis darwini* – Rodentia, Muridae), dietas com alto teor de fibras e componentes secundários não influenciam a TMB, mas sim a CT do animal. Comparativamente, a espécie onívora foi a que apresentou um maior índice de ingestão alimentar e conseqüentemente maior valor para CT que a espécie herbívora, porém tal diferença não foi observada nas TMB. Segundo estes autores, esta diferença na CT deve estar relacionada ao aumento do gasto metabólico dos onívoros diante da necessidade de reparos do epitélio intestinal acarretado pela ingestão do tanino. Assim, animais especialistas (herbívoros) apresentam vantagem quando da queda na qualidade e/ou na disponibilidade dos recursos alimentares (BOZINOVIC & NOVOA, 1997). McLister *et al.* (2004) observaram que a presença de componentes secundários na dieta acarreta no

aumento da CT de *Neotoma albigula* e *N. stephensi* (Rodentia, Muridae), porém esta resposta depende do tempo de aclimação. Os animais aclimatados ao frio apresentaram maiores CT, todavia, em nenhum momento essas duas espécies apresentaram variações na TMB. Dessa maneira, o modo como as modulações da RPI e flexibilidade fenotípica atuam sobre a TMB e a CT varia de acordo com a maneira que o organismo aloca a energia entre os diferentes órgãos viscerais (coração, fígado, rins e aparelho gastrointestinal) e tecidos muscular e adiposo.

Morcegos como organismos modelo – A ordem Chiroptera, em especial a família Phyllostomidae, é a mais diversificada em termos de hábitos alimentares dentre os mamíferos, e esta diversificação foi fundamental para a evolução de atributos ecológicos, comportamentais e fisiológicos deste grupo (FREEMAN, 2000; CRUZ-NETO & JONES, 2005). McNab (1982, 1992) afirma que em nenhum outro grupo de mamíferos, os efeitos da dieta sobre a TMB são tão evidentes quanto em morcegos. Testes interespecíficos desta afirmação, contudo, produziram resultados controversos. Speakman & Thomas (2003), em uma análise não-filogenética, verificaram que morcegos nectarívoros e frugívoros apresentam maiores valores residuais da TMB do que morcegos insetívoros. Por outro lado, Cruz-Neto & Jones (2005), usando métodos comparativos filogenéticos, verificaram que esta relação somente é verdadeira quando os efeitos da massa corpórea não são levados em consideração. Quando os efeitos da massa foram controlados, estes autores não encontraram evidências de que a dieta influencia a variação residual na TMB em morcegos. Resultado similar foi anteriormente observado por CRUZ-NETO *et al.* (2001) em uma análise restrita a família Phyllostomidae, a qual apresenta a maior diversidade de hábitos alimentares dentre os morcegos (FREEMAN, 2000).

No tocante aos aspectos metabólicos, a associação entre qualidade da dieta, metabolismo basal e capacidade termoregulatória foi inicialmente estabelecida usando morcegos como organismos modelo (MCNAB, 1969). Observa-se que estes modelos tendem a apenas categorizar os diferentes

hábitos alimentares, levando a erros especialmente para as espécies tidas como frugívoras da Família Phyllostomidae (CRUZ-NETO *et al.*, 2001). Poucos morcegos desta família podem ser classificados como sendo estritamente frugívoros, e mesmo para as espécies estritamente frugívoras, existem diferenças consideráveis entre a qualidade das frutas ingeridas (e.g.; WETTERER *et al.*, 2000; HERRERA *et al.*, 2001).

Diversos estudos enfocam as respostas fisiológicas de morcegos frente a variações na qualidade da dieta, principalmente sob dietas de baixo teor protéico (e.g. HERBST, 1986; DELORME & THOMAS, 1999). Entretanto, são poucos os estudos onde variações na qualidade da dieta são correlacionadas com variabilidade na TMB e CT em morcegos. Tais estudos são fundamentais para a compreensão não somente da relação entre dieta e metabolismo, mas também para fornecerem dados necessários para uma melhor compreensão dos efeitos da dieta sobre a evolução de estratégias fisiológicas em um grupo de mamíferos onde estes efeitos são tidos como conspícuos (FREEMAN, 2000; SIMMONS & CONWAY, 2003; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004).

Dentro da perspectiva apresentada acima, *Artibeus lituratus* foi a espécie escolhida para verificar os potenciais efeitos da variabilidade na qualidade da dieta sobre as respostas fenotípicas integradas. Esta espécie apresenta hábitos generalistas, consumindo uma grande variedade de frutos, em função de sua disponibilidade no meio (GALETTI & MORELLATO, 1994). Esta valência ecológica torna esta espécie, ao menos nas regiões central, sul e sudoeste do Brasil, a mais representativa, sendo inclusive encontrada em áreas urbanas. Em ambientes urbanos, *A. lituratus* também se utiliza frutas exóticas (SAZIMA *et al.*, 1994; REIS *et al.*, 2002). Assim, no município de Rio Claro, Estado de São Paulo, especificamente no e ao redor do Campus da UNESP, local do presente estudo, *A. lituratus* alimenta-se preferencialmente de *Eryobotrya japonica*, *Terminalia cattapa*, *Ficus sp* e *Syzygium jambos*. Outra característica que contribuiu para a escolha desta espécie foi o comportamento de produção de ejetas (BONACCORSO & GUNSH, 1987; DUMONT, 1999; 2003). Comportamento este é realizado por meio de uma série de movimentos mandibulares e de cabeça, no qual algumas espécies da família

Phyllostomidae conseguem extrair boa parte dos compostos não digeríveis expelido-as na forma de ejetas, sendo que apenas a parte succulenta e nutritiva é engolida (DUMONT, 1999, 2003). Este comportamento é considerado como uma resposta que permite o melhor aproveitamento do alimento (MORRISON, 1980; KORINE *et al.*, 1996; BONACCORSO & GUSH, 1987; MARTINEZ DEL RIO & RESTREPO, 1993; DUMONT, 1999, 2003). Dessa maneira, *A. lituratus* foi considerado o organismo modelo ideal para averiguar as respostas fenotípicas integradas utilizada pela espécie diante da variação na qualidade da dieta devido ao seu hábito alimentar, o seu comportamento de produção de ejetas e sua fácil manutenção em cativeiro, além de ser a espécie frugívora mais abundante no campus da Unesp – Rio Claro, onde foram realizados os experimentos.

Justificativas do Trabalho – Apesar de diversos trabalhos analisarem a influência da qualidade da dieta sobre a plasticidade fenotípica dos órgãos viscerais e da condição corpórea e sobre a TMB, poucos são os trabalhos que tentam integrar todos estes parâmetros em uma única análise. Diante dos estudos já realizados, podemos observar três respostas metabólicas distintas: a manutenção, a redução e o aumento da TMB, sendo que os mecanismos responsáveis por estas três respostas se relacionam com a plasticidade fenotípica dos órgãos viscerais, da condição corpórea e com o modo como o organismo aloca a energia entre esses órgãos e tecidos (ver revisão em CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004).

Dessa maneira, estudos que englobam as respostas fenotípicas integradas trazem subsídios para entendermos, por exemplo, os fatores que determinaram os hábitos alimentares, os limites digestórios e, conseqüentemente, os limites do nicho ecológico dos animais (KARASOV & DIAMOND, 1988; KARASOV, 1990). Também trazem informações sobre a troca de energia do organismo com o ambiente, possibilitando relacioná-lo com sua importância energética dentro do ecossistema, tanto como predador (no caso de granívoros, insetívoros, carnívoros, herbívoros) quanto como dispersor de sementes (no caso de alguns frugívoros), influenciando assim na dinâmica

das populações de plantas e animais e ele relacionado (KARASOV & DIAMOND, 1988; KARASOV, 1990).

Assim, estudos objetivando a problemática da qualidade da dieta, além de apresentarem essa importância ecológica, quando realizados de maneira intraespecífica, são úteis para embasar hipóteses sobre os mecanismos de adaptação e evolução das espécies (BARTHOLOMEW, 1987; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004), uma vez que eliminam a problemática de filogenia apresentada por análises interespecíficas (CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Fornecem também subsídios para a elucidação da variabilidade apresentada pela TMB mesmo quando os efeitos da Tc e Mc são controlados sob a ótica evolutiva (LOVEGROVE, 2000; TIELEMAN & WILLIAMS, 2000; WHITE & SEYMOUR, 2003).

Além disto, poucos são os estudos que englobam as respostas fenotípicas integradas diante da variação da qualidade da dieta em relação ao teor de fibras, e não existe nenhum estudo onde variações na qualidade da dieta são correlacionadas com variabilidade na TMB e CT em morcegos. Desta forma estes estudos são de extrema valia para: 1) testar pontualmente a relação entre dieta e TMB e CT, permitindo analisar diretamente um dos fatores ecológicos tido como sendo um dos principais a responderem pela variabilidade na TMB; 2) permitir situar os resultados obtidos acima dentro de um novo contexto, uma vez que todas as respostas observadas, como já mencionado, podem afetar diretamente a TMB e a CT, e 3) fornecer subsídios adicionais para a compreensão do papel desempenhado pela diversificação na dieta sobre a diversidade fisiológica em um grupo de animais onde esta relação é tida como sendo a mais pervasiva dentre todos os mamíferos.

Objetivos Gerais - Tendo em vista as justificativas da perspectiva apresentada acima, o objetivo do presente estudo foi analisar, em um contexto intraespecífico, os potenciais efeitos da variabilidade na qualidade da dieta sobre as respostas fenotípicas integradas do morcego frugívoro *Artibeus lituratus*. Os resultados obtidos são abordados em três capítulos, tendo eles como objetivo analisar a influência da qualidade da dieta sobre: (1) os

processos ingestórios e digestórios, tendo como parâmetro a RPI, (2) a flexibilidade fenotípica da composição corpórea, incluindo a morfologia dos órgãos viscerais e periféricos, e (3) as respostas metabólicas, com enfoque na TMB e CT, relacionando-as com a RPI e a flexibilidade fenotípica.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BACIGALUPE, L.D. & BOZINOVIC, F. Design, limitations and sustained metabolic rate: lessons from small mammals. **J. Exp. Biol.**, 205: 2963-2970. 2002.

BARTHOLOMEW, G.A. Inter-specific comparisons as a tool for ecological physiologists. Pp. 11-13. In: Fender M.E., A.F. Bennett, W.W. Burggren & R.B. Huey (Eds.). **New direction in ecological Physiology**. Cambridge University Press, Cambridge. 1987.

BATZLI, G.O., BROUSSARD, A. D. & OLIVER, R.J. The integrated processing response in herbivorous small mammals. Pp. 324-336. In: Chivers, D.J. & P. Laner (Eds.). **The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function**. Cambridge University Press, Cambridge. 1994.

BONACCORSO F.J. & GUSH, T.J. Feeding behaviour and foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats: an experimental study. *J. Animal Ecology*, 56: 907-920. 1987.

BOZINOVIC, F. Nutritional energetics and digestive responses of an herbivorous rodent (*Octodon degus*) to different levels of dietary fiber. **J. Mammal.**, 76: 627-637. 1995.

BOZINOVIC, F. & NOVOA, F.F. Metabolic costs of rodents feeding on plant chemical defenses: a comparison between an herbivore and an omnivore. **Comp. Biochem. Physiol. A**, 117: 511-514. 1997.

CASTLE, K.T. & WUNDER, B.A. Limits to food intake and fiber utilization in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*: effects of food quality and energy need. **J. Comp. Physiol. B**, 164: 609-617. 1995.

CHAPPELL, J. Coral morphology, diversity and reef growth. **Nature**, 286: 249–252. 1980.

CHAPPELL, M.A., BECH, C. & BUTTERMER, W.A. The relationship of central and peripheral organ masses to aerobic performance variation in house sparrows. **J. Exp. Biol.**, 202: 2269-2279. 1999.

- CORK, S.J. Digestive constraints on dietary scope in small and moderately small mammals: how much do we really understand? Pp. 337-369. In: Chivers, D. and P. Langer (Eds.). **The Digestive System in Mammals: Food, Form, and Function**. Cambridge University Press, Cambridge. 1994.
- CRUZ-NETO, A.P. & BOZINOVIC, F. The relationship between diet quality and basal metabolic rate in endotherms: insights from intraspecific analysis. **Physiol. Biochem. Zool.**, 77(6):877–889. 2004.
- CRUZ-NETO, A.P., GARLAND JR., T. & ABE, A. S. Diet, phylogeny, and basal metabolic rate in phyllostomid bats. **Zoology**, 104: 49-58. 2001.
- CRUZ-NETO, A.P., JONES, K.E. Exploring the Evolution of Basal Metabolic Rate in Bats. In: A. Zubaid, T.H. Kunz; G. McCracken. (Eds.). **Functional Morphology and Ecology of Bats**. Oxford University Press, p. 58-69. 2005.
- DAAN, S., MASMAN, D. & GROENEWOLD, A. Avian basal metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure in nature. **Am. J. Physiol.**, 259: 333-340. 1990.
- DELORME, M. & THOMAS, D.W. Comparative analysis of the digestive efficiency and nitrogen and energy requirements of the phyllostomid fruit-bat (*Artibeus jamaicensis*) and the pteropodid fruit-bat (*Rousettus aegyptiacus*). **J. Comp. Physiol. B.**, 169:123-132. 1999.
- DEKORRING, T.L. & HORNUNG, C.A. Energy demands, diet quality, and central processing organs in wild white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). **J. Mammal.**, 84: 1381-1398. 2003.
- DUMONT, E.R. The effect of food hardness on feeding behavior in frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. **J. Zool. Lond.**, 248: 219-229. 1999.
- DUMONT, E.R. Bats and fruit: An Ecomorphological Approach. pp 398-430. In: T.H. Kunz & M.B. Fenton (eds). **Bat Ecology**. The University of Chicago Press, Chicago. 2003.
- FREEMAN, P.W. Macroevolution in Microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. **Evol. Ecol. Res.**, 2: 317-335. 2000.
- GALETTI, M. & MORELLATO, L.P.C. Diet of the large fruit-eating bat *Artibeus lituratus* in a forest fragment in Brazil. **Mammalia**, 58 :661-665. 1994.
- GELUSO, K. & HAYES, J.P. Effects of dietary quality on basal metabolic rate and internal morphology of European starlings (*Sturnus vulgaris*). **Physiol. Biochem. Zool.**, 72: 189-197. 1999.

- HAMMOND, K.A. & WUNDER, B.A. The role of diet quality and energy need in the nutritional ecology of small herbivore, *Microtus ochrogaster*. **Physiol. Zool.**, 64: 541-567. 1991.
- HAMMOND, K.A., SZEWCZAK, J. & KRÓL, E. Effects of altitude and temperature on organ phenotypic plasticity along an altitudinal gradient. **J. Exp. Biol.**, 204: 1991-2000. 2001.
- HAMMOND, K.A. & DIAMOND, J. Maximal sustained energy budgets in humans and animals. **Nature**, 386: 457-462. 1997.
- HAYES, J.P. & GARLAND, Jr. T. The evolution of endothermy: testing the aerobic capacity model. **Evolution**, 49(5): 836-847. 1995.
- HERBST, L.H. The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. **Biotropica**, 18: 39-44. 1986.
- HERRERA M.L.G., HOBSON, K.A., MANZO, A.A., ESTRADA, D.B., SÁNCHEZ-CORDERO, V. & MÉNDEZ, G.C. The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: evaluating the use of stable isotope models. **Biotropica**, 33: 520-528. 2001.
- HULBERT, A.J. & ELSE, P.L. Basal metabolic rate: its history, composition, regulation and usefulness. **Physiol. Biochem. Zool.**, 77: 869-876. 2004.
- KARASOV, W.H. Water flux and water requirements in free-living antelope ground squirrels *Ammospermophilus leucurus*. **Physiol. Zool.**, 56: 94– 105. 1983.
- KARASOV, W.H. Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. **Stud. Avian. Biol.**, 13: 391-415. 1990.
- KARASOV, W.H. & DIAMOND, J.M. Interplay between physiology and ecology in digestion: intestinal nutrients transporters vary within and between species according to diet. **Bioscience**, 38: 602-611. 1988.
- KARASOV, W.H., PINSHOW, B., STARCK, J.M. & AFIK, D. Anatomical and histological changes in the alimentary tract of migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*): a comparison among fed, fasted, food-restricted and refed birds. **Physiol. Biochem. Zool.**, 77: 149–160. 2004.
- KOTEJA, P. Limits to the energy budget in a rodent, *Peromyscus maniculatus*: does gut capacity set the limity? **Physiol. Zool.**, 69: 994-1020. 1996.
- KOTEJA, P. The evolution of concepts on the evolution of endothermy in birds and mammals. **Physiol. Biochem. Zool.**, 77: 1043-1050. 2004.

- KONARZEWSKI, M. & DIAMOND J. Peak sustained metabolic rate and its individual variation in cold-stressed mice. **Physiol. Zool.**, 67: 1186–1212. 1994.
- KORINE, C., ZEEV, A. & ARIELI, A. nitrogen and energy balance of the fruit bat *Rousettus aegyptiacus* on natural fruit diets. **Physiol. Zool.**, 69 (3): 618-634. 1996.
- KVIST, A. & LINDSTROM, A. Basal metabolic rate in migratory waders: intra-individual, intraspecific, interspecific and seasonal variation. **Funct. Ecol.**, 15: 465–473. 2001.
- LOEB, S.C., SCHWAB, R.G. & DEMMENT, M.W. Response of pocket gophers (*Thomomys bottae*) to change in diet quality. **Oecologia**, 86: 542-551. 1991.
- LOVEGROVE, B.G. The zoogeography of mammalian basal metabolic rate. **Am. Nat.**, 156: 201-219. 2000.
- MARTINEZ DEL RIO, C. & RESTREPO, C. Ecological and behavioral consequences of digestion in frugivorous animals. **Vegetatio**, 107/108: 205-216. 1993.
- MCLISTER, J.D., SORENSEN, J. S. & DEARING M. D. Effects of consumption of juniper on cost of thermoregulation in the woodrats *Neotoma albigula* and *Neotoma stephensi* at different acclimation temperatures. **Physiol. Biochem. Zool.**, 77: 302-312. 2004.
- MCNAB, B.K. The economics of temperature regulation in neotropical bats. **Comp. Biochem. Physiol.**, 31: 227-268. 1969.
- MCNAB, B.K. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. Pp. 151-200, In: Kunz T. H. (Ed.), **Ecology of bats**, Plenum Press, New York. 1982.
- MCNAB, B.K. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. **Ecol. Monogr.**, 56:1-19. 1986.
- MCNAB, B.K. A statistical analysis of mammalian rates of metabolism. **Funct. Ecol.**, 6: 672-679. 1992.
- MCNAB, B.K. On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism. **Physiol. Zool.**, 70: 718-720. 1997.
- MCNAB, B.K. Vertebrate metabolic variation. **Encycl. Life Sci.** 2001.
- MCNAB, B.K. **The Physiological ecology of vertebrates: A view from energetics.** Cornell University Press, Ithaca. 2002.

- MINER, B. G., SULTAN, S.E., MORGAN, S.G., PADILLA, D.K. & RELYEA, R.A. Ecological consequences of phenotypic plasticity. **Trends Ecol. Evol.**, 20: 685-692. 2005.
- MORRISON, D.W. Efficiency of food utilization by fruit bat. **Oecologia**, 45: 270-273. 1980
- MUÑOZ-GARCIA, A. & WILLIAMS, J.B. Basal metabolic rate in carnivores is associated with diet after controlling for phylogeny. **Physiol. Biochem. Zool.**, 78: 1039-1056. 2005.
- NAGY, T.R. & NEGUS, N.C. Energy acquisition and allocation in male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*): effects of photoperiod, temperature, and diet quality. **Physiol. Zool.**, 66: 537-560. 1993.
- NAYA, D.E., BACIGALUPE, L.D., BUSTAMANTE, D.M. & BOZINOVIC, F. Dynamic digestive responses to increased energy demands in the leaf-eared mouse (*Phyllotis darwini*). **J. Comp. Physiol. B**, 175: 31-36. 2005.
- NESPOLO, R.F., BACIGALUPE, L.D., SABAT, P. & BOZINOVIC, F. Interplay among energy metabolism, organ mass and digestive enzyme activity in the mouse-opossum *Thylamys elegans*: the role of thermal acclimation. **J. Exp. Biol.**, 205:2697–2703. 2002.
- PIERSMA, T. & LINDSTROM, A. Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. **Trends Ecol. Evol.**, 12: 134-138. 1997.
- PIERSMA, T. & DRENT, J. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. **Trends Ecol. Evol.**, 18: 228–233. 2003.
- PIGLIUCCI, M. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going. **Trends Ecol. Evol.**, vol. 20, n° 9. 2005.
- POND, C.M. Morphological aspects and ecological and mechanical consequences of fat deposition in wild vertebrates. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 9: 519-570. 1978.
- REIS, N.R., LIMA, I.P. & PERACCHI, A. L. Morcegos (Chiroptera) da área urbana de Londrina, Paraná, Brasil. **Revta. Bras. Zool.**, 19: 739-746. 2002.
- ROBBINS, C.T. **Wildlife feeding and nutrition**. 2<sup>nd</sup> Ed. Academic Press, San Diego, 114 - 174pp. 1993.
- RUBEN, J.A. The evolution of endothermy in mammals and birds: from physiology to fossils. **Ann. Rev. Physiol.**, 57: 69–95. 1995.

- SABAT, P., BOZINOVIC, F. Digestive plasticity and the cost of acclimation to dietary chemistry in the omnivorous leaf-eared mouse *Phyllotis darwini*. **J. Comp. Physiol.B**, 170: 411–417. 2000.
- SAZIMA, I., FISCHER, W.A., SAZIMA, M. & FISCHER, E.A. The fruit bat *Artibeus lituratus* as a forest and city dweller. **Ciência e Cultura**, São Paulo, 46 (3): 164-168. 1994.
- SCOTT, I. MITCHELL, P.I. & EVANS, P.R. How does variation body composition affect the basal metabolic rate of birds. **Funct. Ecol.**, 10: 307-313. 1996.
- SELMAN, C., LUMSDEN, S., BÜNGER, L., HILL, W.G. & SPEAKMAN, J.R. Resting metabolic rate and morphology in mice (*Mus musculus*) selected for high and low food intake. **J. Exp. Biol.**, 204: 777–784. 2001.
- SIMMONS, N.B & CONWAY, T.M. Evolution of Ecological Diversity in Bats. Pp 493-526. In: T.H. Kunz & M.B. Fenton (Eds). **Bat Ecology**. The University of Chicago Press, Chicago. 2003.
- SPEAKMAN, J.R. The cost of living: field metabolic rates of small mammals. **Adv. Ecol. Res.**, 30: 178-297. 2000.
- SPEACKMAN, J.R. Thermoregulation in vertebrates. **Encycl. Life Sci**. 2001.
- SPEAKMAN, J.R. & THOMAS, D.W. Energetics and physiological ecology of bats. Pp. 430-492. In: T.H. Kunz & M.B. Fenton (Eds.), **Ecology of Bats**. University of Chicago Press, Chicago. 2003.
- SPEAKMAN, J.R., ERGORN, T., REID, K., SCANTLEBURY, D.M. & LAMBIN, X. Resting and daily energy expenditures of free-living field voles are positively correlated but reflect extrinsic rather than intrinsic effects. **Proc. Nat. Acad. Sci.**, 100 (24): 14057-14062. 2003.
- SPEAKMAN, J.R. & KRÓL, E. Limits to sustained energy intake IX: a review of hypotheses. **J. Comp. Physiol. B**, 175: 375-394. 2005.
- STARCK, J.M. & RAHMAAN, G.H.A. Phenotypic flexibility of structure and function of the digestive system of Japanese quail. **J. Exp. Biol.**, 206, 1887-1897. 2003.
- TIELEMAN, B.I. & WILLIAMS, J.B. The adjustments of avian metabolic rates and water fluxes to desert environments. **Physiol. Biochem. Zool.**, 73: 461-479. 2000.

- TOLOZA, E.M. MANDY, L.& DIAMOND, J. Nutrient extraction by cold-exposed mice: a test of digestive safety margins. **Am. J. Physiol.**, 261: G608-G620. 1991.
- VELOSO, C. & BOZINOVIC, F. Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. **Ecology**, 74: 2003-2010. 1993.
- VELOSO, C. & BOZINOVIC, F. Interplay between acclimation time and diet quality on basal metabolic rate in females of degus *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae). **J. Zool. Lond.**, 252: 531-533. 2000.
- VOLTURA, M.B. & WUNDER, B.A. Effects of ambient temperature, diet quality, and food restriction body composition dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. **Physiol. Zool.**, 71: 321-328. 1998.
- WETTERER, A.L., ROCKMAN, M.V. & SIMMONS, N.B. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. **Bull. Americ. Mus. Nat. Hist.**, 248: 1-200. 2000.
- WHITE, C.R. & SEYMOUR, R.S. Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass<sup>2/3</sup>. **Proc. Nat. Acad. Sci.**, 100: 4046-4049. 2003.
- YOUNG OWL, M.Y. & BATZLI, G.O. The integrate processing response on voles to fiber content of natural diet. **Funct. ecol.**, 12: 4-13. 1998.

## **CAPITULO 1**

### **RPI EM *Artibeus lituratus* (CHIROPTERA, PHYLLOSTOMIDAE) FRENTE A VARIAÇÕES NA QUALIDADE DA DIETA.**

**Lye Otani**

**Departamento de Zoologia, IB, UNESP, CP 199, 13506-900 Rio Claro, SP,  
Brasil**

**Rio Claro - SP  
Outubro de 2006**

## RESUMO

Frutas quiropterocóricas apresentam variabilidade em suas propriedades nutricionais e esta variabilidade pode afetar a capacidade de extração e assimilação de energia pelos morcegos. A relação entre qualidade da dieta e capacidade de extração e assimilação de energia pode ser analisada dentro da chamada “Respostas de Processos Integrados” (RPI), a qual propõe que a exposição a uma dieta de baixa qualidade acarreta uma série de processos ingestórios e digestórios que visam manter a entrada de energia metabolizável em níveis constantes. O objetivo deste trabalho é testar se *Artibeus lituratus* apresenta alguns dos mecanismos postulados dentro da RPI, e verificar se o comportamento de produção de ejetas influencia na eficiência digestiva desses animais. Oito indivíduos machos da espécie foram mantidos por 90 dias sob dietas de alta e baixa qualidade, e a eficiência digestiva foi quantificada em três momentos: após 7, 30 e 90 dias de aclimação. Os resultados obtidos evidenciam o aumento da ingestão alimentar, da produção de ejetas e fezes, da digestibilidade de matéria seca e de energia e da energia metabolizável, em função da redução da qualidade da dieta. Esses parâmetros também foram influenciados pelo tempo de aclimação e pela interação dos dois fatores. Apesar destes resultados serem similares aos postulados dentro da RPI, os mecanismos subjacentes parecem ter sido diferentes dos postulados por esta hipótese. A queda da qualidade da dieta não produz modificações morfológicas do intestino dessa espécie. O comportamento de produção de ejetas pode ter maximizado a extração de energia, quando os animais são expostos à dieta de

baixa qualidade, sem que houvesse necessariamente de modificações a nível morfofisiológico do aparelho gastrointestinal, assegurando assim a manutenção de uma quantidade de energia metabolizável similar a de animais mantidos em dietas de alta qualidade.

**Palavras-chave:** *Artibeus lituratus*, qualidade da dieta, digestibilidade, resposta de processos integrados; energética.

## **ABSTRACT**

Chiropterochory fruits have a high variable nutritional propriety, and this variability may affect bat's energy extraction and assimilation capability. The relationship between diet quality and its energy extraction and assimilation capability may be analyzed by the Integrated Processing Response (IPR) which suggests that the exposition to a low diet quality causes a series of ingestive and digestive mechanisms to keep constant the metabolizable energy intake. The main objective of this study was to test if *Artibeus lituratus* utilize some of these mechanisms postulated by the IPR hypothesis, and to verify the effect of the ejecta production behavior on the digestive efficiency. Eight male adult bats were kept during 90 days under low and high-quality diets, and the digestive efficiency was quantified in three periods: after 7, 30 and 90 days of acclimation. Our results shows that low-quality diet causes an increase in the food intake, ejecta and feces production, dry-matter and energy digestibility, and metabolizable energy intake. These parameters were also influenced by the acclimation time and the interaction between these two factors. Although these results were similar to the IPR, the underlying mechanisms seem to be different from those postulated by this hypothesis. The decrease on diet quality does not cause an intestinal morphological modification in this species. The ejecta production behavior may maximize the energy extraction when bats were kept in low-quality diet without gastrointestinal morpho-physiological changes, assuring a similar metabolizable energy intake to those in a high-quality diet.

**Key-words:** *Artibeus lituratus*, diet quality, digestibility, integrated processing response, energetics.

## INTRODUÇÃO

A radiação adaptativa observada em morcegos da família Phyllostomidae está associada à evolução correlacionada entre a diversificação dos hábitos alimentares (frugivoria, nectarivoria, hematofagia, insetivoria e carnivoria) e as diversidades ecológicas, morfológicas e fisiológicas (FREEMAN, 2000; SIMMONS & CONWAY, 2003). Dentro dos 51 gêneros pertencentes a essa família, mais da metade alimenta-se de frutas (GARDNER, 1977; DUMONT, 2003; GIANNINI & KALKO, 2004). Frutas, contudo, são recursos que apresentam uma grande variabilidade na sua qualidade, e os estudos que procuraram analisar a maneira pela qual os morcegos frugívoros lidam com esta variabilidade fornecem importante subsídio para a compreensão dos padrões e mecanismos subjacentes a esta radiação adaptativa (DUMONT, 2003).

As frutas diferem com relação a suas proporções em proteínas, lipídeos, minerais e fibras, e esta variação pode afetar a capacidade de extração e assimilação de energia pelos morcegos (MORRISON, 1980; HERBST, 1986; WENDELN *et al.*, 2000; DUMONT, 2003). Quando a qualidade nutricional da dieta é enfocada, os principais trabalhos enfatizam a baixa concentração de proteína nas frutas, visando identificar as diferentes estratégias utilizadas pelos morcegos frugívoros para contornar essa aparente deficiência nutritiva (THOMAS, 1984; HERBST, 1986; KORINE *et al.* 1996; DELORME & THOMAS, 1996; 1999; COURTS, 1998). Outros estudos analisaram a relação evolutiva entre a qualidade das frutas e os diversos padrões morfológicos, ecológicos e fisiológicos (CRUZ-NETO *et al.*, 2001; SCHONDUBE *et al.*, 2001; DUMONT, 2006), e o papel dos minerais como fatores importantes na determinação da qualidade nutricional das frutas (WENDELN *et al.*, 2000; NELSON *et al.*, 2005). Comparativamente, poucos estudos analisaram de forma direta a relação entre eficiência digestória, entrada de energia metabolizável e a qualidade nutricional das frutas (HERBST, 1986; KORINE *et al.*, 1996; DELORME & THOMAS, 1996; 1999).

A relação entre qualidade da dieta e capacidade de extração e assimilação de energia pode ser analisada dentro da chamada “Respostas de

Processos Integrados” (RPI - BATZLI *et al.*, 1994; YOUNG-OWL & BATZLI, 1998). A hipótese de RPI, inicialmente proposta para pequenos herbívoros, propõe que a exposição a uma dieta de baixa qualidade acarreta uma série de processos ingestórios e digestórios que visam manter a entrada de energia metabolizável em níveis constantes. Assim, a redução na qualidade da dieta leva a um aumento na ingestão alimentar e uma queda na digestibilidade, devido à redução no tempo de trânsito do alimento (diminuição no tempo de retenção) (VELOSO & BOZINOVIC, 1993, BATZLI *et al.*, 1994; YOUNG-OWL & BATZLI, 1998). Para contrabalançar esta queda da digestibilidade, e manter a taxa de energia metabolizada constante, os animais apresentam modificações estruturais e funcionais no aparelho gastrointestinal (BATZLI *et al.*, 1994). Foram verificados pelo menos alguns dos mecanismos da RPI em diversos mamíferos e aves, e até mesmo em espécies não-herbívoras (BOZINOVIC & NOVOA, 1997; GELUSO & HAYES, 1999; SABAT & BOZINOVIC, 2000; NAYA *et al.*, 2005).

Morcegos frugívoros naturalmente apresentam altas taxas de ingestão alimentar (MORRISON, 1980; THOMAS, 1984; DELORME & THOMAS, 1996; 1999). O aparelho gastrointestinal destes animais é pequeno quando comparado ao de mamíferos não herbívoros de tamanho similar (FORMAN, 1972), o tempo de trânsito do alimento é comparativamente rápido (15 – 100 minutos – MORRISON, 1980; TEDMAN & HALL, 1985), e a eficiência digestória relativamente alta (> 80% para morcegos frugívoros - MORRISON, 1980; KORINE *et al.*, 1996; DELORME & THOMAS, 1996; 1999). A combinação destas duas características aparentemente não sacrifica a eficiência digestória dos morcegos frugívoros. Alguns morcegos frugívoros, além dessas características, ainda apresentam o comportamento de produção de ejetas (BONACCORSO & GUSH, 1987; DUMONT, 1999; 2003). Este comportamento, no qual boa parte dos compostos não digeríveis é separada na boca e expelida na forma de ejetas, é considerado como uma resposta que permite um melhor aproveitamento do alimento, pois apenas a parte suculenta e nutritiva é ingerida (MORRISON, 1980; KORINE *et al.*, 1996; BONACCORSO

& GUSH, 1987; MARTINEZ DEL RIO & RESTREPO, 1993; DUMONT, 1999, 2003).

A contribuição da produção de ejetas para a maximização da eficiência digestória dos morcegos frugívoros foi analisada em alguns trabalhos (MORRISON, 1980; THOMAS, 1984; KORINE *et al.*, 1996; DELORME & THOMAS, 1999). No entanto, nenhum dos estudos mencionados acima verificou a possibilidade de que a redução na qualidade da dieta possa induzir modificações morfológicas no aparelho gastrointestinal, modificações estas que poderiam contribuir para maximizar a eficiência digestória de morcegos frugívoros. Portanto, a extensão pela qual estas combinações de respostas comportamentais, fisiológicas e morfológicas interagem entre si, e permitem a manutenção do nível de energia metabolizável, face a redução da qualidade da dieta requer uma análise mais detalhada.

O objetivo do presente trabalho foi analisar as respostas ingestórias e digestórias (digestibilidade, energia metabolizável e morfologia do aparelho gastrointestinal) do morcego frugívoro *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818) frente à redução na qualidade da dieta. Assim como os demais frugívoros da subfamília Stenodermatinae, *A. lituratus* possui um curto aparelho gastrointestinal, alta taxa de ingestão alimentar e apresenta o comportamento de produção de ejetas (KLITE, 1965; MORRISON, 1980; THOMAS, 1984; DUMONT, 1999). Esta espécie apresenta uma dieta basicamente frugívora, porém pode utilizar-se de outros recursos alimentares como insetos, folhas e néctar (MARINHO-FILHO, 1992; SAZIMA *et al.*, 1994; ZORTEA & CHIARELLO, 1994), o que torna evidente a susceptibilidade desse morcego a grandes variações na qualidade de sua dieta. Essas características tornam esta espécie um modelo ideal para realização de ensaios visando analisar os mecanismos utilizados por morcegos frugívoros quando deparados com a queda da qualidade da dieta. Especificamente, as seguintes hipóteses foram testadas no presente trabalho: (1) morcegos frugívoros apresentam alguns componentes da RPI que maximizam o aproveitamento de dietas com altos teores de fibras; (2) comportamento de produção de ejetas aumenta a quantidade de energia

metabolizável ingerida, favorecendo a utilização de dietas de baixa qualidade por esses animais.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

Captura e Manutenção dos Animais – No início de outubro (meados da primavera), indivíduos adultos, machos de *Artibeus lituratus* (n = 16) foram coletados com redes de neblina nas dependências do Campus da UNESP, Bela Vista, Município de Rio Claro, SP (22°23'S, 47°32'W). Devido a necessidade de matar dos animais após os experimentos, o tamanho da amostra (n = 16) foi definida com o intuito de não interferir nas análises estatísticas e na população da espécie do Campus. Após as coletas os indivíduos foram mantidos em um viveiro (3 x 3 x 4) m ao ar livre nas dependências do Instituto de Biociências, UNESP, Campus de Rio Claro. Durante as duas semanas após a captura, os animais foram todos alimentados com mamão-formosa, banana-nanica e suplemento vitamínico (Aminomix pet - vetnil). Após este período, os animais foram separados aleatoriamente em dois grupos de oito indivíduos, sendo cada grupo alimentado com um tipo de dieta artificial por um período adicional de 3 meses, um de baixa e outro de alta qualidade.

As dietas artificiais utilizadas foram elaboradas pelo Departamento de Zootecnia da Universidade Estadual de Ponta Grossa (PR) procurando-se, dentro do possível, mimetizar o espectro das diferenças no teor de fibras detergentes ácidas (FDA) e neutras (FDN) encontradas nas frutas comumente utilizadas por *A. lituratus* (Tabela 1). As espécies utilizadas como base para a elaboração das dietas foram *Syzygium jambos*, *Terminalia cattapa* e *Ficus sp* por serem os frutos utilizados pela população desses morcegos no Campus da UNESP, Rio Claro, na época da coleta. Todavia, através do processo utilizado na elaboração destas dietas não foi possível manter uma similaridade, para alguns componentes (carboidratos e proteínas), aos dos valores observados nas frutas naturais. A principal diferença entre as dietas está relacionada quanto ao teor de fibras, sendo que esta diferença de mais de 100% (bruta, detergentes ácidas e neutras) sugere que a quantidade de energia

efetivamente disponível seja menor para a dieta de baixa qualidade, pois em termos de energia bruta as dietas são isocalóricas (Tabela 1). Além disso, a proporção de carboidratos, a principal fonte energética das frutas naturais normalmente consumidas por morcegos frugívoros (MORRISON, 1978; THOMAS, 1984; MARTINEZ DEL RIO, 1994), é maior na dieta de alta qualidade, mesmo que esta apresente menores quantidades de proteína e lipídeos. De qualquer forma, acredita-se que as diferenças nos teores de fibras e, conseqüentemente, na quantidade de energia, refletem as diferenças na qualidade da dieta que os indivíduos desta população encontram em seu habitat.

Protocolo Experimental – O protocolo utilizado para a quantificação dos parâmetros relacionados à digestibilidade foi realizado conforme procedimento descrito por Robbins (1993), e os experimentos foram conduzidos 7, 30 e 90 dias após o início do período de aclimação às dietas de diferentes qualidades. Durante estes experimentos, os animais foram transferidos do viveiro, pesados e mantidos em gaiolas individuais em uma sala de temperatura controlada a  $26^{\circ}\text{C} \pm 1,0^{\circ}\text{C}$ . Tendo como referência que algumas espécies de *Artibeus* podem chegar a processar 2x a sua massa corpórea em frutos (MORRISON, 1980; THOMAS, 1984), cada animal recebeu em torno de 2,5 vezes o peso de seu corpo em alimento. Este alimento foi oferecido uma única vez por noite, sempre à mesma hora (18h30min). Por volta das 8h da manhã seguinte, o alimento restante foi pesado, e as fezes e as ejetas foram recolhidas, pesadas separadamente e acondicionadas em geladeira até o final dos três dias de experimento. Durante a realização de todos estes experimentos, uma amostra adicional de alimento foi deixada na sala, longe do alcance dos animais. A variação diária no peso desse alimento foi utilizada para corrigir a variação do peso do alimento oferecido devido à perda de água por evaporação. Esses procedimentos foram realizados com todos os indivíduos de ambos os grupos por um período de 3 dias consecutivos, após o qual o peso foi novamente quantificado e os animais retornados ao viveiro, onde continuaram a receber as dietas artificiais.

As fezes, as ejetas e amostras da dieta oferecidas foram posteriormente secas em estufas a 60°C até atingirem peso constante. Alíquotas (0,1 gramas) das amostras das dietas e das fezes foram então analisadas em duplicata quanto ao conteúdo energético através de uma micro-bomba calorimétrica (PARR Inc, USA) e os valores médios utilizados como indicativos do conteúdo calórico. Os parâmetros relacionados à ingestão alimentar e à capacidade digestória considerados no presente trabalho foram calculados para matéria seca (g) e energia (Kcal), conforme as fórmulas propostas por Robbins (1993), e representam a média aritmética dos dados obtidos durante os 3 dias de experimentos. Devido ao comportamento de produção de ejetas, os resultados podem ser expressos a partir dos cálculos considerando a ingestão total ou em base da ingestão líquida (ingestão descontada a produção de ejetas) (KORINE *et al.*, 1996). Os resultados foram expressos em termos de ingestão líquida, de acordo com as seguintes fórmulas:

- Ingestão alimentar (g/dia) = [Alimento oferecido (g/dia)] – [Sobra de alimento (g/dia) + produção de ejetas (g/dia)]
- Energia ingerida (Kcal/dia) = ingestão alimentar (g/dia) X energia da dieta (Kcal/g)
- Energia defecada (Kcal/dia) = produção de fezes (g/dia) X energia das fezes (Kcal/g)
- Energia digerida (Kcal/dia) = energia ingerida (Kcal/dia) – energia defecada (Kcal/dia)
- Energia Metabolizável ingerida (Kcal/dia) = 0,96\* X energia digerida (Kcal/dia)
- Digestibilidade de Energia (%) = (energia metabolizável ingerida/energia ingerida) X 100
- Digestibilidade de Matéria Seca (%) = [(ingestão alimentar-produção de fezes)/ingestão alimentar] X 100

O valor de 0,96\* teve como base o valor utilizado para o cálculo da energia metabolizável ingerida para morcegos frugívoros por Korine *et al.* (1996). Esta correção assume que a perda de energia na urina equivale a 4% da energia digerida (ROBBINS, 1993). A digestibilidade foi calculada como

sendo digestibilidade aparente, uma vez que a fórmula utilizada subestima a eficiência digestória, ao não levar em consideração a contribuição dos subprodutos metabólicos, secreções não absorvidas do sistema digestório e o papel dos microorganismos (ROBBINS, 1993). Da mesma forma, a entrada de alimento (energia) metabolizado é aparente e representa a quantidade de alimento que é consumida e absorvida pelo corpo (ROBBINS, 1993).

Após exposição por 3 meses às diferentes dietas, os animais foram mortos por overdose de gás carbônico, e o aparelho gastrointestinal foi removido com a utilização de pinça e tesoura cirúrgica e lavado com água destilada. Em seguida o excesso de água, gordura e sangue (além de restos de alimento quando foi o caso) foram removidos e o órgão foi pesado com balança de precisão (OHAUS - 0,001g). O comprimento do intestino foi medido com uma régua convencional (precisão de 0,1 cm). Posteriormente este órgão foi aberto longitudinalmente e a largura medida com um paquímetro digital (0,01cm) em 16 pontos diferentes. A área do intestino foi calculada através da multiplicação do comprimento e da média dos valores de largura.

Análises estatísticas - Para todas as análises, dados de digestibilidade foram transformados em arco-seno; demais dados foram logaritimizados (base 10), e as premissas de normalidade e homogeneidade de variâncias testadas. Análises de Variância para dois fatores com medidas repetidas foram usadas para analisar os efeitos do tempo de aclimação, da qualidade da dieta, e da interação entre estes dois fatores, sobre as variações na massa corpórea e nos parâmetros associados à ingestão alimentar e à capacidade digestória. Nos resultados, somente as interações significativas serão apresentadas. O teste *a posteriori* de Student-Newman Keuls (SNK) foi utilizado para acessar diferenças específicas. Devido às diferenças significativas na massa corpórea entre os diferentes períodos de aclimação (ver resultados), os valores dos parâmetros associados à ingestão alimentar e à capacidade digestória foram ajustados em relação a esta diferença. Todos os parâmetros digestivos analisados foram padronizados utilizando a massa corpórea metabólica (massa corpórea<sup>0.75</sup>), através da seguinte equação:  $\log \text{variável} / (\log \text{massa corpórea})^{0.75}$  (VELOSO & BOZINOVIC, 2000).

As análises de regressão e correlação foram utilizadas para verificar a relação entre os diferentes parâmetros associados à eficiência digestória, em função da qualidade da dieta. Para estas análises foram utilizados somente os dados obtidos após 90 dias de aclimação por dois motivos: 1) evitar pseudoreplicação, isto é, evitar usar medidas sucessivas dos mesmos indivíduos como se fossem pontos independentes na análise. 2) os resultados das análises estatísticas mostram que o tempo de aclimação e a interação entre este fator e a qualidade da dieta afetam de maneiras variadas os diversos parâmetros digestórios, porém após 90 dias espera-se que os efeitos da qualidade da dieta sobre os parâmetros analisados estejam potencializados, possibilitando uma melhor visualização das inter-relações entre os parâmetros digestórios.

Análises de Covariância para um fator (com o peso da carcaça como covariável) foram utilizadas para determinar possíveis diferenças na massa, comprimento e área do aparelho gastrointestinal em função dos diferentes tipos de dieta. Quando pertinente, o teste *a posteriori* de Student-Newman Keuls (SNK) foi usado para acessar diferenças específicas. Todos os testes seguiram Zar (1999) e foram conduzidos com o módulo GLM do programa Statistica v. 6 (STAT-SOFT, 2000). Um nível de 0,05 foi usado para se determinar a significância das diferenças e das relações observadas.

## RESULTADOS

Variações na Massa Corpórea – A massa corpórea (Tabela 2) varia em função do período de aclimação ( $F_{2,14} = 8,11$ ;  $P = 0,002$ ), sendo maior após 90 dias quando comparada aos valores observados a 7 e 30 dias ( $P < 0,05$ ). Apesar desta variação estar restrita aos animais aclimatados a dietas de baixa qualidade (interação:  $F_{2,14} = 8,11$ ;  $P = 0,002$ ), em termos médios a massa corpórea não é afetada pela qualidade da dieta ( $F_{2,14} = 0,023$ ;  $P = 0,88$ ). De fato, para qualquer período analisado (7, 30 e 90 dias), a massa corpórea não difere entre morcegos aclimatados a dietas de baixa e alta qualidade. ( $P > 0,05$  para todas as comparações).

Ingestão alimentar e Produção de Fezes – A ingestão alimentar, seja expressa em termos de matéria seca ou energia, variou ao longo do período de aclimatação (matéria seca:  $F_{2,14} = 9,30$ ;  $P = 0,0008$ ; energia:  $F_{2,14} = 9,13$ ;  $P = 0,0009$ ; Tabela 2). Este efeito do período de aclimatação depende do tipo da dieta (Interação: matéria seca:  $F_{2,14} = 5,72$ ;  $P = 0,008$ ; energia:  $F_{2,14} = 6,32$ ;  $P = 0,005$ ). Morcegos expostos à dieta de baixa qualidade mantêm constante a ingestão alimentar (matéria seca e energia) ao longo do período de aclimatação, fato este não observado para morcegos expostos a dietas de alta qualidade. Neste grupo, o pico de ingestão alimentar foi observado após 7 dias de aclimatação quando comparados aos valores observados após 30 e 90 dias ( $P < 0,05$  para ambas as comparações). Independentemente desta variação e do período considerado, morcegos aclimatados a dietas de baixa qualidade sempre apresentaram maiores valores de ingestão alimentar (matéria seca:  $F_{2,14} = 43,5$ ;  $P < 0,001$ ; energia:  $F_{2,14} = 55,4$ ;  $P < 0,0001$ ).

A produção de fezes variou em função do tempo de aclimatação (energia:  $F_{2,14} = 12,46$ ;  $P = 0,0001$ ; matéria seca:  $F_{2,14} = 12,6$ ;  $P = 0,0001$ ), e este efeito depende do tipo de dieta (Interação - matéria seca:  $F_{2,14} = 4,03$ ;  $P = 0,02$ ; energia:  $F_{2,14} = 3,62$ ;  $P = 0,04$ ; Tabela 2). Animais mantidos em dieta de baixa qualidade não apresentam nenhuma diferença significativa na quantidade de matéria e energia defecada ao longo do tempo ( $P > 0,05$ ), ao passo que morcegos mantidos em dieta de alta qualidade apresentaram uma produção menor a 30 dias, quando comparadas com 7 e 90 dias ( $P < 0,05$ ). Apesar de morcegos mantidos em baixa qualidade produzirem, em média, mais fezes que mantidos em dietas de alta qualidade (energia:  $F_{2,14} = 13,06$ ;  $P = 0,003$ ; matéria seca:  $F_{2,14} = 10,8$ ;  $P = 0,005$ ), em decorrência deste efeito diferenciado do período de aclimatação, a única diferença significativa na produção de fezes entres os dois grupos foi observada após 30 dias de aclimatação ( $P < 0,05$ ). Analisando a relação entre qualidade da dieta, energia ingerida e a energia defecada, observou-se que o aumento na ingestão ocasionado pela queda na qualidade da dieta responde por 45% da variação de energia defecada ( $r^2 = 0,45$ ;  $F_{1,15} = 11,5$ ;  $P = 0,004$ ; Figura 1).

Digestibilidade e Energia Metabolizável Ingerida - A qualidade da dieta afeta a digestibilidade, seja expressa em termos de energia ( $F_{2,14} = 10,3$ ;  $P = 0,006$ ) como em termos de matéria seca ( $F_{2,14} = 5,59$ ;  $P = 0,03$ ). Em média, a digestibilidade é 10% maior em morcegos submetidos à dieta de baixa qualidade (Tabela 2). A digestibilidade de energia ( $F_{2,14} = 8,35$ ;  $P = 0,001$ ) e de matéria seca ( $F_{2,14} = 8,36$ ;  $P = 0,001$ ) também variaram de forma similar em função do tempo de aclimação. De forma geral, a digestibilidade diminui entre 7 e 30 dias ( $P < 0,05$ ), voltando a aumentar após 90 dias de aclimação ( $P < 0,05$ ). Em consonância com a variação na digestibilidade, o tempo de aclimação afeta a energia metabolizável ingerida ( $F_{2,14} = 3,46$ ;  $P = 0,04$ ). Todavia, neste caso, este efeito depende do tipo de dieta (interação:  $F_{2,14} = 5,29$ ;  $P = 0,01$ ). A energia metabolizável ingerida é, em média, maior em animais mantidos em dieta de baixa qualidade ( $F_{1,14} = 69,2$ ;  $P < 0,0001$ ) e esta diferença persiste ao longo do período de aclimação. Provavelmente, este padrão decorre do fato de que não há variação temporal na energia metabolizável para animais mantidos em dietas de baixa qualidade, a qual diminui gradativamente a partir de 7 dias, atingindo seu menor valor à 90 dias para os animais mantidos em dietas de alta qualidade ( $P < 0,05$ ).

Os resultados acima apontam uma possível relação entre a quantidade de energia que é efetivamente metabolizada, a digestibilidade e ingestão de energia. A nível individual, apesar da quantidade de energia ingerida não responder pela variação na digestibilidade ( $r^2 = 0,15$ ;  $F_{1,15} = 2,46$ ;  $P = 0,14$ . Figura 2A), mas sua contribuição para a energia metabolizável ingerida é altamente significativa ( $r^2 = 0,95$ ;  $F_{1,15} = 292,1$ ;  $P < 0,0001$ ; Figura 2B). Todavia, a energia metabolizável ingerida também depende de forma significativa da digestibilidade: aumento na digestibilidade responde por 32% da variação na quantidade de energia metabolizável ( $r^2 = 0,32$ ;  $F_{1,15} = 6,61$ ;  $P = 0,02$ ; Figura 2C). Uma análise de regressão múltipla, usando energia metabolizável como variável resposta e a entrada de energia e digestibilidade como variáveis independentes mostra que, em conjunto, estas variáveis explicam 100% da variação na energia metabolizável ingerida ( $r^2 = 1,00$ ;  $F_{2,15} = 1684,8$ ;  $P <$

0,0001), sendo que os efeitos de ambas as variáveis neste modelo são altamente significativos ( $P < 0,001$ ; para ambas as variáveis). Portanto, apesar da relação entre ingestão e digestibilidade não ter sido significativa, o efeito conjugado destas variáveis responde integralmente pela variação na quantidade de energia que é efetivamente metabolizada.

Produção de Ejetas e Relação com a Eficiência Digestória - O tempo de aclimatação também afeta a quantidade de ejetas produzidas ( $F_{2,14} = 4,68$ ;  $P = 0,02$ ) e este efeito depende da qualidade da dieta (interação:  $F_{2,14} = 4,20$ ;  $P = 0,03$ ). Todavia, o tempo de aclimatação só influenciou a produção pelos morcegos expostos a dietas de baixa qualidade, com o pico de produção aumentando e estabilizando após 30 dias de aclimatação. Morcegos alimentados com dieta de baixa qualidade produziram, em média, mais ejetas que morcegos em dieta de alta qualidade ( $F_{2,14} = 12,14$ ;  $P = 0,003$ ; Tabela 2), sendo que esta diferença entre os grupos somente é significativa após 30 dias de aclimatação ( $P < 0,05$ ).

O aumento na ingestão ocasionado pela queda na qualidade da dieta responde por 45% do aumento na quantidade de ejeta produzida ( $r^2 = 0,45$ ;  $F_{1,15} = 11,4$ ;  $P = 0,005$ ; Figura 3A). Apesar da quantidade de alimento ingerido também responder pela produção de fezes, o efeito sobre a produção de ejetas parece ser independente, pois não foi observada correlação entre estes dois parâmetros ( $r = 0,15$ ;  $n = 16$ ;  $P = 0,58$ ). Morcegos que produziram mais ejetas não apresentaram obrigatoriamente maiores digestibilidades. A produção de ejetas responde apenas por 20% da variação na digestibilidade ( $r^2 = 0,20$ ;  $F_{1,15} = 3,39$ ;  $P = 0,08$ ; Figura 3B), no entanto, os animais que produziram mais ejetas obtiveram maior energia metabolizável ingerida ( $r^2 = 0,51$ ;  $F_{1,15} = 14,6$ ;  $P = 0,002$ ; Figura 3C). Contudo, como tanto a produção de ejetas como a energia metabolizável são influenciadas pela quantidade de alimento ingerido, este efeito pode ser espúrio. Utilizando os resíduos das análises de regressão entre essas variáveis e a ingestão alimentar, observou-se que, de fato, não há correlação significativa entre a produção de ejetas e a quantidade de energia metabolizável ( $r = -0,35$ ;  $n = 16$ ;  $P = 0,18$ ).

Variação no Aparelho Gastrointestinal – Não existe diferença no peso, comprimento e área do aparelho gastrointestinal entre morcegos aclimatados a dieta de alta e de baixa qualidade (Tabela 3). Em nível individual, usando o comprimento do intestino como medida padrão e agrupando os dados em função da dieta, não existe relação significativa entre este parâmetro e a quantidade de energia ingerida ( $r = -0,31$ ;  $n = 16$ ;  $P = 0,24$ ), a digestibilidade de energia ( $r = 0,07$ ;  $n = 16$ ;  $P = 0,80$ ) e a quantidade de energia metabolizável ingerida ( $r = -0,27$ ;  $n = 16$ ;  $P = 0,31$ ).

## DISCUSSÃO

Massa corpórea e qualidade da dieta – A massa corpórea de *A. lituratus* não variou em função da qualidade da dieta, e resultados semelhantes foram observados para outros morcegos frugívoros (*A. jamaicensis*, *Carollia perspicillata* – Phyllostomidae; *Rosettus aegyptiacus* – Pteropodidae) expostos a dietas diluídas energeticamente (DELORME & THOMAS, 1996; 1999). Devido ao alto custo do voo (MCNAB, 1982; NORBERG, 1990), é possível que estes animais tendam a manter sua massa corpórea independentemente da qualidade da dieta utilizada (DELORME & THOMAS, 1996; 1999). Todavia, observou-se que *A. lituratus* expostos à dieta de baixa qualidade apresentaram variação temporal na massa corpórea. Este resultado sugere que os mecanismos subjacentes à manutenção do balanço de massa podem diferir em função da qualidade da dieta. Além de variações na frequência alimentar e digestibilidade, a manutenção da massa corpórea por morcegos aclimatados a dietas de baixa qualidade pode envolver outros mecanismos não considerados neste trabalho. Por exemplo, variações na massa corpórea podem ser utilizadas como indicadores da condição nutricional e energética dos animais (SCHULTE-HOSTEDDE *et al.*, 2001). Assim, morcegos expostos a dietas de baixa qualidade podem ter mantido a massa corpórea final em níveis similares a morcegos expostos a dietas de alta qualidade por alterações temporais na massa magra (decorrentes de alterações na massa muscular e de órgãos viscerais) e na massa de lipídeos (BUCK & BARNES, 1999; GELUSO &

HAYES, 1999; ZUERCHER *et al.*, 1999; DERTING & HORNING, 2003). Além do mais, conforme já sugerido para morcegos (DELORME & THOMAS, 1999), alterações na reservas energéticas através do ajustamento do gasto metabólico, também podem ter contribuído para o padrão observado. Todavia, correlações entre a massa corpórea e a composição corpórea serão apresentadas e discutidas detalhadamente no Capítulo 2.

Ingestão alimentar e qualidade da dieta - *A. lituratus* apresentou um aumento significativo em sua taxa de ingestão alimentar quando submetidos à dieta de baixa qualidade. Este tipo de resposta já foi documentado para outras espécies de morcegos frugívoros (MORRISON, 1980; MARTINEZ DEL RIO & RESTREPO, 1993; DUMONT, 1999; 2003) e hematófagos (CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004), além de ter sido reportada para algumas espécies de aves frugívoras e pequenos roedores (NAGY & NEGUS, 1993; BATZLI *et al.*, 1994; GELUSO & HAYES, 1999; DERTING & HORNING, 2003). Em termos de variação temporal, notou-se que o aumento na freqüência alimentar de *A. lituratus* foi uma resposta aparentemente rápida, uma vez que os níveis de freqüência alimentar já estavam mais elevados após uma semana de aclimação quando comparados aos valores observados em indivíduos aclimatados a dietas de alta qualidade. De fato, a ingestão alimentar é o primeiro fator a ser afetado pela queda na qualidade da dieta, sendo observada em diferentes graus de aclimação (NAGY & NEGUS, 1993; BATZLI *et al.*, 1994; YOUNG-OWL, M. & BATZLI, 1998; GELUSO & HAYES, 1999; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Na ave *Sturnus vulgaris* (Passeriformes, Sturnidae), por exemplo, o aumento da ingestão alimentar foi evidente com apenas 3 dias de aclimação (GELUSO & HAYES, 1999). Portanto, estes resultados, confirmam a hipótese postulada dentro da RPI de que o aumento na ingestão alimentar seria uma das primeiras, e universais, respostas compensatórias associadas à redução na qualidade da dieta (BATZLI *et al.*, 1994).

Apesar dos resultados obtidos com morcegos confirmarem de forma geral um dos postulados da RPI, existe diferença quanto a magnitude do aumento observado para *A. lituratus*. No presente estudo, o aumento na

ingestão alimentar de *A. lituratus* expostos à dieta de baixa qualidade atingiu valores médios máximos que representam de 0,6 a 1,2 vezes sua massa corpórea. Este aumento é menor do que o documentado para outras espécies de morcegos frugívoros, os quais podem ingerir até 2,5 vezes a massa corpórea quando expostos a dietas de baixa qualidade (e.g. THOMAS 1984; DELORME & THOMAS, 1996; 1999). Uma das possíveis justificativas para esta diferença pode estar relacionada a diferenças no conteúdo protéico das dietas. Por exemplo, estudos conduzidos com os morcegos frugívoros *Micropteropus pusillus*, *Epomops buettikoferi* (Pteropodidae) e *A. jamaicensis* verificaram que frequência alimentar nestas espécies aumenta com a diminuição no teor de proteína de suas dietas (THOMAS 1984; DELORME & THOMAS, 1996). Portanto, no caso de *A. lituratus*, a menor magnitude no aumento da ingestão alimentar pode ser devida, em parte, ao fato de que as dietas utilizadas apresentaram altas, e similares, concentrações de proteína (Tabela 1).

Eficiência Digestória, Produção de Ejetas e Tamanho do Aparelho Gastrointestinal - Não obstante o aumento na frequência alimentar face à queda na qualidade da dieta ser, aparentemente, uma resposta universal, existem limites nesta capacidade associados à capacidade estrutural em processar e assimilar uma grande quantidade de alimento (TOLOZA *et al.*, 1991; CASTLE & WUNDER, 1995; KARASOV *et al.*, 2004). Neste caso, a hipótese da RPI preconiza que, caso não haja alterações morfofisiológicas no aparelho gastrointestinal, o maior aumento na ingestão alimentar levaria a um aumento no tempo de trânsito do alimento, com conseqüente queda na digestibilidade (BATZLI *et al.*, 1994. YOUNG-OWL & BATZLI, 1998). De fato, diversos autores documentaram que a eficiência digestória em animais expostos a dietas de baixa qualidade se mantém constante devido a mudanças no tamanho do aparelho gastrointestinal, no tempo de trânsito do alimento e no nível da atividade enzimática intestinal (TOLOZA *et al.*, 1991; NAGY & NEGUS, 1993; KONARZWESKI & DIAMOND, 1994; BOZINOVIC, 1995; GELUSO & HAYES, 1999).

Indivíduos de *A. lituratus* expostos a dietas de baixa qualidade mantiveram níveis de eficiência digestória, e conseqüentemente uma entrada de energia metabolizável, ligeiramente superior à observada para indivíduos mantidos sob dieta de alta qualidade. Todavia, os mecanismos responsáveis por este padrão podem não ter sido os mesmos documentados dentro da hipótese de RPI e/ou envolver mecanismos adicionais não postulados originalmente. Para *A. lituratus*, não foi observada diferenças significativas na morfologia intestinal (massa, comprimento e área total) entre os grupos após 90 dias de aclimação às dietas. Na maioria dos estudos onde alterações no aparelho gastrointestinal foram observadas, a queda na qualidade da dieta foi associada a variações na demanda energética, principalmente em relação à termorregulação (BATZLI *et al.*, 1994; GELUSO & HAYES, 1999; DERTING & HORNUNG, 2003; NAYA *et al.*, 2005), e esta combinação pode ter contribuído de forma decisiva para a alteração na massa do aparelho gastrointestinal.

Nagy & Negus (1993) analisaram a influência da temperatura ambiental e da qualidade da dieta sobre a capacidade digestiva de *Dicrostonyx groenlandicus* (Rodentia, Muridae) e verificaram que apenas o aumento no tamanho do aparelho gastrointestinal somente foi observado em condições nas quais houve alteração conjunta da temperatura ambiental e redução na qualidade da dieta. Diversos outros trabalhos realizados nesse sentido obtiveram o mesmo tipo de resposta (HAMMOND & WUNDER, 1991; CASTLE & WUNDER, 1995; KOTEJA, 1996; DERTING & HORNUNG, 2003; NAYA *et al.*, 2005). No caso de *A. lituratus*, a única variação ocorrida foi somente em relação à qualidade da dieta, uma vez que os animais foram mantidos nas mesmas condições ambientais, e esta pode não ter sido de magnitude suficiente para promover alteração na morfologia do aparelho gastrintestinal. Geluso & Hayes (1999) observaram diferenças significativas no aparelho gastrointestinal de *S. vulgaris* quando aclimatados apenas a dietas de diferentes qualidades. Segundo esses autores, como não foi possível quantificar o tamanho dos órgãos ao longo do período de aclimação, não é possível determinar quais órgãos aumentaram e quais órgãos diminuíram. Dependendo da dieta que os animais estavam utilizando antes de serem capturados, o

sentido da mudança na massa dos órgãos pode variar. Seguindo essa linha de raciocínio, é possível que os morcegos utilizados no presente estudo já tivessem com o aparelho gastrointestinal aumentado, não havendo conseqüentemente necessidade de modificações para os indivíduos sob dieta de baixa qualidade.

Por fim, existe a possibilidade de que alterações de fato tenham ocorrido em nível do aparelho gastrintestinal, mas que as mesmas tenham se processado em nível enzimático ou em níveis histológicos e/ou enzimáticos, isto é, mudanças qualitativas e não quantitativas dimensionais do órgão. Segundo KARASOV & HUME (1997) a modulação de enzimas é uma importante característica da flexibilidade digestiva em animais, e tal fato foi documentado em diversos outros estudos (MARTINEZ DEL RIO *et al.*, 1995; SABAT *et al.* 1995; SABAT & BOZINOVIC 2000; NESPOLO *et al.*, 2002). A presença de componentes secundários pode influenciar de diversas maneiras a digestão e assimilação alimentar, e uma delas é através da ligação fenol-proteína, a qual reduz a digestibilidade das proteínas presentes no alimento (ROBBINS *et al.*, 1987; KUNZ & DIAZ, 1995; CIPOLLINI, 2000). Além de sua ligação com as proteínas alimentares, elas podem se ligar a proteínas endógenas, incluindo enzimas digestivas, além de reduzir a digestão de fibras em mamíferos herbívoros (ROBBINS *et al.*, 1987; ROBBINS, 1993, DEARING, 1997). Entretanto, como não foram coletados dados suficientes sobre modulações enzimáticas e concentração de componentes secundários das dietas artificiais, pode-se apenas concluir que a maximização da eficiência digestória nesta espécie não envolve alterações no tamanho do aparelho gastrointestinal.

Deve ser ressaltado que morcegos frugívoros apresentam relativamente menor comprimento intestinal quando comparados com o de outros vertebrados frugívoros (FORMAN, 1972; KLITE, 1965; CAROLINE *et al.*, 2003; KOVTHUN & ZHUKOVA, 1994). Esse intestino curto é relacionado com um baixo tempo de retenção, características as quais, primeiramente, levaram Klite (1965) a sugerir que os morcegos apresentam processos de assimilação intestinal extremamente eficientes. No entanto, alguns anos mais tarde,

Morrison (1980) registrou uma baixa eficiência digestiva em *A. jamaicensis* alimentados com figo. Segundo esse autor, essa baixa eficiência foi automaticamente relacionada ao curto aparelho gastrointestinal e ao rápido tempo de trânsito. Porém, a maior parte dessa ineficiência deve-se ao fato de que 25-30% da energia ingerida está contida dentro das sementes, as quais passam pelo organismo e não são digeridas, enquanto quase todo o carboidrato contido no alimento é absorvido (MORRISON, 1980). Devido a essa característica do alimento utilizado, o curto aparelho gastrointestinal e a baixa taxa de retenção, o animal pode ingerir uma maior quantidade de alimento, assimilando grande parte da energia disponível e mantendo por pouco tempo os componentes não digeríveis dentro do sistema digestório, o que vêm a favorecer o seu deslocamento e a evitar o peso do alimento no organismo (MORRISON, 1980, THOMAS, 1984; CAROLINE *et al.*, 2003). Tais características morfofisiológicas do aparelho gastrointestinal dos morcegos podem explicar o aumento da eficiência digestiva dos animais alimentados com a dieta de baixa qualidade sem que haja a necessidade de apresentar alterações na massa e no comprimento deste órgão.

Outra resposta, além do aumento na ingestão alimentar, apresentada por *A. lituratus* é de cunho comportamental, o que torna a avaliação da assimilação dos nutrientes muito mais complexa do que para outros animais. O comportamento alimentar peculiar de produção de ejetas é normalmente citado como um mecanismo que promove maximização da assimilação alimentar em termos energéticos (MORRISON, 1980; BONACCORSO & GUSH, 1987; DUMONT, 1999). Em megachiropteras, esse comportamento juntamente com o longo período de mastigação possibilita uma extração ainda maior de nutrientes devido a elevados níveis de enzimas salivares (COURTS, 1998). Morcegos do gênero *Artibeus*, na natureza, alimentam-se de figos, geralmente abundantes, mas espacialmente e temporalmente dispersos e de baixa qualidade nutricional (BONACCORSO, 1979; HERBST, 1986; SAZIMA *et al.*, 1994; WENDELN *et al.*, 2000).

Segundo Morrison (1980), 57% da energia metabolizável contida em figos é desperdiçada na forma de ejetas por *A. jamaicensis*, ao passo que

quase todo o carboidrato solúvel engolido é assimilado. Para os morcegos frugívoros *M. pusillus* e *E. buettikoferi* o comportamento de produção de ejetas possibilita a ingestão e processamento de grandes quantidades de alimento (THOMAS, 1984). Em *A. lituratus*, esse comportamento alimentar torna-se notável ao comparar os morcegos submetidos às dietas de diferentes teores de fibras. Os animais sob dieta de baixa qualidade apresentaram maior produção de ejetas, além dessa produção ter variado ao longo do período de aclimação. Dumont (1999) observou um significativo aumento da frequência de mordidas mecanicamente especializadas e de movimentos da cabeça à medida que os alimentos fornecidos tornavam-se mais duros (fibrosos). O aumento gradativo da produção de ejetas, apresentada por esses indivíduos, pode representar um aperfeiçoamento nos tipos de mordidas e movimentos de cabeça, levando a um melhor aproveitamento do alimento (BONACCORSO & GUSH, 1987; DUMONT, 1999, 2003). Além disso, a interação positiva entre a produção de ejetas e a quantidade de energia metabolizável ingerida por *A. lituratus* suporta a hipótese de que esse comportamento possibilita a maior extração energética do alimento. Dessa maneira, é possível que a produção de ejetas tenha maximizado a extração de energia alimentar, sem que houvesse a necessidade dos animais sob dieta de baixa qualidade a modificações morfofisiológicas do aparelho gastrointestinal.

As relações energéticas são utilizadas como base de teorias ecológicas para explicar a diversidade de história de vida observada dentre os vertebrados (MCNAB, 2002). Os animais obtêm energia através da ingestão, digestão, assimilação e metabolização do alimento (NAGY & NEGUS, 1993; ROBBINS, 1993; SPEAKMAN, 2000). A eficiência digestória apresenta-se diretamente ligado à ecologia animal, uma vez que influencia na taxa alimentar e no tempo de forrageamento, acarretando em um impacto no ecossistema (KARASOV, 1990). *A. lituratus* é um importante dispersor de sementes tanto de espécies nativas quanto de exóticas (ZORTÉA & CHIARELLO, 1994; SAZIMA *et al.*, 1994) e a compreensão de como esta espécie lida com a variação da qualidade alimentar fornecem dados importantes para entender melhor a história natural desta espécie e conseqüentemente as espécies a ela associada.

Os resultados aqui apresentados mostram, em suma, que o morcego frugívoro *A. lituratus* apresentam basicamente modulações comportamentais para um melhor aproveitamento dos diferentes tipos de dietas. Estes mecanismos dependem do tempo de aclimatação e consistem principalmente no aumento do consumo alimentar e da produção de ejetas quando deparados a dietas de baixa qualidade. Essa espécie de morcego frugívoro aumenta a taxa de ingestão alimentar e em especial a digestibilidade de matéria e energia. Ao contrário do previsto pela hipótese de RPI, essa espécie não necessita de modificações no tamanho do aparelho gastrointestinal para aumentar a sua eficiência digestiva. Provavelmente, *A. lituratus* utiliza-se de suas características morfofisiológicas (i.e. sistema digestório e baixa taxa de retenção) e comportamentais (produção de ejetas) adaptativas para ingerir grandes quantidades de alimentos em um curto espaço de tempo, assimilando rapidamente a parte succulenta do alimento, principalmente carboidratos, e defecando em pouco tempo as porções não digestíveis.

Tendo em vista os principais objetivos do trabalho, pode-se concluir que (1) *A. lituratus* não utiliza de todo o repertório descrito dentro da RPI para contornar a variação na qualidade da dieta e (2) a produção de ejetas é um comportamento que possibilita a espécie extrair a quantidade necessária de energia do alimento, sendo uma importante estratégia durante os períodos em que a qualidade da dieta é reduzida. Deve ser ressaltado que, em adição a estas respostas digestórias, alterações no nível de gasto de energia (CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004) também podem ocorrer frente à alterações na qualidade da dieta, sendo que esta possibilidade merece estudos adicionais e será abordada no Capítulo 3.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço ao Prof. Dr. Ariovaldo Pereira da Cruz Neto pela orientação e dedicação. Ao João Ricardo Alves, da Universidade Estadual de Ponta Grossa, pela formulação da ração utilizada na dieta dos morcegos. Dr. Carla Nússio e o técnico Carlos César Alves, do Laboratório de Bromatologia da ESALQ - USP pela realização das análises bromatológicas dos frutos e das dietas. Denis

Briani e Fernando Bonatti pela ajuda na manutenção dos morcegos em cativeiro. Agradeço também a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo pela bolsa (processo # 03/04213-7) e pelo suporte financeiro fornecido a este projeto (processo # 00/09968-8).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BATZLI, G.O., BROUSSARD, A. D. & OLIVER, R.J. The integrated processing response in herbivorous small mammals. In: D. Chivers and P. Langer (Eds.) **The Digestive System in Mammals: Food, Form, and Function**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 324-337. 1994.

BONACCORSO, F.J. Foraging and reproduction in Panamanian bat community. **Bull. Fla. State Mus. Biol. Sci.**, 24: 359-480. 1979.

BONACCORSO F.J. & GUSH, T.J. Feeding behaviour and foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats: an experimental study. **J. Anim. Ecol.**, 56: 907-920. 1987.

BOZINOVIC, F. Nutritional energetics and digestive responses of an herbivorous rodent (*Octodon degus*) to different levels of dietary fiber. **J. Mammal.**, 76: 627-637. 1995.

BOZINOVIC, F., NOVOA, F.F. Metabolic costs of rodents feeding on plant chemical defenses: a comparison between an herbivore and an omnivore. **Comp. Biochem. Physiol. A**, 117: 511-514. 1997.

BUCK, C.L. & BARNES, B.M. Annual cycle of body composition and hibernation in free-living arctic ground squirrel. **J. Mammal.**, 80: 430-442. 1999.

CAROLINE, J., GROSS, M.S. & SPILLMAN, D.M. Fiber digestion in mammals. **Pak. J. Biol. Sci.**, 6: 1567-1573. 2003.

CASTLE, K.T. & WUNDER, B.A. Limits to food intake and fiber utilization in the prairie vole, *Microtus orchrogaster*: effects of food quality and energy need. **J. Comp. Physiol. B**, 164: 609-617. 1995.

CIPOLLINI, M.L. Secondary metabolites of vertebrate-dispersed fruits: evidence for adaptive functions. **Rev. Chil. Hist. Nat.**, 73: 421-440.

COURTS, S.E. Dietary strategies of Old World Fruit Bat (Megachiroptera, Pteropodidae): how do they obtain sufficient protein? **Mammal Rev.**, 28: 185-194. 1998.

CRUZ-NETO, A.P., GARLAND JR., T. & ABE, A. S. Diet, phylogeny, and basal metabolic rate in phyllostomid bats. **Zoology**, 104: 49-58. 2001.

CRUZ-NETO, A.P. & BOZINOVIC, F. The relationship between diet quality and basal metabolic rate in endotherms: insights from intraspecific analysis. **Physiol. Bioch. Zool.**, 77(6):877–889. 2004.

DEARING, M.D. Effects of *Acomastylis rossii* tannins on a mammalian herbivore, the North America pika, *Ochotona princeps*. **Oecologia**, 109:122-131. 1997.

DEERTING, T.L. & HORNING, C.A. Energy demands, diet quality, and central processing organs in wild white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). **J. Mammal.**, 84: 1381-1398. 2003.

DELORME, M. & THOMAS, D.W. Nitrogen and energy requirements of the short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*): fruit bats are not nitrogen constrained. **J. Comp. Physiol. B**, 166: 427-434. 1996.

DELORME, M. & THOMAS, D.W. Comparative analysis of the digestive efficiency and nitrogen and energy requirements of the phyllostomid fruit-bat (*Artibeus jamaicensis*) and the pteropodid fruit-bat (*Rosettus aegyptiacus*). **J. Comp. Physiol. B**, 169: 123-132. 1999.

DUMONT, E.R. The effect of food hardness on feeding behavior in frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. **J. Zool. Lond.**, 248: 219-229. 1999.

DUMONT, E.R. Bats and fruit: An Ecomorphological Approach. pp 398-430. In: T.H. Kunz & M.B. Fenton (eds). **Bat Ecology**. The University of Chicago Press, Chicago. 2003.

DUMONT, E.R. The correlated evolution of cranial morphology and feeding behavior in new world fruit bats. In: A. Zubaid, G.F. Mc Cracken & T.H. Kunz (Eds.). **Functional and Evolutionary Ecology of Bats**. Oxford University Press, Oxford, p 160-177.2006.

FREEMAN, P.W. Macroevolution in Microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. **Evol. Ecol. Res.**, 2: 317-335. 2000.

FORMAN, G.L. Comparative morphological and histochemical studies of stomachs of selected American bats. **Kansas Univ. Sci. Bull.**, 49: 591-729. 1972.

GARDNER, A. L. Feeding habits. In: R. J. Baker, J. K. Jones & D. C. Carter (Eds.), **Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae**. Part II. Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ., Lubbock, p 293-350. 1977.

- GELUSO, K. and HAYES, J.P. Effects of dietary quality on basal metabolic rate and internal morphology of European starlings (*Sturnus vulgaris*). **Physiol. Bioch. Zool.**, 72:189-197. 1999.
- GIANNINI, N. & KALKO, E.K.V. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. **Oikos**, 105:209–220. 2004.
- HAMMOND, K.A. & WUNDER, B.A. The role of diet quality and energy need in the nutritional ecology of small herbivore, *Microtus ochrogaster*. **Physiol. Zool.**, 64: 541-567. 1991.
- HERBST, L.H. The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of frugivores bat *Carollia perspicillata*. **Biotropica**, 18:39-44. 1986.
- KARASOV, W.H. Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. **Stud. Avian. Biol.**, 13: 391-415. 1990.
- KARASOV, W.H. & HUME, I.D. Vertebrate gastrointestinal system. In: Dantzler, W. (Ed.) **Handbook of Comparative Physiology**. American Physiology Society, Bethesda, MD, p 409-480. 1997.
- KARASOV, W.H., PINSHOW, B., STARCK, J.M. & AFIK, D. Anatomical and histological changes in the alimentary tract of migrating blackcaps: a comparison among fed, fasted, food-restricted and refed birds (*Sylvia atricapilla*). **Physiol. Biochem. Zool.**, 77: 149-160. 2004.
- KLITE, P.D. Intestinal bacteria flora and transit time of three Neotropical bats species. **J. Bacteriol.**, 90: 375-379. 1965.
- KONARZWESKI, M. & DIAMOND, J. Peak sustained metabolic rate and its individual variation in cold-stress mice. **Physiol. Zool.**, 67: 1186-1212. 1994.
- KORINE, C., ZEEV, A. & ARIELI, A. nitrogen and energy balance of the fruit bat *Rousettus aegyptiacus* on natural fruit diets. **Physiol. Zool.**, 69 (3): 618-634. 1996.
- KOTEJA, P. Limits to the energy budget in a rodent, *Peromyscus maniculatus*: does gut capacity set the limit? **Physiol. Zool.**, 69: 994-1020. 1996.
- KOVTUN, M.F. & ZHUKOVA, N.F. Feeding and digestion intensity in chiropterans of different trophic groups. **Folia Zool.**, 43: 377-386. 1994.
- KUNZ, T.H. & DIAZ, C.A. Folivory in fruit-eating bats, with new evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Biotropica**, 27: 106-120. 1995.

MARINHO-FILHO, J. Mamíferos da Serra do Japi, p. 264-286. *In*: L.P.C. MORELLATO (Ed.). **História natural da Serra do Japi**. Campinas, Universidade Estadual de Campinas, 321p. 1992.

MARTINEZ DEL RIO, C. Nutricional ecology of fruit-eating and flower-visiting birds and bats. *In*: D. Chivers and P. Langer (Eds.) **The Digestive System in Mammals: Food, Form, and Function**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 103-127. 1994.

MARTINEZ DEL RIO, C. & RESTREPO, C. Ecological and behavioral consequences of digestion in frugivorous animals. **Vegetatio**, 107/108: 205-216. 1993.

MARTINEZ DEL RÍO, C. BRUGGER, K.E., RÍOS, J.L., VERGARA, M.E. & WITMER, M. An experimental and comparative study of dietary modulation of intestinal enzymes in European starlings (*Sturnus vulgaris*). **Physiol. Zool.**, 68: 490–511. 1995.

MCNAB, B.K. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. Pp. 151-200, *In*: Kunz T. H. (Ed.), **Ecology of bats**, Plenum Press, New York. 1982.

MCNAB, B.K. **The Physiological ecology of vertebrates: A view from energetics**. Cornell University Press, Ithaca. 2002.

MORRISON, D.W. Influence of habitat on the foraging distances of the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. **J. Mammal.**, 59: 622-624. 1978.

MORRISON, D.W. Efficiency of food utilization by fruit bat. **Oecologia**, 45: 270-273. 1980.

NAGY, T.R. & NEGUS, N.C. Energy acquisition and allocation in male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*): effects of photoperiod, temperature, and diet quality. **Physiol. Zool.**, 66: 537-560. 1993.

NAYA, D.E., BACIGALUPE, L.D., BUSTAMANTE, D.M. & BOZINOVIC, F. Dynamic digestive responses to increased energy demands in the leaf-eared mouse (*Phyllotis darwini*). **J. Comp. Physiol. B**, 175: 31-36. 2005.

NELSON, S.L., KUNZ, T.H. & HUMPHREY, S.R. Folivory in fruit bats: leaves provide a natural source of calcium. **J. Chem. Ecol.**, 31: 1683-1691. 2005.

NESPOLO, R.F., BACIGALUPE, L.D., SABAT, P. & BOZINOVIC, F. Interplay among energy metabolism, organs mass and digestive enzyme activity in the mouse-opossum *Thylamys elegans*: role of thermal acclimation. **J. Exp. Biol.**, 205: 2697–2703. 2002.

NORBERG, U.M. **Vertebrate flight mechanics, physiology, morphology, ecology, and evolution.** Berlin, Heidelberg, Springer, Verlag. 1990.

ROBBINS, C.T. **Wildlife feeding and nutrition.** 2nd Edition. Academic Press, San Diego. 1993.

ROBBINS, C.T., HARLEY, T.A., HANGERMAN, A.E., HJEJORD, O., BARKER, D.L., SCHWARTZ, C.C. & MAUTZ, W.W. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. **Ecology**, 68: 98-107. 1987.

SABAT, P., BOZINOVIC, F. & ZAMBRANO, F. Role of dietary substrates on intestinal disaccharidases, digestibility and energetics in the insectivorous mouse-opossum (*Thylamys elegans*). **J. Mammal.**, 76: 603–611. 1995.

SABAT, P. & BOZINOVIC, F. Digestive plasticity and the cost of acclimation to dietary chemistry in the omnivorous leaf-eared mouse *Phyllotis darwini*. **J. Comp. Physiol. B – Biochem. Syst. Env. Physiol.**, 170: 411-417. 2000.

SAZIMA, I., FISCHER, W.A., SAZIMA, M. & FISCHER, E.A. The fruit bat *Artibeus lituratus* as a forest and city dweller. **Ciência e Cultura**, São Paulo, 46 (3): 164-168. 1994.

SCHONDUBE, J.E., HERRERA, L.G. & DEL RIO, C.M. Diet and the evolution of digestion and renal function in phyllostomid bats. **Zoology**, 104: 59-74. 2001.

SCHULTE-HOSTEDDE, A.I., MILLAR, J.S. & HICKLING, G.J. Evaluation of body condition in small mammals. **Can. J. Zool.**, 79: 1021-1-29. 2001.

SIMMONS, N.B & CONWAY, T.M. Evolution of Ecological Diversity in Bats. In: T.H. Kunz & M.B. Fenton (Eds.). **Bat Ecology.** The University of Chicago Press, Chicago, p 493-526. 2003.

SPEAKMAN, J.R. The cost of living: field metabolic rates of small mammals. **Adv. Ecol. Res.**, 30: 178-297. 2000.

STAT-SOFT. Statistica for Windows. Vol. 6. **Manual Program.** Stat-Soft. Inc., Tulsa, 2000.

TEDMAN, R. A., & HALL, L. S.. The morphology of the gastrointestinal tract and food transit time in the fruit bats *Pteropus alecto* and *P. poliocephalus* (Megachiroptera). **Aust. J. Zool.**, 33: 625-640. 1985.

THOMAS, D.W. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. **Physiol. Zool.**, 57: 457-467. 1984.

- TOLOZA, E.M. MANDY, L.& DIAMOND, J. Nutrient extraction by cold-exposed mice: a test of digestive safety margins. **Am. J. Physiol.**, 261: G608-G620. 1991.
- VELOSO, C. & BOZINOVIC, F. Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. **Ecology**, 74: 2003-2010. 1993.
- VELOSO, C. & BOZINOVIC, F. Interplay between acclimation time and diet quality on basal metabolic rate in females of degus *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae). **J. Zool. Lond.**, 252: 531-533. 2000.
- ZAR, J.H. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, New Jersey. 1999.
- ZORTÉA, M. & CHIARELLO, A.G. Observations on the big fruit-eating bat, *Artibeus lituratus*, in an Urban Reserve of South-east Brazil. **Mammalia**, Paris, 58 (4): 665-670. 1994.
- ZUERCHER, G.L., ROBY, D.D. & REXSTAD, E.A. Seasonal changes in body mass, composition, and organs of northern red-backed voles in interior Alaska. **J. Mammal.**, 80: 443-459. 1999.
- WENDELN, M.C., RUNKLE, J.R. & KALKO, E.K.V. Nutritional values of 14 fig species and bat feeding preferences in Panama. **Biotropica**, 32: 489-510. 2000.
- YOUNG-OWL, M. & BATZLI, G.O. The integrate processing response on voles to fiber content of natural diet. **Func. Ecol.**, 12: 4-13. 1998.

**Tabela 1.** Composição (porcentagem de matéria seca - g) e valor calórico (Kcal/g) de frutos utilizados por *Artibeus lituratus* na natureza e das dietas artificiais de alta e baixa qualidade utilizadas nos experimentos.

	Dieta de		<i>Syzygium jambos</i>	<i>Terminalia cattapa</i>	<i>Ficus sp</i>	<i>F. capensis</i>		<i>F. callis-choudae</i>		<i>F. insípida</i>
	Alta	Baixa				<i>capensis</i>	<i>choudae</i>			
Qualidade	Qualidade		(a)							
Matéria seca	24,90	18,52	12,68	14,14	18,43	-	-	-	-	18,8
Proteína Bruta	14,32	20,79	13,15	4,13	12,47	0,086	0,067	-	-	1,54
Fibra Bruta	10,84	28,79	15,02	7,05	37,06	-	-	-	-	-
Lipídeos	0,39	0,57	0,9	0,8	6,26	-	-	-	-	1,31
Matéria Mineral	2,34	3,08	9,27	2,24	7,36	-	-	-	-	-
Carboidrato	80,54	70,84	61,66	85,78	36,85	-	-	-	-	10,54
FDA	12,9	35,7	30,87	11,03	49,04	-	-	-	-	-
FDN	17,76	44,71	25,39	15,37	54,65	-	-	-	-	-
Sacarose						7,9	8,1	-	-	-
Valor Calórico	4,27	4,41	4,18	3,51	4,15	5,78	5,95	-	-	4,22

(a) Herrera et al. (2001); (b) Morrison (1980);

**Tabela 2.** Média e desvio padrão de ingestão alimentar (IA - peso seco, g/dia), energia ingerida (EI - Kcal/dia), produção de fezes (PF - peso seco, g/dia) e ejetas (PE - peso seco, g/dia), energia defecada (ED - Kcal/dia), energia digerida (EDI - kcal/dia), energia metabolizável (EM - Kcal/dia), e digestibilidade de energia (DE - %) e de matéria seca (DMS - %) de *Artibeus lituratus* em função do período de aclimatação e qualidade da dieta.

	MC	IA	EI	PF	ED	PEJ	DE	DMS	EMI
<b>Baixa</b>									
<b>Qualidade</b>									
7 dias	73,1 ± 5,7	12,3 ± 2,4	54,2 ± 10,5	3,53 ± 0,8	14,9 ± 3,4	0,3 ± 0,2	69,7 ± 2,4	69,5 ± 2,5	37,8 ± 7,1
30 dias	70,7 ± 6,0	11,6 ± 2,1	51,0 ± 9,3	2,82 ± 0,8	11,7 ± 3,2	0,4 ± 0,1	74,2 ± 3,1	73,6 ± 3,1	37,8 ± 6,4
90 dias	75,0 ± 6,9	12,4 ± 2,4	54,5 ± 10,4	2,77 ± 0,8	12,7 ± 3,6	0,4 ± 0,1	73,6 ± 4,2	74,8 ± 3,8	40,1 ± 7,7
<b>Alta</b>									
<b>Qualidade</b>									
7 dias	71,1 ± 5,4	8,8 ± 1,8	37,6 ± 7,8	2,94 ± 0,9	12,4 ± 3,7	0,2 ± 0,1	64,8 ± 4,6	65,4 ± 4,8	24,3 ± 4,5
30 dias	72,6 ± 5,1	6,1 ± 1,1	26,0 ± 4,5	1,50 ± 0,4	6,4 ± 1,8	0,2 ± 0,1	72,6 ± 5,2	73,6 ± 4,6	18,8 ± 3,3
90 dias	73,6 ± 4,0	7,6 ± 1,4	32,4 ± 5,9	2,35 ± 0,8	10,3 ± 3,1	0,2 ± 0,1	66,1 ± 4,8	67,9 ± 5,2	21,3 ± 3,2

**Tabela 3** – Peso (g), comprimento (cm) e área (cm<sup>2</sup>) do aparelho gastrointestinal de *Artibeus lituratus* após 90 dias de aclimação a dietas de alta (n = 8) e baixa qualidade (n = 8). Valores apresentados como média ± 1 desvio padrão. Valores de F e P relativos a Análise de Covariância.

	<b>Alta qualidade</b>	<b>Baixa qualidade</b>	<b>F; P</b>
<b>Peso (g)</b>	1,84 ± 0,17	1,89 ± 0,16	0,73; 0,57
<b>Comprimento (cm)</b>	39,83 ± 3,98	38,94 ± 5,03	0,38; 0,31
<b>Área (cm<sup>2</sup>)</b>	1126,96 ± 136,77	1231,71 ± 130,91	2,09; 0,18

## Legenda das Figuras

**Figura 1.** Relação entre quantidade de energia ingerida e quantidade de energia defecada em *Artibeus lituratus* após 90 dias de aclimação à dieta de alta qualidade ( • ) e baixa qualidade ( ◦ ).

**Figura 2.** Relação entre (A) quantidade de energia ingerida e digestibilidade de energia; (B) quantidade de energia ingerida e energia metabolizável ingerida; (C) energia metabolizável ingerida e digestibilidade de energia em *Artibeus lituratus* após 90 dias de aclimação à dieta de alta qualidade ( • ) e baixa qualidade ( ◦ ).

**Figura 3.** Relação entre (A) quantidade de alimento ingerido e produção de ejetas; (B) produção de ejetas e digestibilidade de matéria seca; (C) produção de ejetas e energia metabolizável ingerida para *Artibeus lituratus* após 90 dias de aclimação à dieta de alta qualidade ( • ) e baixa qualidade ( ◦ ).

Figura 1

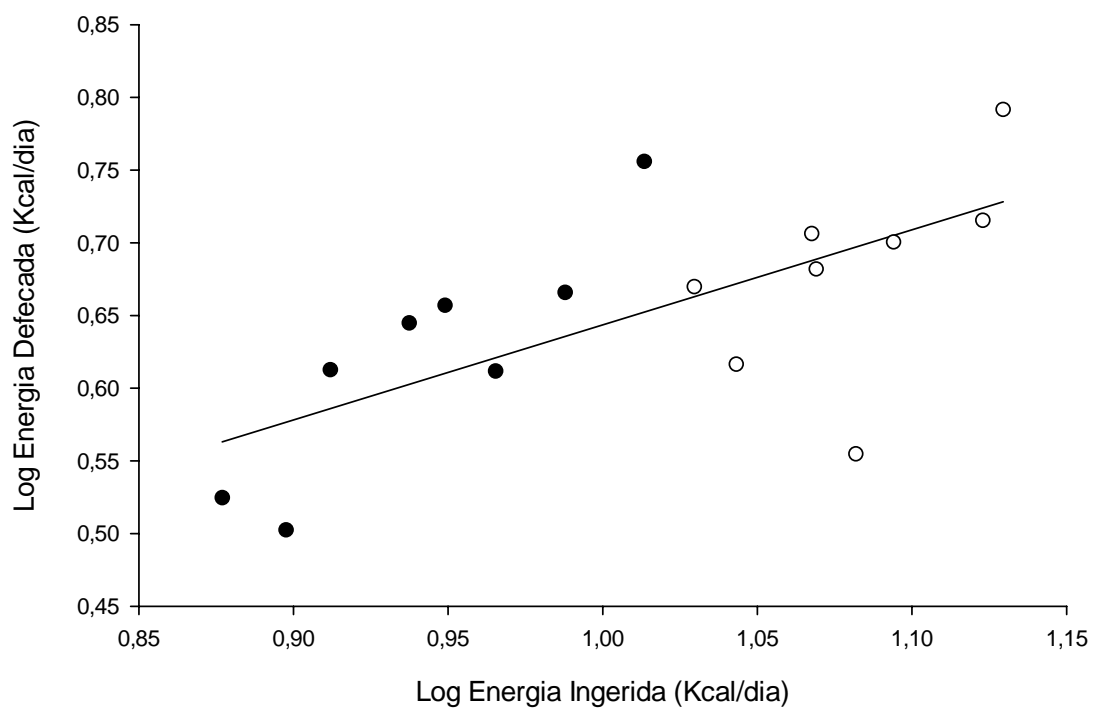


Figura 2

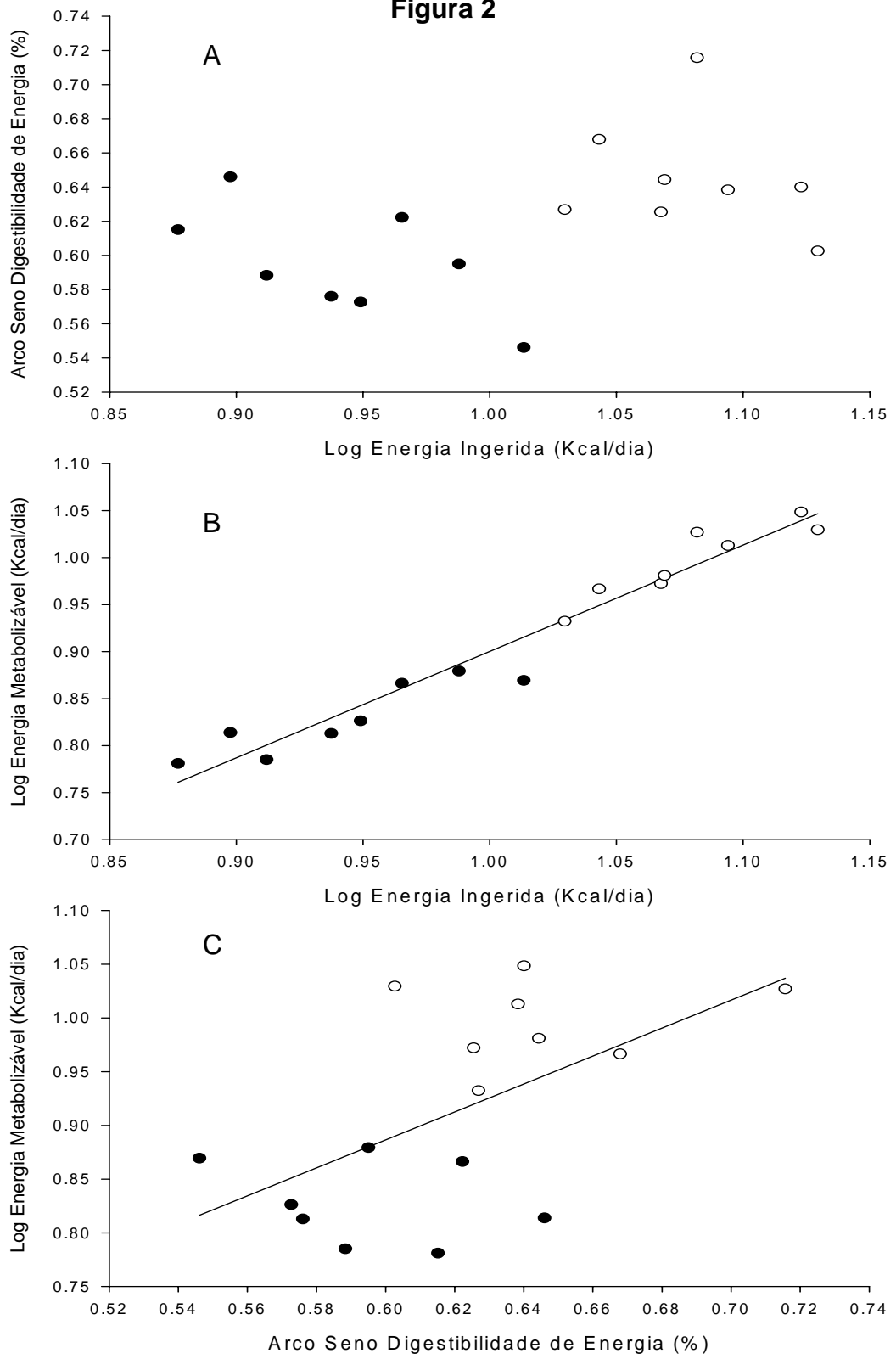
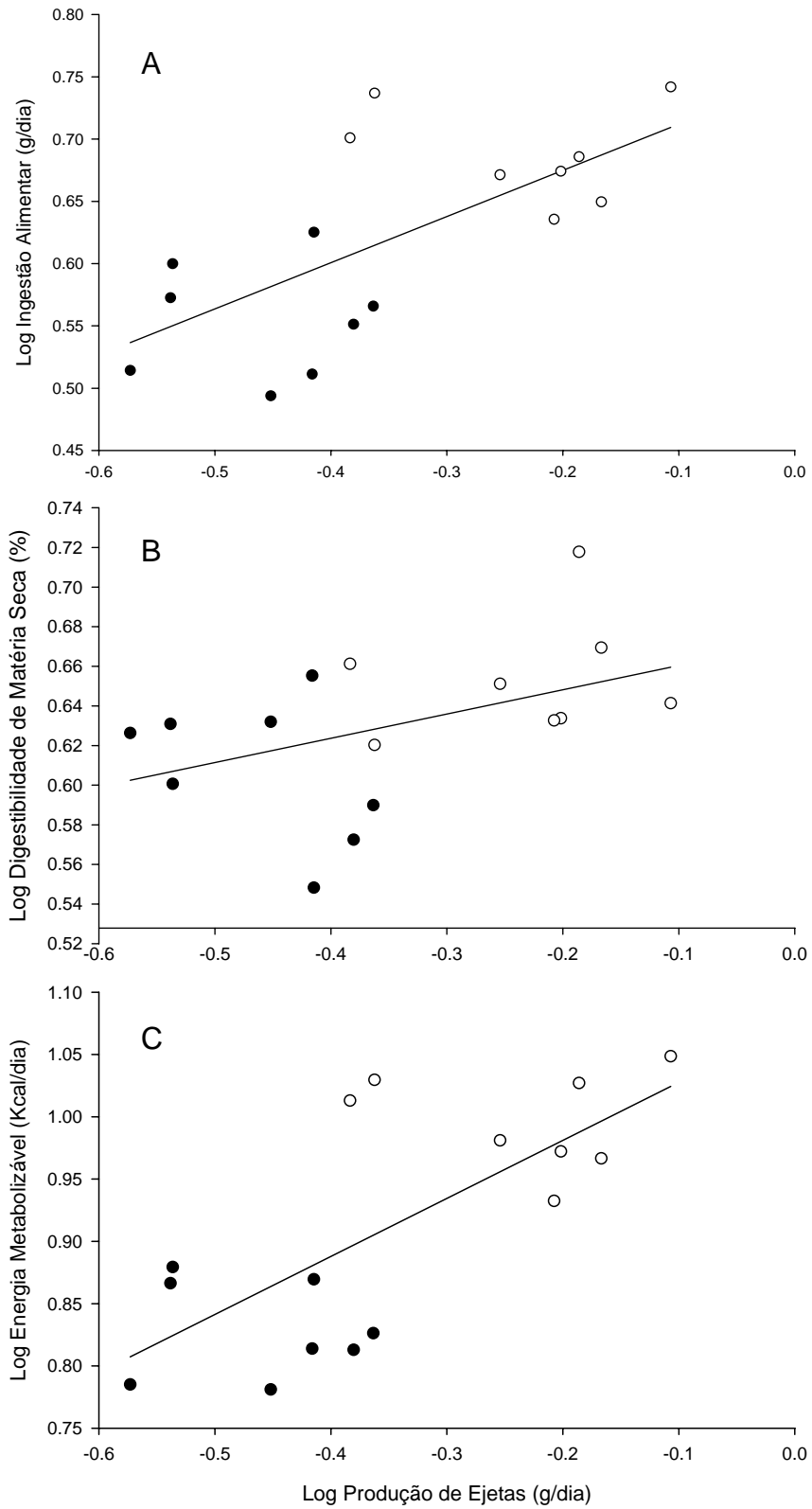


Figura 3



## **CAPITULO 2**

### **QUALIDADE DA DIETA E FLEXIBILIDADE FENOTÍPICA NA CONDIÇÃO CORPÓREA E MASSA DOS ÓRGÃOS NO MORCEGO FRUGÍVORO *Artibeus lituratus* (CHIROPTERA, PHYLLOSTOMIDAE).**

**Lye Otani**

**Departamento de Zoologia, IB, UNESP, CP 199, 13506-900 Rio Claro, SP,  
Brasil**

**Rio Claro - SP  
Outubro de 2006**

## RESUMO

Plasticidade fenotípica reversível (flexibilidade fenotípica) é a capacidade apresentada por diversos organismos em alterar de forma reversível seus fenótipos quando expostos a diferentes condições ambientais. Alterações na qualidade da dieta podem induzir modificações reversíveis na massa dos órgãos viscerais e na condição corpórea, o que possibilitaria a manutenção do balanço energético. No presente estudo analisou-se a influência da dieta e do tempo de aclimação sobre a flexibilidade fenotípica na massa dos órgãos viscerais e na condição corpórea do morcego frugívoro *Artibeus lituratus* em função da qualidade da dieta. Para tanto, dois grupos de 8 indivíduos cada foram mantidos por 90 dias em dietas de baixa e alta qualidade (baseados em diferenças nos teores de fibras). A condição corpórea desses indivíduos foi estimada através do método TOBEC® após 7, 30 e 90 dias de aclimação. Findo esse período, os morcegos foram mortos para a quantificação química da massa magra, massa de lipídeos e massa dos principais órgãos viscerais (coração, pulmão, fígado, rim, estômago e intestino). Os dados de condição corpórea foram utilizados para validar o método TOBEC®, o qual mostrou-se efetivo para a determinação da massa magra e de lipídeos em *A. lituratus*, com erro relativo em torno de 5%. À exceção do rim, não foram observadas diferenças significativas na massa dos demais órgãos viscerais em função da qualidade da dieta. Os morcegos sob dieta de baixa qualidade apresentaram maior massa dos rins, explicada pela maior ingestão de proteínas. Em parte, a ausência de flexibilidade fenotípica na massa dos órgãos pode ser devida ao

uso de reservas energéticas por morcegos expostos a dietas de baixa qualidade. Assim, este mecanismo alternativo poderia assegurar a manutenção do balanço energético sem a necessidade de alterações de grande monta na massa dos órgãos viscerais.

**Palavras-chave:** *Artibeus lituratus*, qualidade da dieta, flexibilidade fenotípica, condição corpórea; massa dos órgãos; TOBEC®.

## **ABSTRACT**

Reversible phenotypic plasticity (or phenotypic flexibility) is the capacity displayed by some organisms of reversible changes in their phenotypes in face of changing environmental conditions. In order to maintain energy balance in face of a reduction in diet quality, some animals may reversibly change their organ mass and body condition. In the present study we analysed the effects of diet quality and acclimation period upon the capacity of phenotypic changes in organ mass and body condition in the frugivorous bat *Artibeus lituratus*. Two groups of eight individuals each were acclimated for 90 days to a low and high quality diet (determined on the basis of fiber content), and body condition estimated by the TOBEC® method after 7, 30 and 90 days of acclimation. At the end, all bats were killed and lean and lipid mass chemically determined. These data were then used to validate the TOBEC® method. Mass of several visceral organs (heart, lungs, kidney, liver, intestine and stomach) was also measured after 90 days of acclimation. We found the TOBEC® method to be effective for estimating the lean and fat mass of *A. lituratus*, with relative errors around 5%. Except for kidney mass, we did not observe any significant difference between the masses of any organ as a function of diet quality. The largest kidney mass observed for bats acclimated to a low quality diet was probably due to an increase in protein ingestion. The apparent absence of phenotypic differences in organ mass might be due to the use of energetic reserves by bats exposed to low quality diets. Hence, the use of this alternative mechanism would assure the maintenance of an energy balance without the need of perceptible changes in the mass of the visceral organs.

**Key-words:** *Artibeus lituratus*, diet quality, phenotypic flexibility, body condition, organ mass, TOBEC®.

## INTRODUÇÃO

A plasticidade fenotípica é definida como a capacidade de um genótipo em produzir distintos fenótipos quando expostos a diferentes condições ambientais (PIERSMA & DRENT, 2003; MINER *et al.*, 2005; PIGLIUCCI, 2005). Esta plasticidade envolve alterações reversíveis ou irreversíveis das características morfológicas, fisiológicas e comportamentais que, em última análise, determinam as relações ecológicas das espécies com seu meio (STEARNS, 1989; MINER *et al.*, 2005). As alterações reversíveis, freqüentemente denominadas como flexibilidades fenotípica, podem ocorrer múltiplas vezes ao longo do ciclo de vida de um mesmo indivíduo e proporcionam um aumento no seu desempenho diante das mudanças no meio biótico e abiótico (PIERSMA & LINDSTRÖM, 1997; HAMMOND *et al.*, 2001; PIERSMA & DRENT, 2003).

Em termos energéticos, um dos principais problemas enfrentados pelos animais é a variação na disponibilidade e na qualidade de suas dietas (NAGY & NEGUS, 1993; ROBBINS, 1993; SPEAKMAN, 2000). Esta variação tem conseqüências mais agudas para animais endotérmicos, devido ao seu alto metabolismo e, conseqüentemente, maior necessidade de aporte de energia (MCNAB, 2002). Frente à esta variação, endotérmicos que não utilizam a migração ou a depressão metabólica como estratégias de resposta, devem apresentar uma série de respostas fenotípicas flexíveis em nível comportamental, morfológico e/ou fisiológico como forma de assegurar um pareamento entre a quantidade de energia disponível e a demanda energética. Por exemplo, mamíferos expostos a dietas de baixa qualidade aumentam a ingestão alimentar e apresentam modificações morfofisiológicas no aparelho gastrointestinal com o objetivo de manterem constantes a digestibilidade e a entrada de energia metabolizável (HAMMOND & WUNDER, 1991; NAGY & NEGUS, 1993; BATZLI *et al.*, 1994; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004; CLAUSS & HUMMEL, 2005). Além desta flexibilidade fenotípica, coletivamente conhecida por respostas de processo integrado (RPI - BATZLI *et al.*, 1994; YOUNG-OWL & BATZLI, 1998, ver capítulo 1), diversos estudos demonstraram que variações nas condições ambientais que afetam a homeostase energética

também podem levar a variações reversíveis na morfologia de outros órgãos viscerais (coração, pulmão, fígado e rins) associados à capacidade de extração, processamento e distribuição de energia (e.g. WEINER, 1992; HAMMOND *et al.*, 2001; DERTING & HORNUNG, 2003; SPEAKMAN & KRÓL, 2005).

Um mecanismo que pode ser usado em paralelo, ou em substituição à flexibilidade fenotípica na massa dos órgãos, é a utilização de reservas energéticas para contrabalançar alterações no orçamento de energia (POND, 1978; VOLTURA & WUNDER, 1998). As reservas corpóreas são freqüentemente associadas à massa lipídica (ML), mas existem trabalhos que comprovam a utilização da energia contida também na massa magra (MM) (ROBBINS, 1993; GELUSO & HAYES, 1999; DERTING & HORNUNG, 2003). Pierce & McWilliams (2004) sugerem que mudanças na massa corpórea (MC) em decorrência de mudanças na composição corpórea podem refletir diferentes mecanismos de ajustes fenotípicos a diferentes qualidades da dieta. Como estas mudanças são transientes, suas magnitudes podem ser influenciadas também pelo tempo de aclimação ao tipo da dieta (NAGY & NEGUS, 1993; BOZINOVIC, 1995; GELUSO & HAYES, 1999; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Assim, respostas fenotípicas frente à redução na qualidade da dieta podem envolver mudanças integradas e paralelas na composição (massa dos órgãos) e na condição corpórea.

O objetivo do presente estudo foi analisar as modificações da composição (massa dos órgãos) e da condição corpórea do morcego frugívoro *Artibeus lituratus* frente à redução na qualidade da dieta. Em um estudo prévio (capítulo 1), foram analisados alguns componentes das respostas de processamento integrado do morcego frugívoro *Artibeus lituratus* frente à redução na qualidade de sua dieta. Os resultados indicaram que a energia metabolizada é mantida em níveis constantes provavelmente por flexibilidade em nível comportamental, uma vez que esta capacidade não estava correlacionada com variações na massa, no comprimento e na área do aparelho gastrointestinal. Todavia, a possibilidade de que alterações fenotípicas na massa dos demais órgãos associados à captação e distribuição

de energia e a extensão pela qual ajustes ao nível da condição corpórea (acúmulo e uso de reservas energéticas na forma de lipídeos e tecido magro) possam ter contribuído para a manutenção do balanço energético não foram verificadas. Dentro desse contexto, os objetivos específicos do presente trabalho foram: (1) verificar a existência de diferenças fenotípicas na massa de órgãos associados ao processamento e distribuição de energia em *A. lituratus* em função da qualidade da dieta e (2) analisar a dinâmica de variação na composição corpórea de *A. lituratus* ao longo do período de aclimação a dietas de diferentes qualidades. Como decorrência deste último objetivo, este estudo também apresenta validação e calibração do método da condutividade elétrica corpórea total (TOBEC® no original – SCOTT *et al.*, 2001) para estimar de forma não-invasiva a condição corpórea de *A. lituratus*.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

Captura e Manutenção dos Animais - Indivíduos adultos, machos de *A. lituratus* foram coletados com redes de neblina nas dependências do Campus da UNESP, Bela Vista, Município de Rio Claro, SP (22°23'S, 47°32'W). Devido a necessidade de matar dos animais após os experimentos, o tamanho da amostra (n = 16) foi definida com o intuito de não interferir nas análises estatísticas e na população da espécie do Campus. As coletas foram realizadas nas duas primeiras semanas de Outubro (meio de primavera) e os experimentos se estenderam até meados do verão (Fevereiro). Após as coletas os indivíduos foram mantidos em um viveiro (3 x 3 x 4 m) ao ar livre nas dependências do Instituto de Biociências, UNESP, Campus de Rio Claro. Durante 10 dias após a captura, os animais foram alimentados com mamão-formosa, banana-nanica e suplemento vitamínico (Aminomix pet - vetnil). Após este período, os animais foram separados aleatoriamente em dois grupos de oito indivíduos, sendo cada grupo alimentado com um tipo de dieta artificial por um período adicional de 3 meses. A composição química das dietas oferecidas aos morcegos encontra-se detalhadas no Capítulo 1. Em termos de energia bruta as dietas são isocalóricas (alta qualidade: 4,27 Kcal/g; baixa qualidade: 4,41 Kcal/g), mas a diferença de mais de 100% no teor de fibras (bruta,

detergentes ácidas e neutras) implica que a energia efetivamente disponível deva ser substancialmente diferente entre a dieta de alta e baixa qualidade. Apesar da dieta de alta qualidade ter menores quantidades de proteína e lipídeos, a proporção de carboidratos, que é a principal fonte energética das frutas naturais normalmente consumidas por morcegos frugívoros (MORRISON, 1978; THOMAS, 1984; MARTINEZ DEL RIO, 1994), é maior do que a presente na dieta de baixa qualidade.

Análise Química da Composição Corpórea e Medida da Massa dos Órgãos - Em intervalos de 7, 30 e 90 dias após a exposição a diferentes dietas, os animais foram pesados (balança Ohaus – precisão de 0,01g) e submetidos a medidas de condutividade corpórea conforme protocolo descrito abaixo. Ao final do período de aclimação (90 dias), os animais foram mortos por overdose de gás carbônico, e os seguintes órgãos foram separados: coração, pulmões, rins, fígado, estomago e o intestino. Estes órgãos foram lavados com água destilada para a remoção do sangue e eventuais camadas de tecido adiposo, secos em papel toalha, e pesados (balança de precisão Ohaus E200D - 0,01g). O mesmo procedimento foi adotado com a carcaça resultante. Com exceção do intestino, os demais órgãos foram devolvidos à carcaça, a qual foi homogeneizada e congelada a  $-20^{\circ}\text{C}$  para posterior análise química.

Para a determinação da composição corpórea pelo método químico seguiram-se os procedimentos descritos em Reynolds & Kunz (2001). Brevemente, o homogeneizado resultante foi enviado ao laboratório de Zootecnia da Universidade Estadual de Ponta Grossa (PR) onde, depois de descongelado, foi submetido a um calor de convecção de  $50^{\circ}\text{C}$  até o peso ficar constante. A gordura foi extraída pelo método Soxhelt, normalmente em triplicatas. O conteúdo de água foi determinado pela diferença entre o peso fresco do animal e o peso seco. A ML é medida diretamente pela quantidade de gordura extraída e a MM é obtida pela diferença entre MC e ML. De acordo com o padrão do laboratório, os coeficientes de variação em relação à determinação da quantidade de lipídeos foram sempre inferiores a 3%.

Estimativa e Validação da Composição Corpórea pelo Método da Condutividade Elétrica Corpórea Total – Como forma de determinar a dinâmica

da composição corpórea ao longo do período de aclimação, estimativas da MM foram obtidas para ambos os grupos através do método TOBEC®. Este método baseia-se no fato de que a condutividade de um organismo vivo é determinada pelo seu tecido magro, os quais contêm a maior parte dos eletrólitos, e de que a quantidade de gordura apresenta uma condutividade de somente 5% (SCOTT *et al.*, 2001). Todo o procedimento de tomada de dados sobre a condutividade elétrica (índice TOBEC® - IT) seguiu os protocolos descritos por Scott *et al.* (2001). Brevemente, as medidas de condutividade foram obtidas através do medidor de condutividade elétrica EM-SCAN® Modelo 3057, usando uma câmera de detecção modelo SA-3044, e um contendor de plexiglass fornecido pelo fabricante. Todas as medidas foram realizadas no final do dia (ca. 18 horas), assegurando desta forma que os morcegos estivessem de estômago vazio. Para cada morcego analisado foram tomadas 3 medidas de condutividade, intercaladas pela quantificação de medidas obtidas a partir de um tubo com condutividade conhecida (fantasma). O valor de IT para cada morcego era corrigido, se necessário, e um valor médio usado como indicativo da condutividade corpórea.

O método TOBEC® deve ser validado contra uma amostra onde a composição corpórea tenha sido quimicamente determinada (SCOTT *et al.*, 2001). Para validar o método, diversas equações de predição foram geradas relacionando os valores de IT com os dados de MM e MC obtidos quimicamente após 90 dias de aclimação. Equações foram geradas uma para cada grupo em separado e outra onde os dados de ambos os grupos foram analisados em conjunto. Antes de gerar as equações de predição a partir de análises de regressão linear, a normalidade dos dados foram testadas por meio de um teste Kolmogorov-Smirnov. Distâncias K-S para todas as variáveis não detectaram desvios em relação à normalidade ( $P > 0,05$ ). Potenciais *outliers* também foram testados calculando a distância de Cook dos resíduos. Somente um indivíduo do grupo aclimatado à dieta de baixa qualidade foi considerado um *outlier* e removido da análise.

Valores de MC, IT, e MM foram usados em regressões simples (com as variáveis IT e MC analisadas separadamente) e múltiplas (IT e MC como

variáveis independentes) para derivar equações de calibração para prever a MM de *A. lituratus*. Validação cruzada foi empregada para avaliar o poder de predição de cada uma destas equações (UNANGST & WUNDER, 2001). Neste procedimento, um valor para um dado animal é omitido e uma equação de regressão é gerada, sendo usada para prever o valor deste particular animal. A diferença entre o valor real e o predito é o erro absoluto individual. Em seguida, este ponto é adicionado de volta ao conjunto de dados e um novo ponto é removido até que todos os erros individuais sejam calculados. A média destes erros é o erro absoluto médio. A soma dos quadrados do erro absoluto, conhecida como estatística PRESS, permite medir quão bem a equação de regressão se ajusta aos dados (ZAR, 1999). O erro relativo foi calculado pela comparação do erro absoluto médio com a amplitude da variável de interesse no conjunto de dados usados na calibração. Se o erro absoluto, dentro de um intervalo de confiança de 95%, excedeu estes valores, então a resolução da equação não é considerada fina o bastante (SCOTT *et al.* 2001). Comparações entre valores de erro absoluto, erro relativo e estatística PRESS foram usadas para avaliar qual(is) o(s) melhor(es) modelo(s) de predição para estimar a MM de *A. lituratus*. Nos resultados, somente a equação que forneceu o melhor poder de predição dentro dos critérios apresentados acima foi apresentada. A partir da equação selecionada, a ML foi estimada assumindo um modelo de dois compartimentos (modelo de dois-estágios) onde  $ML = MC - MM_{estimada}$ . Note que para a estimativa de ML com este modelo, o erro absoluto é igual a erro para a estimativa correspondente de MM, e que o erro relativo é calculado também é calculado pela comparação do erro absoluto médio com a amplitude da variável de interesse no conjunto de dados usados na calibração (SCOTT *et al.*, 2001).

Análises Estatísticas - Análises de variância de dois fatores com medidas repetidas foram utilizadas para acessar os efeitos da qualidade da dieta e do período de aclimação sobre a dinâmica da composição corpórea. Como forma de assegurar a normalidade e linearidade, estes testes foram realizados em dados logaritmizados (Base 10). Quando necessário, o teste *a posteriori* de Student-Newman Keuls (SNK) foi utilizado para detectar possíveis

diferenças entre os grupos. As possíveis alterações fisiológicas decorrentes das variações sazonais não foram levadas em consideração uma vez que todos os indivíduos eram machos e mantidos sob as mesmas condições físicas durante todo o experimento.

Para se determinar a proporção na mudança na massa corpórea ( $\Delta MC$ ) que é composta por mudanças na massa magra ( $\Delta MM$ ) e na massa de lipídeos ( $\Delta ML$ ), modelos de regressão do tipo I foram aplicados, de forma separada para cada grupo experimental, aos dados de variação observados entre os períodos de 7-30 e 30-90 dias de aclimatação. Se a mudança na MC foi devida unicamente à variação na ML, a relação entre  $\Delta ML$  e  $\Delta MC$  é isométrica (inclinação da reta = 1,0), e a relação entre  $\Delta MM$  e  $\Delta MC$  não é significativa, com a inclinação da reta não sendo diferente de zero (PIERCE & MCWILLIAMS, 2004). Testes t foram usados para comparar os resíduos destas equações, entre e dentro de cada grupo, em função dos períodos de aclimatação.

Comparação entre a massa fresca dos órgãos entre os diferentes grupos foram feitas por meio de uma análise de covariância (ANCOVA), usando a massa fresca e magra da carcaça como covariável. Dentro de cada grupo experimental, uma matriz de correlação, usando os resíduos obtidos com a regressão entre massa da carcaça e massa de cada órgão, foi estabelecida e usada para testar associações entre a massa residual dos órgãos. Como todos os resíduos, em ambos os grupos, apresentaram distribuição normal (Teste de Kolgomorov-Smirnov;  $P > 0,05$ ) utilizou-se a correlação de Pearson. Para controlar a probabilidade de incorrer em um erro do tipo I, uma correção seqüencial de Bonferroni (ZAR, 1999) foi aplicada aos dados. Correlações dentro da matriz foram consideradas significantes ao nível de  $P < 0,05$ . Todos os testes seguiram Zar (1999) e foram conduzidos com o software Statistica 6.0 (STAT-SOFT, 2002).

## RESULTADOS

Calibração do Método TOBEC® - Para a estimativa da MM, nosso melhor modelo foi aquele que utilizou regressão múltipla, considerando os dados conjuntos de ambos os grupos. Neste caso, a seguinte equação foi selecionada para estimar diretamente a MM, a partir da MC e IT:  $MM = 17,3 + (0,008 * IT) + (0,57 * MC)$ . Nesta equação, a variabilidade na MC e IT explicam 75% da variabilidade na MM, e o erro absoluto da estimativa foi de 2,73g ( $F_{2,15} = 14,1$ ;  $P = 0,0005$ ). Portanto, o erro relativo é equivalente a 23% da variação real na MM (16 gramas). O intervalo de confiança e predição (95%) para esta equação indica que a MM de uma nova amostra ou de um novo indivíduo de *A. lituratus* situar-se-ia entre 1,7-2,6g e 5,0-5,1g. Estes intervalos respondem a, respectivamente, 10,7-16,3 e 31,2% da amplitude real de MM. Para o cálculo da estimativa de ML a partir do modelo de dois-estágios, o erro absoluto de 2,73g se traduz em um erro relativo de 25% na estimativa indireta da ML.

Dinâmica de Variação na Composição Corpórea - A dinâmica de variação na composição corpórea não é afetada pela qualidade da dieta, independentemente do parâmetro considerado (MC, MM ou ML – Tabela 1). A MC, em média, foi maior após 90 dias quando comparada aos valores observados a 7 e 30 dias ( $P < 0,05$ ), mas esta variação está restrita aos animais aclimatados a dietas de baixa qualidade (Figura 1A). A MM, por outro lado, variou somente em função do período de aclimação e apresentou o mesmo padrão de variação para ambos os grupos (Figura 1B). Neste caso, a MM foi menor após 7 dias, quando comparado ao valor observado após 90 dias de aclimação ( $P < 0,05$ ). Não houve diferença na MM entre 7 e 30 ( $P > 0,05$ ) e entre 30 e 90 dias de aclimação ( $P > 0,05$ ). Por fim, a ML oscilou ao longo do período de aclimação, mas sua interação com a qualidade da dieta foi somente significativa para morcegos aclimatados a dietas de baixa qualidade (Figura 1C). Neste grupo, a ML atinge o menor valor após 30 dias de aclimação ( $P < 0,05$ ), e os valores de pico foram observados no início (7 dias) e final (90 dias) do período de aclimação.

Resultados das análises de regressão entre variações na MC e variações na ML e MM encontram-se na Tabela 2. Para morcegos mantidos em

dietas de alta qualidade, 78% da variação na MC entre 7 e 30 dias de aclimatação se deve à variação na ML, mas a contribuição da variação na MM (21%) também é significativa. Entre 30 e 90 dias de aclimatação, a contribuição da ML aumenta para 86%, mas a magnitude deste aumento não é diferente da observada para o período anterior ( $t = 0,16$ ;  $gl = 14$ ;  $P = 0,87$ ). A contribuição relativa da MM (14%) é significativamente menor do que a observada para o período anterior ( $t = 2,9$ ;  $gl = 14$ ;  $P = 0,01$ ), mas, no cômputo geral, esta contribuição não é significativa para este período. Para morcegos mantidos em dietas de baixa qualidade, a variação na ML é a única que contribuiu de forma significativa para a variação na MC entre 7-30 dias (88%) e entre 30-90 dias (67%) de aclimatação, sendo que a magnitude na queda desta contribuição entre estes períodos também foi significativa ( $t = 5,7$ ;  $gl = 14$ ;  $P < 0,001$ ). A contribuição relativa da MM para a variação na MC não foi significativa, mas diferiu entre 7-30 dias (12%) e 30-90 dias de aclimatação (33% -  $t = 2,8$ ;  $P = 0,01$ ). Comparações entre os grupos revelaram que a contribuição relativa da ML para a MC foi maior para morcegos aclimatados a dietas de baixa qualidade entre 7-30 dias ( $t = 2,7$ ;  $gl = 14$ ;  $P = 0,02$ ), mas que o padrão inverso foi observado entre 30-90 dias ( $t = 3,6$ ;  $gl = 14$ ;  $P = 0,003$ ). Portanto, de forma esperada, a contribuição relativa da MM para a MC foi maior para morcegos aclimatados a dietas de alta qualidade entre 7-30 dias ( $t = 2,3$ ;  $gl = 14$ ;  $P = 0,04$ ), com o padrão oposto sendo observado entre 30-90 dias ( $t = 2,6$ ;  $gl = 14$ ;  $P = 0,02$ ).

Massa dos Órgãos - Após 90 dias de aclimatação, com exceção da massa do fígado, animais expostos a dietas de baixa qualidade apresentaram órgãos com maiores massas quando comparados aos animais expostos a dietas de alta qualidade (Figura 2). Todavia, a única diferença significativa foi observada em relação à massa dos rins, a qual, em média, foi 26% maior no grupo exposto a dieta de baixa qualidade.

Para o grupo mantido em dieta de alta qualidade não houve correlação significativa entre a massa de nenhum dos órgãos analisados (Tabela 3). Por outro lado, para o grupo mantido em dieta de baixa qualidade, observou-se algumas correlações significativas entre as massas de órgãos envolvidos na

captação e distribuição de energia. Assim, indivíduos que apresentam pulmões relativamente maiores também apresentam corações e intestinos comparativamente maiores. Da mesma forma, indivíduos com corações maiores que o esperado também apresentaram maiores estômagos e intestinos. Neste grupo, de forma consistente, porém não significativa, o aumento na massa residual dos órgãos está correlacionada com diminuição na massa residual da carcaça.

## DISCUSSÃO

Validação do Método TOBEC® - O método TOBEC® foi validado em *A. lituratus* e foi considerado satisfatório para a quantificação da MM. Todas as análises indicaram que a equação obtida a partir de dados agrupados para ambos os grupos forneceram melhores ajustes do que as equações obtidas para cada grupo em separado. Muito provavelmente este melhor ajuste se deve ao fato de que a amplitude de variação na MM foi similar entre os grupos (Tabela 1). O erro relativo desta equação, quando comparado à amplitude de MM real, foi de 20%. Note que o aparente alto valor de erro relativo se deve à forma como o mesmo foi calculado. Erros relativos expressos no contexto dos limites de variação do parâmetro que está sendo estimado são bem mais indicativos da acuracidade do modelo de predição do que o simples cálculo dos erros relativos feitos de maneira convencional (SCOTT *et al.*, 2001). Não obstante, à guisa de comparação, quando calculado da forma convencionalmente utilizada na maioria dos estudos (e.g. SCOTT *et al.*, 2001) este erro foi de somente 3%. Neste contexto, nossos resultados foram similares aos documentados em outros estudos de validação para uma gama de mamíferos (e.g. SCOTT *et al.*, 2001 e referências inclusas; WIRSING *et al.*, 2002; SNYDER *et al.*, 2005), incluindo morcegos (KOTEJA *et al.*, 2001). Em consonância com resultados prévios, os nossos resultados também demonstraram que o poder de predição da MM usando este método tende a ser maximizado quando equações múltiplas são utilizadas (e.g. SKAGEN *et al.*, 1993; BURGER, 1997; SCOTT *et al.*, 2001). Neste caso, aparentemente o IT

comporta-se mais como um parâmetro que ajusta diferenças interindividuais na MC e MM, do que como um preditor específico da MM.

Dinâmica da Condição Corpórea e Massa dos Órgãos – Diversos autores sugerem que tanto a variação na massa dos órgãos viscerais quanto a utilização das reservas energéticas são exemplos da flexibilidade fenotípica apresentada pelos animais quando deparados com aumento na demanda metabólica e/ou redução na qualidade da dieta (e.g. WEINER, 1992; GELUSO & HAYES, 1999; HAMMOND *et al.*, 2001; DERTING & HORNUNG, 2003; PIERCE & MCWILLIAMS, 2004; SPEAKMAN & KRÓL, 2005). Com exceção do fígado, todos os outros órgãos viscerais de *A. lituratus* alimentados por 90 dias com dieta de baixa qualidade apresentaram maiores massas, porém apenas o rim mostrou-se significativamente maior. A aparente ausência de flexibilidade fenotípica na massa dos órgãos viscerais (à exceção dos rins) em função da qualidade da dieta pode ser devida a vários fatores, inclusive devido a um viés experimental (GELUSO & HAYES, 1999). Devido ao método destrutivo utilizado, não houve a quantificação da massa inicial dos órgãos viscerais e, conseqüentemente, não se sabe em que condições a massa dos órgãos se encontravam no momento da captura. Por exemplo, se à época da captura, os indivíduos de *A. lituratus* estivessem expostos a dietas de baixa qualidade, então a massa dos seus órgãos viscerais poderia estar naturalmente hipertrofiada e a manutenção destes animais em dietas de baixa qualidade apenas manteve o padrão natural. Neste cenário, os organismos expostos à dieta de alta qualidade tiveram então uma atrofia dos órgãos viscerais. Se a atrofia tiver sido de pequena magnitude, o padrão final poderia levar aos resultados obtidos no presente estudo. Assim, fica impossível determinar a direção e magnitude da flexibilidade, e os dados obtidos nos indicam apenas quais os órgãos são maiores e quais são menores entre os grupos experimentais.

Não obstante a estas considerações, a maioria dos estudos que verificaram alterações na massa dos órgãos viscerais foi conduzida em condições onde o nível de estresse é potencializado, isto é, com a combinação do aumento na demanda energética (e.g. exposição a baixas temperaturas;

alteração na condição reprodutiva) associada a queda na qualidade da dieta (TOLOZA *et al.*, 1991; NAGY & NEGUS, 1993; HAMMOND & JANES, 1998; DERTING & HORNING, 2003; NAYA *et al.*, 2003; BACIGALUPE *et al.*, 2004). No caso de *A. lituratus*, o fator estressante foi somente a qualidade da dieta e, portanto, não é possível descartar a possibilidade de que este estímulo isolado não tenha sido suficiente para ocasionar mudanças significativas na massa da maioria dos órgãos viscerais. Todavia, em um trabalho onde as condições experimentais foram semelhantes às do presente estudo, Geluso & Hayes (1999) verificaram que para a ave *Sturnus vulgaris* (Passeriformes, Sturnidae) a massa do intestino e do fígado foram significativamente maiores após exposição de 30 dias a dietas de alto teor de fibras e baixo valor calórico. No caso de *A. lituratus*, somente a massa dos rins foi significativamente maior durante exposição a dietas de baixa qualidade. Além das diferenças espécie-específicas, no tempo de aclimação, e nas condições prévias ao início dos experimentos (conforme discutido acima), as razões para estas diferenças no tipo de órgão afetado também podem estar relacionadas a fatores tais como presença de mecanismos compensatórios e composição da dieta, os quais serão discutidos posteriormente.

Por fim, vale ressaltar que não foram observadas alterações na massa dos pulmões e do coração de *A. lituratus* em função da qualidade da dieta, um padrão também observado para a ave *S. vulgaris* (GELUSO & HAYES, 1999). Morcegos têm massas relativas do coração e dos pulmões proporcionalmente maiores do que mamíferos não-voadores com a mesma massa corpórea (JURGENS *et al.*, 1981; MAINA *et al.*, 2000; CANALS *et al.*, 2005). Esta diferença está associada a um aumento na eficiência de aquisição e distribuição de energia para sustentar as altas taxas metabólicas associadas ao voo (MAINA *et al.*, 2000). Dentro dessa perspectiva, a junção dessas características morfológicas, onde a massa destes órgãos é naturalmente “hipertrofiada”, com a exposição a um estresse moderado (apenas a queda na qualidade da dieta), pode explicar a não alteração desses dois órgãos.

O aumento significativo da massa do rim diante da queda na qualidade da dieta pode estar relacionado com a composição de proteína da dieta

utilizada. O rim tem como principal função a excreção de metabólitos nitrogenados (HAMMOND & JANES, 1998; SCHONDUBE *et al.*, 2001; LÓPEZ-CALLEJA *et al.*, 2003) e, conseqüentemente, com a maior ingestão de proteína há a maior necessidade de excreção de nitrogênio, exigindo assim uma maior atividade do rim, o que poderia refletir em um aumento em sua massa (LÓPEZ-CALLEJA *et al.*, 2003). Segundo este raciocínio, como a dieta com altos índices de fibra continha uma maior quantidade de proteína (ver Tabela 1, Capítulo 1) e como os animais alimentados com esta dieta apresentaram uma maior ingestão alimentar (ver Capítulo 1), conseqüentemente esses indivíduos ingeriram uma maior quantidade de proteína, o que responderia pelo aumento significativo na massa do rim. De fato, a hipertrofia do rim como resposta a dietas com altos níveis de proteína e/ou a condições onde o requerimento de energia é elevado já foi registrada para diversos animais (TOLOZA *et al.*, 1991; KONERZEWSKI & DIAMOND, 1994; HAMMOND & JANES, 1998; HAMMOND *et al.*, 2001; LÓPEZ-CALLEJA & BOZINOVIC, 2003; LÓPEZ-CALLEJA *et al.*, 2003).

O fígado é um dos principais órgãos que apresentam aumento significativo quando o animal é aclimatado a dieta de baixa qualidade (KOTEJA, 1996; GELUSO & HAYES, 1999; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). No entanto, para *A. lituratus*, este órgão mostrou uma tendência a diminuição quando frente à redução na qualidade da dieta. Segundo Starck & Rahmaan (2003), o aumento do aparelho gastrointestinal de *Coturnix japonica* (Galliformes, Phasianidae) submetidos a dietas com altos teores de fibras (40-45%) ocorreu devido à utilização do tecido adiposo proveniente principalmente do fígado, uma vez que este atua como um intermediador no acúmulo de lipídio. A ML do fígado das aves aclimatadas a dieta de baixa qualidade por 4 semanas foi intermediária às massas de 2 semanas e do controle. Dessa maneira, os autores postulam que o período de 4 semanas permitiu uma melhor aclimação do sistema digestório para a dieta de baixa qualidade e para o restabelecimento do estado nutricional equivalente aos indivíduos controles (STARCK & RAHMAAN, 2003). Apesar de ter sido observado o mesmo padrão na variação da ML em *A. lituratus* e uma correlação negativa

entre a ML e a massa do intestino ( $r = -0,67$ ;  $N = 16$ ;  $P = 0,005$ ), não foi obtida correlação significativa entre a massa do fígado e do intestino ( $r = 0,31$ ;  $N = 16$ ;  $P = 0,25$ ). Além disso, não se pode afirmar que a ML utilizada foi proveniente do fígado uma vez que este não foi quantificado separadamente e nem acompanhado durante o período de aclimação.

Pierce & McWilliams (2003) analisaram o efeito do jejum e restrição alimentar na condição corpórea e no sistema digestório da ave migratória *Zonotrichia albicollis* (Passeriformes, Emberizidae), bem como a influência da qualidade da dieta sobre a recuperação das reservas energéticas corpórea. A restrição alimentar causou uma diminuição tanto na MM quanto na ML de *Z. albicollis*, sendo que a MM representou 20% da diminuição na MC através da diminuição do estômago, intestino delgado e fígado. Após o período de restrição alimentar, os indivíduos alimentados com frutas não apresentaram a mesma taxa de recuperação da composição corpórea como os indivíduos alimentados com grãos. Apesar da mesma composição de proteína, lipídeo e carboidratos, esses nutrientes apresentam-se diluídos nas frutas, uma vez que 75% é composto de água, ao passo nos grãos a água é praticamente inexistente. Dessa maneira, esses autores observaram uma forte interação entre os efeitos da restrição alimentar e da qualidade da dieta na dinâmica da composição corpórea de *Z. albicollis* (PIERCE & MCWILLIAMS, 2003).

Para *A. lituratus*, a variação nos componentes da condição corpórea (MM, ML e MC) variou em função da interação entre a qualidade da dieta e período de aclimação. A variação significativa da MC dos morcegos sob dieta de baixa qualidade é explicada principalmente pela utilização da ML após 30 dias e sua recuperação com 90 dias de aclimação. De fato, 88% da queda na MC após 30 dias de aclimação a dietas de baixa qualidade é devido à diminuição na ML. Esses dados sugerem que *A. lituratus*, quando restrito a dieta de baixa qualidade utiliza-se, em um primeiro momento, das reservas energéticas provenientes da ML. Posteriormente, esta ML é recuperada com um maior tempo de aclimação (90 dias). Por outro lado, morcegos mantidos em dietas de alta qualidade não sofreram perda de ML, e a oscilação de sua MC é basicamente explicada pela variação na MM. Esta alteração na MM pode

estar associada a alterações na massa dos órgãos viscerais ao longo do período de aclimatação. Assim, aparentemente, a utilização de reservas energéticas em animais mantidos em dietas de baixa qualidade pode ser utilizada em um primeiro momento como mecanismo alternativo a alterações na massa dos órgãos.

O fato de que *A. lituratus* consegue recuperar a quantidade de reserva energética na forma de lipídeos à medida que o período de aclimatação progride (67% entre 30-90 dias), sugere que alterações na massa dos órgãos passam a ter importância maior para lidar com a queda na qualidade da dieta. Já para animais mantidos em dietas de alta qualidade, aparentemente não há uso de reservas energéticas ao longo do período de aclimatação, sendo que ajustes, possivelmente de pequena monta, na massa dos órgãos seriam os mecanismos principais utilizados por estes animais para manter seu balanço energético. Os argumentos delineados acima sugerem uma possível causa para a ausência de flexibilidade fenotípica na massa dos órgãos, no sentido de que a utilização de reservas energéticas em morcegos expostos a dieta de baixa qualidade poderiam garantir a manutenção do balanço energético sem a necessidade de alterações na massa de órgãos viscerais. Todavia, confirmação efetiva desta hipótese requer informações sobre a variação na massa dos órgãos ao longo do período de aclimatação. De fato, alguns autores sugerem que as alterações nos órgãos viscerais frente ao aumento da demanda energética e/ou queda na qualidade da dieta dependem da condição corpórea do animal, no sentido de que a utilização de reservas energéticas pode ser usada como mecanismo alternativo ou compensatório a alterações na massa órgãos viscerais (LOEB *et al.*, 1991; KOTEJA, 1996).

Outro fator importante a ser ressaltado é a composição da dieta relacionada à variação da condição corpórea. Analisando com cautela a composição bromatológica das dietas, note-se que a dieta de baixa qualidade apresenta maiores teores de proteína e lipídeos. Tais componentes, apesar de não fornecerem tanta energia quanto os carboidratos, ainda podem ser metabolizados e transformados em energia (ROBBINS, 1993). Dessa maneira, seria de se esperar que os animais mantidos sob essa dieta não houvesse a

necessidade de utilizar as suas reservas energéticas, principalmente porque a quantidade de energia metabolizável ingerida manteve-se maior que a dos morcegos sob dieta de alta qualidade durante todo o experimento (Capítulo 1). Uma possível explicação para esses dados seria a presença de compostos secundários. A maioria das plantas contém polifenol oxidase, a qual catalisa a oxidação de *o*- e *p*-polihidrofenois às quinonas (ROBBINS *et al.*, 1987; KUNZ & DIAZ, 1995). Taninos, metabólitos secundários frequentemente encontrado em diversas partes das plantas, ligam-se as proteínas e formam complexos moleculares insolúveis (ROBBINS *et al.*, 1987; KUNZ & DIAZ, 1995; CIPOLLINI, 2000). Conseqüentemente, caso a dieta de baixa qualidade apresentava maiores concentrações desses compostos, a assimilação e metabolização de proteínas tornar-se-ia mais difícil, levando assim os animais a recorrerem a metabolização da ML para obter energia. A recuperação da ML e, conseqüentemente, da MC após 90 dias de aclimação à dieta pode estar associada adaptação do organismo a esses metabólitos. Todavia, maiores informações sobre a composição de metabólitos secundários nas dietas e seus efeitos na eficiência digestória de *A. lituratus* requerem estudos adicionais.

Em resumo, os resultados apresentados sugerem que *A. lituratus* expostos à dieta de baixas qualidades aparentemente não apresentaram diferenças fenotípicas significativas dos órgãos associados ao processamento e distribuição de energia, com exceção do rim. Em parte, esta ausência pode ser devida ao uso de reservas energéticas como mecanismo alternativo a modificações na massa dos órgãos viscerais responsáveis pelo processamento e distribuição da energia. Portanto, aparentemente, estas alterações garantem a manutenção do balanço energético em função da queda na qualidade da dieta, mas o real impacto sobre o metabolismo ainda requer estudos adicionais (Capítulo 3). Não obstante, os pequenos aumentos observados na massa dos órgãos podem ainda ter contribuído para o melhor aproveitamento do alimento. Os morcegos sob dieta de baixa qualidade apresentaram maiores digestibilidade de matéria seca e de energia após 30 e 90 dias de aclimação (ver Capítulo 1) e recuperaram a ML após 90 dias. Além disso, a correlação positiva entre as massas dos órgãos de funções complementares (coração e

pulmão; estômago e coração; intestino e coração) observadas apenas nos indivíduos restritos a dieta de baixa qualidade reforçam a ligação entre os órgãos e a assimilação e distribuição de energia. Por fim, conforme sugerido por Vézina & Williams (2005), a ausência de alterações morfológicas na massa dos órgãos não significa, necessariamente, que os mesmos não alterem sua atividade metabólica e, conseqüentemente, possibilite um melhor aproveitamento energético dos alimentos.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço ao Prof. Dr. Ariovaldo Pereira da Cruz Neto pela dedicação e orientação. Ao João Ricardo Alves, da Universidade Estadual de Ponta Grossa, pela formulação da ração utilizada na dieta dos morcegos. Dr. Carla Nússio e o técnico Carlos César Alves, do Laboratório de Bromatologia da ESALQ - USP pela realização das análises bromatológicas dos frutos e das dietas. Denis Briani e Fernando Bonatti pela ajuda na manutenção dos morcegos em cativeiro. Agradeço também a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo por me conceder bolsa de mestrado (processo # 03/04213-7) e pelo suporte financeiro fornecido (processo # 00/09968-8).

## **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

BACIGALUPE, L.D., NESPOLO, R.F., OPAZO, J.C. & BOZINOVIC, F. Phenotypic Flexibility in a novel thermal environment: phylogenetic inertia in thermogenic capacity and evolutionary adaptation in organ size. **Physiol. Biochem. Zool.**, 77: 805-815. 2004.

BATZLI, G.O., Broussard, A. D. & OLIVER, R.J. The integrated processing response in herbivorous small mammals. In: Chivers, D.J. & Laner, P. (Eds.). **The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 324-336. 1994.

BOZINOVIC, F. Nutritional energetics and digestive responses of an herbivorous rodent (*Octodon degus*) to different levels of dietary fiber. **J. Mammal.**, 76: 627-637. 1995.

BURGER, M.F. Estimating lipid and lean masses in a wintering passerine: a evaluation of TOBEC. **Auk**, 114: 762-769. 1997.

- CANALS, M., ATALA, C., GROSSI, B. & IRIARTE-DIAZ, J. Relative size of hearts and lungs of small bats. **Acta Chiropterol.**, 7: 65-72. 2005.
- CLAUSS, M. & HUMMEL, J. The digestive performance of mammalian herbivores: why big may not be that much better. **Mammal. Rev.**, 35: 174-187. 2005.
- CIPOLLINI, M.L. Secondary metabolites of vertebrate-dispersed fruits: evidence for adaptive functions. **Rev. Chil. Hist. Nat.**, 73: 421-440.
- CRUZ-NETO, A.P. & BOZINOVIC, F. The relationship between diet quality and basal metabolic rate in endotherms: insights from intraspecific analysis. **Physiol. Biochem. Zool.**, 77(6):877-889. 2004.
- DEKORRING, T.L. & HORNUNG, C.A. Energy demands, diet quality, and central processing organs in wild white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). **J. Mammal.** 84: 1381-1398. 2003.
- GELUSO, K. and HAYES, J.P. Effects of dietary quality on basal metabolic rate and internal morphology of European starlings (*Sturnus vulgaris*). **Physiol. Biochem. Zool.**, 72:189-197. 1999.
- HAMMOND, K.A., SZEWCZAK, J. & KRÓL, E. Effects of altitude and temperature on organs phenotypic plasticity along an altitude gradient. **J. Exp. Biol.**, 204: 1991-2000. 2001.
- HAMMOND, K.A. & JANES, D.N. The effects of increased protein intake on kidney size and function. **J. Exp. Biol.**, 201: 2081-2090. 1998.
- HAMMOND, K.A. & WUNDER, B.A. The role of diet quality and energy need in the nutritional ecology of small herbivore, *Microtus ochrogaster*. **Physiol. Zool.**, 64: 541-567. 1991.
- JURGENS, J.D., BARTELS, H. & BARTELS, R. Blood oxygen transport and organs weight of small bats and small non-flying mammals. **Resp. Physiol.**, 45: 243-260. 1981.
- KONERZEWSKI, M. & DIAMOND, J. Peak sustained metabolic rate and its individual variation in cold-stress mice. **Physiol. Zool.**, 67: 1186-1212. 1994.
- KOTEJA, P. Limits to the energy budget in a rodent, *Peromyscus maniculatus*: does gut capacity set the limit? **Physiol. Zool.**, 69: 994-1020. 1996.
- KOTEJA, P., SWALLOW, L.G., CARTER, P.A. & GARLAND Jr., T. Maximum cold-induced food consumption in mice selected for high locomotor activity: implications for the evolution of endotherm energy budgets. **J. Exp. Biol.**, 204: 1177-1190. 2001.

- KUNZ, T.H. & DIAZ, C.A. Folivory in fruit-eating bats, with new evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Biotropica**, 27: 106-120. 1995.
- LOEB, S.C., SCHWAB, R.G. & DEMMENT, M.W. Response of pocket gophers (*Thomomys bottae*) to change in diet quality. **Oecologia**, 86: 542-551. 1991.
- LÓPEZ-CALLEJA, M.V. & BOZINOVIC, F. Dynamic energy and time budgets in hummingbirds: a study in *Sephanoides sephaniodes*. **Comp. Biochem. Physiol. A**, 134: 283-295. 2003.
- LÓPEZ-CALLEJA, M.V., FERNÁNDEZ, M.J. & BOZINOVIC, F. The integration of energy and nitrogen balance in the hummingbirds *Sephanoides sephaniodes*. The **J. Exp. Biol.**, 206, 3349-3359. 2003.
- MAINA, J.N. What it takes to fly: the structural and functional respiratory refinements in birds and bats. **J. Exp. Biol.**, 203: 3045-3064. 2000.
- MARTINEZ DEL RIO, C. Nutritional ecology of fruit-eating and flower-visiting birds and bats. In: D. Chivers and P. Langer (Eds.). **The Digestive System in Mammals: Food, Form, and Function**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 103-127. 1994.
- MCNAB, B.K. **The physiological ecology of vertebrates. A view from energetics**. Cornell University Press, Cornell. 2002.
- MINER, B.G., SULTAN, S.E., MORGAN, S.G., PADILLA, D. & RICK, A.R. Ecological consequences of phenotypic plasticity. **Trends Ecol. Evol.**, 20: 685-692. 2005.
- MORRISON, Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Ecology**, 59: 716-723. 1978.
- NAGY, T.R. & NEGUS, N.C. Energy acquisition and allocation in male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*): effects of photoperiod, temperature, and diet quality. **Physiol. Zool.**, 66: 537-560. 1993.
- NAYA, D.E., BACIGALUPE, L.D., BUSTAMANTE, D.M. & BOZINOVIC, F. Dynamic digestive responses to increased energy demands in the leaf-eared mouse (*Phyllotis darwini*). **J. Comp. Physiol. B**, 175: 31-36. 2005.
- PIERSMA, T. & DRENT, J. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. **Trends Ecol. Evol.**, vol.18 n° 5. 2003.
- PIERSMA, T. & LINDSTRÖM, A. Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behavior. **Trends Ecol. Evol.**, 12: 134–138. 1997.

- PIERCE, B.J. & MCWILLIAMS, S.R. Diet Quality and Food Limitation Affect the Dynamics of Body Composition and Digestive Organs in a Migratory Songbird (*Zonotrichia albicollis*). **Physiol. Biochem. Zool.**, 77:471–483. 2004.
- PIGLIUCCI, M. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going? **Trends Ecol. Evol.**, vol. 20, n° 9. 2005.
- POND, C.M. Morphological aspects and ecological and mechanical consequences of fat deposition in wild vertebrates. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 9: 519-570. 1978.
- REYNOLDS, D.S. & KUNZ, T.H. Standard methods for destructive body composition. In: J. R. Speakman (Ed.). **Body composition analysis of animals: a handbook of non-destructive methods**. Cambridge University Press, Cambridge, p 39-55. 2001.
- ROBBINS, C.T. **Wildlife feeding and nutrition**. 2nd Edition. Academic Press, San Diego. 1993.
- ROBBINS, C.T., HARLEY, T.A., HANGERMAN, A.E., HJEJORD, O., BARKER, D.L., SCHWARTZ, C.C. & MAUTZ, W.W. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. **Ecology**, 68: 98-107. 1987.
- SCHONDUBE, J.E., HERRERA, L.G. & DEL RIO, C.M. Diet and the evolution of digestion and renal function in phyllostomid bats. **Zoology**, 104: 59-74. 2001.
- SCOTT, I. SELMAN, C., MITHCELL, P.I. & EVANS, P.E. The use of total body electrical conductivity (TOBEC) to determinate body composition in vertebrates. In: J. R. Speakman (Ed.). **Body composition analysis of animals: a handbook of non-destructive methods**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 127-157. 2001.
- SKAGEN, S.K., KNOPF, F.L. & CADE, B.S. Estimation of lipids and lean mass of migrating sandpipers. **The Condor**, 95: 944-956. 1993.
- SNYDER, M.V., POST, D.M. & FINCK, E.J. The use of total electrical conductivity (TOBEC) to predict lean and lipid mass in woodrats. **Wildlife Soc. Bull.**, 33: 1009-1017. 2005.
- SPEAKMAN, J.R. The cost of living: field metabolic rates of small mammals. **Adv. Ecol. Res.**, 30: 178-297. 2000.
- SPEAKMAN, J.R. & KRÓL, E. Limits to sustained energy intake IX: a review of hypotheses. **J. Comp. Physiol. B.**, 175: 375-394. 2005.
- STAT-SOFT. **Statisitca for Windows V. 6. Manual Program**. Stat-Soft. Inc.,

Tulsa, 2002.

STARCK, J.M. & RAHMAAN, G.H.A. Phenotypic flexibility of structure and function of the digestive system of Japanese quail. **J. Exp. Biol.**, 206, 1887-1897. 2003.

STEARNS, A.D. The evolutionary significance of the phenotypic plasticity. **Bioscience**, 39: 436-445. 1989.

THOMAS, D.W. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. **Physiol. Zool.**, 57: 457-467. 1984.

TOLOZA, E.M. MANDY, L. & DIAMOND, J. Nutrient extraction by cold-exposed mice: a test of digestive safety margins. **Am. J. Physiol.**, 261: G608-G620. 1991.

UNANGST, E.T. & WUNDER, B.A. Need for species-specific models for body composition estimates of small mammals using EM-SCAN®. **J. Mammal.**, 82: 527-534. 2001.

WEINER, J. Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: ecological implications. **Trends Ecol. Evol.**, vol 7, no 11. 1992.

WIRSING, A.J. STEURY, T.D. & MURRAY, D.L. Noninvasive estimation of body composition in small mammals: a comparison of conductive and porphometric techniques. **Physiol. Biochem. Zool.**, 75: 489-497. 2002.

VÉZINA, F. WILLIAMS, T.D. Interaction between organ mass and citrate synthase activity as an indicator of tissue maximal oxidative capacity in breeding European Starlings: implications for metabolic rate and organ mass relationships. **Funct. Ecol.**, 19: 119-128. 2005.

VOLTURA, M.B. & WUNDER, B.A. Effects of ambient temperature, diet quality, and food restriction body composition dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. **Physiol. Zool.**, 71: 321-328. 1998.

ZAR, J.H. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, New Jersey. 1999.

YOUNG OWL, M. & BATZLI, G.O. The integrate processing response on voles to fiber content of natural diet. **Func. Ecol.**, 12: 4-13. 1998.

**Tabela 1.** Resultados da Análise de Variância para dois fatores com medidas repetidas mostrando os efeitos do tipo de dieta (alta e baixa qualidade), período de aclimatação e a interação entre estes dois fatores sobre a variação na massa corpórea, massa magra e massa de lipídeos para *Artibeus lituratus*.

	<b>Graus de Liberdade</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Massa Corpórea (g)</b>			
Dieta	1	0,02	0,88
Período	2	8,11	0,002
Interação	2	4,5	0,02
Erro	28		
<b>Massa Magra (g)</b>			
Dieta	1	0,03	0,86
Período	2	4,35	0,02
Interação	2	0,28	0,7
Erro	28		
<b>Massa de Lipídeos (g)</b>			
Dieta	1	0,02	0,89
Período	2	4,5	0,02
Interação	2	4,4	0,02
Erro	28		

**Tabela 2** – Sumário das regressões lineares associando as variações na massa corpórea ( $\Delta MC$ ) com variações na massa magra ( $\Delta MM$ ) e massa de lipídeos ( $\Delta ML$ ) para *Artibeus lituratus* aclimatados a dietas de alta e baixa qualidade. Regressões calculadas entre intervalos de 7-30 e 30-90 dias de aclimação (n = 8 para todas as regressões).

	<b>Equações</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Alta Qualidade</b>				
7-30 dias	$\Delta MM = 0,58 + 0,21\Delta MC$	0,55	7,4	0,03
	$\Delta ML = -0,60 + 0,78\Delta MC$	0,93	93,8	< 0,001
30-90 dias	$\Delta MM = 0,1 + 0,13\Delta MC$	0,02	0,1	0,73
	$\Delta ML = -0,1 + 0,86\Delta MC$	0,47	5,4	0,04
<b>Baixa Qualidade</b>				
7 – 30 dias	$\Delta MM = 0,1 + 0,12\Delta MC$	0,06	0,41	0,54
	$\Delta ML = -0,1 + 0,88\Delta MC$	0,86	36,0	0,001
30-90 dias	$\Delta MM = -0,9 + 0,33\Delta MC$	0,36	2,64	0,14
	$\Delta ML = 0,9 + 0,67\Delta MC$	0,69	13,8	0,009

**Tabela 3** – Matriz de correlação de Pearson entre a massa residual da carcaça (CARC), coração (COR), fígado (FIG), rins (RIM), pulmões (PULM), estômago (EST) e intestino (INT) para *Artibeus lituratus* após 90 dias de aclimação a dietas de alta e baixa qualidade. Valores acima da linha central: grupo aclimatado a dieta de alta qualidade. Valores abaixo da linha central: grupo aclimatado a dieta de baixa qualidade. \* =  $P < 0,05$ . \*\* =  $P < 0,01$ .

	<b>CARC</b>	<b>COR</b>	<b>FIG</b>	<b>RIM</b>	<b>PULM</b>	<b>EST</b>	<b>INT</b>
<b>CARC</b>	_____	-0,09	0,11	0,08	0,06	0,16	0,17
<b>COR</b>	-0,56	_____	-0,2	0,31	0,3	0,22	0,2
<b>FIG</b>	-0,24	-0,5	_____	-0,04	0,04	-0,23	0,4
<b>RIM</b>	-0,55	0,3	0,1	_____	0,36	0,44	0,2
<b>PULM</b>	-0,38	0,93**	-0,4	0,2	_____	0,06	-0,25
<b>EST</b>	-0,56	0,7*	-0,3	-0,2	0,6	_____	0,35
<b>INT</b>	-0,22	0,7*	-0,13	0,04	0,76*	0,3	_____

## LEGENDA DAS FIGURAS

**Figura 1** – Variação, em função do período de aclimatação, no peso (A), massa magra (B) e massa de lipídeos (C) de *Artibeus lituratus* expostos a dieta de baixa (□) e alta (■) qualidade. Valores expressos como médias  $\pm$  1 desvio padrão.

**Figura 2** – Média ( $\pm$  1 desvio padrão) da massa fresca dos órgãos de *Artibeus lituratus* após 90 dias de exposição a dietas de alta (■) e baixa qualidade (□) (n= 8 para ambos os grupos). Comparação entre a massa dos órgãos, feita através de uma ANCOVA com a massa da carcaça como covariável, demonstrou que, a exceção dos rins (P = 0,02), a massa dos demais órgãos não apresentou diferença entre os grupos (P > 0,05 para todas as comparações). A massa da carcaça não diferiu (ANCOVA, com massa corpórea como covariável: P > 0,05) entre os grupos mantidos em dietas de baixa (63,8  $\pm$  5,9 gramas) e alta qualidade (65,4  $\pm$  6,4). Consultar Tabela 3 para legenda dos órgãos.

Figura 1

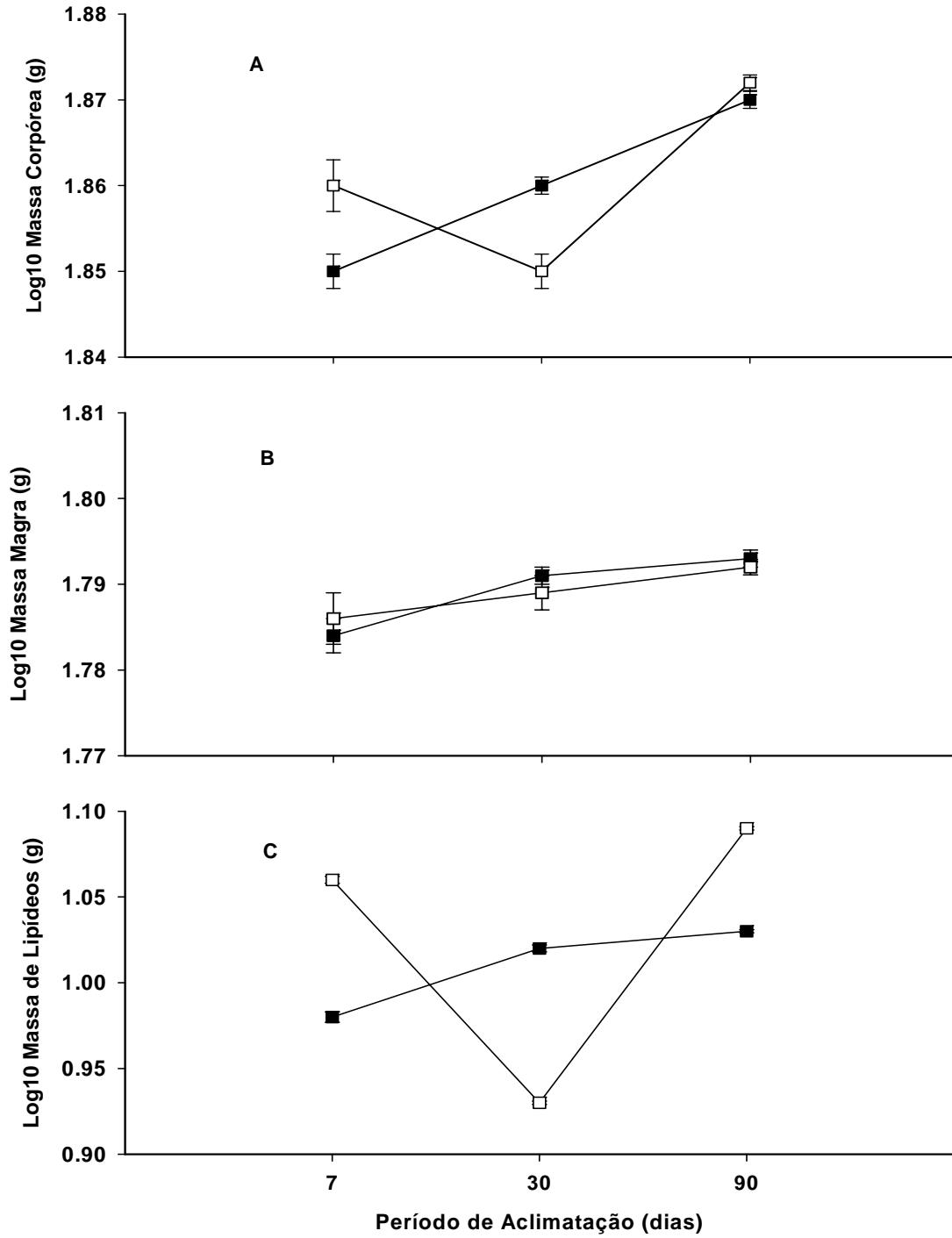
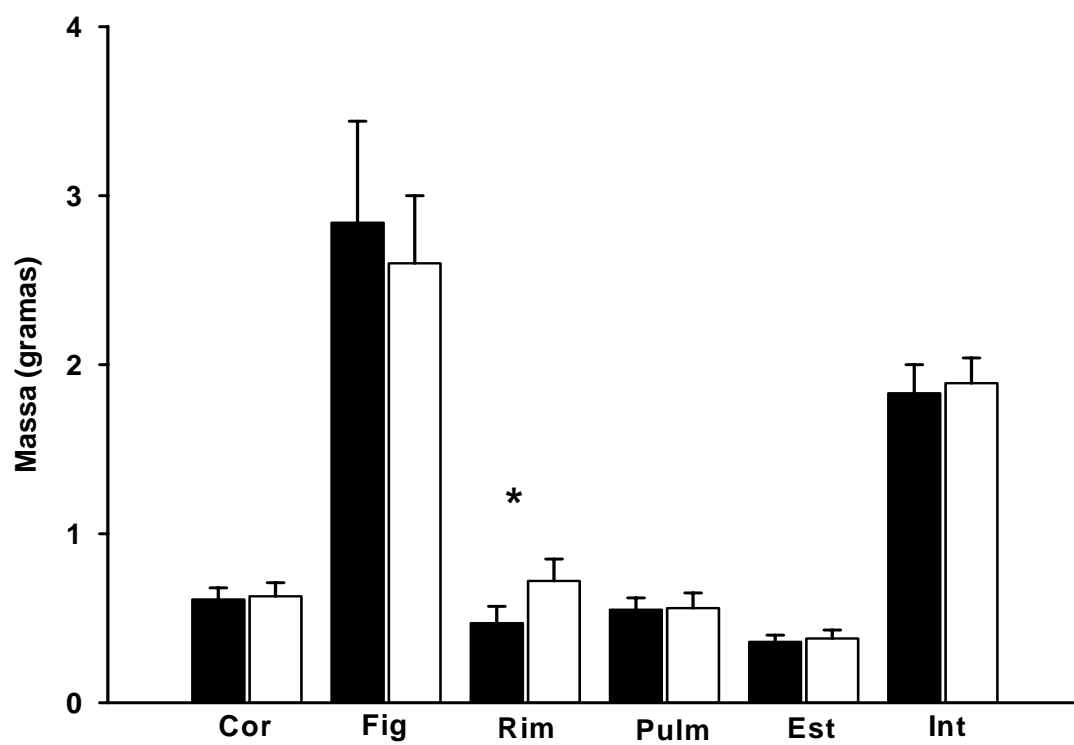


Figura 2



## **CAPITULO 3**

# **RESPOSTAS METABÓLICAS DE *Artibeus lituratus* (CHIROPTERA, PHYLLOSTOMIDAE) FRENTE À REDUÇÃO DA QUALIDADE DA DIETA.**

**Lye Otani**

**Departamento de Zoologia, IB, UNESP, CP 199, 13506-900 Rio Claro, SP,  
Brasil**

**Rio Claro - SP  
Outubro de 2006**

## RESUMO

A flexibilidade fenotípica dos órgãos internos e da condição corpórea é uma das possíveis estratégias utilizadas pelos animais para contornar a diminuição sazonal na qualidade e disponibilidade da dieta. Essa flexibilidade afeta de diferentes maneiras a taxa metabólica de repouso (TMB) desses animais. Devido à suposta ligação funcional entre a TMB e a capacidade termogênica (CT), sugerida pelo modelo da capacidade aeróbica, acredita-se que a qualidade da dieta também possa afetar a CT. O principal objetivo desse trabalho foi analisar como a qualidade da dieta e o tempo de aclimação influenciam a TMB e a CT do morcego frugívoro *Artibeus lituratus* tendo em vista a influência da flexibilidade fenotípica dos órgãos viscerais e da condição corpórea apresentados nos capítulos anteriores sobre esses parâmetros metabólicos. A TMB e a CT de dois grupos de 8 indivíduos machos adultos não-reprodutivos foram quantificadas em três períodos de aclimação (7, 30 e 90 dias) a dietas de diferentes teores de fibras. Ambos os grupos apresentaram uma diminuição significativa na TMB e CT ao longo dos períodos de aclimação, porém os morcegos sob dieta de baixa qualidade apresentaram maiores TMB e CT. Apesar de não haver relação entre a TMB e a massa dos órgãos viscerais, é possível que esses órgãos tenham uma maior atividade enzimática em morcegos sob dieta de baixa qualidade, acarretando nessa diferença na TMB. A interação positiva entre a CT e a massa lipídica sugere que ambos os grupos recorrem a termogênese sem tremor, desenvolvida principalmente pelo tecido adiposo marrom. No entanto, como indivíduos sob

dieta de baixa qualidade apresentaram uma correlação positiva entre a CT e a massa magra, é possível que estes morcegos associem a termogênese com tremor e sem tremor para manter sua temperatura corpórea elevada. O fato de a TMB e a CT não se apresentarem correlacionadas e serem influenciadas por componentes corpóreos diferentes, conclui-se que não existe uma ligação funcional entre a TMB e a CT para esta espécie de morcego frugívoro.

**Palavras-chave:** *Artibeus lituratus*, qualidade da dieta, taxa metabólica basal, capacidade termogênica, condição corpórea; massa dos órgãos.

## **ABSTRACT**

The phenotypic flexibility of visceral organs and body condition can be included in the strategies employed by some animals to deal with seasonal diet quality and availability decrease. This flexibility affects in various ways the basal metabolic rate of these animals. Because of the suggested functional link, given by the aerobic capacity model, between basal metabolism and thermogenic capacity, it is believed that food composition may directly affect the thermogenic capacity. The main aim of the present study was to analyze how the diet quality and acclimation period could affect the basal metabolic rate and thermogenic capacity of the frugivorous bat *Artibeus lituratus*, considering the influence of the phenotypic flexibility of the internal organs and body condition, explained in previous chapters, on these metabolics parameters. The basal metabolic rate and thermogenic capacities of two groups of eight non-reproductive adult male bats were quantified under three acclimation periods (7, 30 and 90 days) with diets containing different fiber concentrations. Both groups showed a significant decrease in both thermogenic capacity and basal metabolic rate during the acclimation periods, although bats fed on low fiber concentration diet presented higher ranks. Despite the relationship between basal metabolic rate and visceral organs mass, it is possible that the internal organs have a greater enzymatic activity in bats that fed on low quality food, which would cause such alterations on basal metabolism. The positive correlation between thermogenic capacity and adipose mass indicates that both bat groups on non-shivering heat production, mainly produced by the brown adipose tissue. However, as individuals on low quality diet exhibited positive correlation between thermogenic capacity and lean mass, it is possible that these bats are combining both shivering and non-shivering heat production in order to keep their body temperatures elevated. Based on the fact that basal metabolic rate and thermogenic capacity are uncorrelated, and are also affected by different body components, we consider that there is no functional link between the former factors for this bat species.

**Key-words:** *Artibeus lituratus*, diet quality, basal metabolic rate, thermogenic capacity, body condition; organs mass.

## INTRODUÇÃO

As relações energéticas são utilizadas como base de teorias ecológicas para explicar a diversidade de história de vida observada dentre os vertebrados (MCNAB, 2002), principalmente para os organismos endotérmicos, pois o gasto energético para manter sua temperatura corpórea ( $T_c$ ) elevada independentemente da temperatura ambiental é extremamente alto (MCNAB, 1969, 2001, 2002; SPEAKMAN, 2000). São diversas as vantagens da endotermia, no entanto, para manter a constante produção de calor, esses animais devem manter constante o aporte de energia. A quantidade de energia que o animal consegue obter a partir do alimento está relacionada com a composição do alimento e com a capacidade digestiva e metabólica do animal (ROBINS, 1993, BATZLI *et al.*, 1994). Independentemente de fatores ambientais extrínsecos, a redução na quantidade de energia disponível e/ou na composição química da dieta afeta a manutenção da homeostase energética e, portanto, pode limitar a performance e, de forma indireta, a aptidão dos organismos (SPEAKMAN, 2000; MCNAB, 2002).

O metabolismo energético de um animal é estimado através de taxas metabólicas, sendo que a taxa metabólica basal (TMB) representa o gasto energético para funcionamento básico de um organismo (MCNAB, 1997, 2002). A TMB é definida como o gasto energético de um animal endotérmico adulto e não-reprodutivo, na zona de neutralidade térmica e em condições normotérmicas, num estado pós-absortivo, durante seu período de inatividade. Análises interespecíficas demonstram que, apesar de padronizada, a TMB apresenta extrema variabilidade, sendo que diferenças na massa ( $M_c$ ) e na  $T_c$  podem responder por até 90% desta variação (MCNAB, 2002). Entretanto, quando os efeitos da  $T_c$  e  $M_c$  são controlados ainda observa-se uma variação residual, a qual pode atingir até 400% (LOVEGROVE, 2000; TIELEMAN & WILLIAMS, 2000; WHITE & SEYMOUR, 2003). Alguns autores afirmam que os fatores filogenéticos são os principais causadores dessa variabilidade residual (e.g. HAYSSEN & LACY, 1985; ELGAR & HARVEY, 1987; BENNETT & HARVEY, 1987), ao passo que outros a associam a fatores ecológicos, principalmente hábitos alimentares e fatores climáticos, independentes da

filogenia (MCNAB, 2002; LOVEGROVE, 2003; THOMPSON, 1992). Dentro dessa linha de raciocínio, o fator mais citado como responsável pela variabilidade na TMB é a dieta (HAYSEN & LACY, 1985; ELGAR & HARVEY, 1987; MCNAB, 1986, 2002). Essa associação pressupõe uma evolução correlacionada entre dieta e TMB, de maneira que as dietas livres de agentes químicos e/ou que estariam disponíveis ao longo do ano são consideradas de fácil digestão e associadas a altas TMB (MCNAB, 1986, 1992, 2002). Dentro dessa perspectiva, análises interespecíficas têm utilizado essas premissas para entender como a qualidade da dieta afeta o metabolismo dos animais endotérmicos sob a escala de tempo ecológica (VELOSO & BOZINOVIC, 1993, 2000; GELUSO & HAYES, 1999; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004).

A diminuição sazonal da qualidade de recursos, um dos principais problemas em um ambiente natural, força os animais a desenvolverem diversos tipos de mecanismos para sobreviver a esses períodos (NAGY & NEGUS, 1993; ROBBINS, 1993; SPEAKMAN, 2000). Animais que não recorrem à migração nem à depressão metabólica (hibernação e torpor) podem utilizar respostas comportamentais e/ou morfofisiológicas. A hipótese de resposta de processos integrados (RPI) sugere que pequenos mamíferos sob dietas de baixa qualidade apresentam ajustes nos processos de ingestão e digestão (BATZLI *et al.*, 1994; YOUNG-OWL & BATZLI, 1998). Assim, segundo essa hipótese, os animais sob dieta de baixa qualidade aumentam a quantidade de alimento ingerido, o que acarreta em uma diminuição na digestibilidade, e em paralelo um aumento no tamanho e estrutura do aparelho gastrointestinal (BATZLI *et al.*, 1994; GELUSO & HAYES, 1999; DERTING & HORNUNG, 2003; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004, capítulo 1).

Além da RPI, os animais ainda podem recorrer a variações reversíveis em outros órgãos viscerais associados ao processamento e distribuição de energia (coração, fígado, pulmões, rins, etc) ou nos órgãos e tecidos periféricos, onde a energia efetivamente é utilizada (CHAPPELL *et al.*, 1999; HAMMOND *et al.*, 2001; NESPOLO *et al.*, 2002; TIELEMAN *et al.*, 2003; DERTING & HORNUNG, 2003; BACIGALUPE *et al.*, 2004). Inúmeros trabalhos apresentam tanto a variação na massa dos órgãos viscerais quanto à utilização

das reservas energéticas como exemplos da flexibilidade fenotípica utilizada pelos animais quando deparados com aumento na demanda metabólica e/ou redução na qualidade da dieta (e.g. WEINER, 1992; GELUSO & HAYES, 1999; HAMMOND *et al.*, 2001; DERTING & HORNUNG, 2003; PIERCE & MCWILLIAMS, 2004; SPEAKMAN & KRÓL, 2005). A plasticidade fenotípica dos órgãos viscerais possibilita a manutenção do orçamento de energia de animais endotérmicos diante da redução na quantidade de energia disponível (WEINER, 1992; GELUSO & HAYES, 1999; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004; SPEAKMAN & KRÓL, 2005, capítulo 2), ao passo que as alterações da condição corpórea, associada à utilização dos tecidos musculares e adiposos como reserva energética, possibilita os animais contrabalançar alterações no orçamento de energia (POND, 1978; ROBBINS, 1993; BACHMAN, 1994; VOLTURA & WUNDER, 1998; GELUSO & HAYES, 1999; DERTING & HORNUNG, 2003; capítulo 2).

A RPI juntamente com a plasticidade fenotípica dos órgãos viscerais podem acarretar em alterações no metabolismo dos animais, uma vez que estes órgãos são metabolicamente mais ativos, requerendo assim um maior gasto energético para suas manutenções (DAAN *et al.*, 1990; SCOTT *et al.*, 1996; SPEAKMAN, 2000; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Alguns trabalhos registraram que o aumento da TMB com a queda na qualidade da dieta está associado ao aumento na capacidade dos órgãos viscerais (DAAN *et al.*, 1990; CHAPPELL *et al.*, 1999; SPEAKMAN, 2000; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Por outro lado, outros trabalhos verificaram que, em condições similares, alguns animais podem recorrer à redução na TMB, permitindo ajustar as necessidades diárias de energia em face da redução na qualidade da dieta (VELOSO & BOZINOVIC, 1993, 2000; CORK, 1994; BOZINOVIC, 1995; BOZINOVIC & NOVOA, 1997; KOTEJA, 1996; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Além desses dois grupos, alguns trabalhos reportam a não alteração da TMB, a qual é explicada por uma solução de compromisso na alocação de energia entre os diferentes órgãos viscerais e a composição corpórea (BATZLI *et al.*, 1994; GELUSO & HAYES, 1999; DERTING & HORNUNG, 2003; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Aparentemente, a alocação da energia entre os

órgãos viscerais, que tendem a aumentar, e as reservas energéticas, que tendem a diminuir sob dietas de baixa qualidade, pode levar a não alteração da TMB (GELUSO & HAYES, 1999).

Além da TMB, outros componentes do orçamento de energia também podem ser afetados pela qualidade da dieta, principalmente a capacidade termogênica (CT) (MCNAB 2002). Segundo o modelo da capacidade aeróbica, a evolução da endotermia é associada a um aumento nos custos basais de manutenção, sugerindo uma ligação funcional entre a TMB e a CT. Dessa maneira, espera-se que qualquer fator que afete a TMB (p. ex. dieta) possa ter um efeito indireto sobre a CT (HAYES & GARLAND, 1995). Todavia, os poucos estudos que foram conduzidos sob este enfoque observaram que animais expostos a dietas de baixa qualidade apresentaram uma redução na CT, porém sua TMB manteve-se invariável (BOZINOVIC & NOVOA, 1997; MCLISTER *et al.*, 2004).

Dentro dessa perspectiva, o presente trabalho procurou analisar, sob um contexto intra-específico, os potenciais efeitos da qualidade da dieta sobre a TMB e a CT, tendo o morcego frugívoro *Artibeus lituratus* como espécie modelo. A grande diversidade de hábitos alimentares da ordem Chiroptera, em especial da família Phyllostomidae, é considerada fundamental para a evolução de atributos ecológicos, comportamentais e fisiológicos do grupo (FREEMAN, 2000; CRUZ-NETO & JONES, 2005). Tal característica torna esses morcegos organismos ideais para análises sobre a relação da dieta e o metabolismo energético (MCNAB, 1986, 1992), no entanto raros são os estudos realizados relacionando a qualidade da dieta com a flexibilidade fenotípica da composição corpórea em morcegos (CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Em estudos prévios (capítulo 1 e 2), foi verificado que aclimação de *A. lituratus* à dieta de baixa qualidade por um período de 3 meses ocasionou um aumento da ingestão alimentar, da produção de ejetas e excretas, da digestibilidade de matéria seca e de energia, além da energia metabolizável, em função da redução na qualidade da dieta (ver capítulo 1). O tempo de aclimação influenciou na massa lipídica (ML) dos morcegos sob dieta de baixa qualidade, de modo que esta espécie inicialmente recorre à utilização das reservas

energéticas, principalmente da ML. Tendo em vista as diferenças na composição corpórea entre os morcegos sob os diferentes tipos de dietas, os objetivos deste estudo foram (1) verificar qual o tipo de estratégia metabólica *A. lituratus* utiliza quando deparado com a queda na qualidade da dieta (i.e. aumento do teor de fibra); (2) avaliar se a eficiência digestiva influencia na amplitude da TMB e CT; (3) verificar como as massas dos diferentes órgãos viscerais contribuem na TMB e CT; (4) analisar como a condição corpórea influencia na TMB e CT.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

Protocolos gerais - Indivíduos adultos, machos de *A. lituratus* foram coletados com redes de neblina nas dependências do Campus da UNESP, Bela Vista, Município de Rio Claro, SP (22°23'S, 47°32'W). Como ao final dos experimentos os morcegos foram sacrificados para a análise da composição corpórea, o tamanho da amostra foi definida em 16 espécimes, de modo que tanto as análises estatísticas quanto a população da espécie do Campus não foram comprometidas. As coletas foram realizadas nas duas primeiras semanas de Outubro (meados da primavera) e os experimentos se estenderam até Fevereiro (meados do verão). Após as coletas os indivíduos foram mantidos em um viveiro (3 x 3 x 4) m ao ar livre nas dependências do Instituto de Biociências, UNESP, Campus de Rio Claro. Durante 10 dias após a captura, os animais foram alimentados com mamão-formosa, banana-nanica e suplemento vitamínico (Aminomix pet - vetnil). Após este período, os animais foram separados aleatoriamente em dois grupos de oito indivíduos, sendo cada grupo alimentado com um tipo de dieta artificial por um período adicional de 3 meses. A composição química das dietas oferecidas aos morcegos encontra-se detalhada no Capítulo 1. Em termos de energia bruta as dietas são isocalóricas (alta qualidade: 4,27 kcal/g; baixa qualidade: 4,41 kcal/g – ver Tabela 1 do Capítulo 1), mas a diferença de mais de 100% no teor de fibras (bruta, detergentes ácidos e neutras) implica que a energia efetivamente disponível deva ser substancialmente diferente entre a dieta de alta e baixa qualidade. Apesar da dieta de alta qualidade ter menores quantidades de proteína e

lipídeos, a sua proporção de carboidratos, que é a principal fonte energética das frutas naturais normalmente consumidas por morcegos frugívoros (MORRISON, 1978; THOMAS, 1984; MARTINEZ DEL RIO, 1994), é substancialmente maior do que a presente na dieta de baixa qualidade.

Uma semana antes da quantificação da TMB e CT, os morcegos foram transferidos para gaiolas individuais em uma sala de temperatura controlada a  $26^{\circ}\text{C} \pm 1,0^{\circ}\text{C}$ . Três dias antes da quantificação da TMB foram realizados os experimentos de digestibilidade (descritos no Capítulo 1). A quantificação da CT foi realizada dois dias após a quantificação da TMB para ambos os grupos. Após a quantificação da CT, os morcegos foram novamente colocados no viveiro, porém continuaram a serem alimentados com as dietas artificiais. Por fim, estes mesmos procedimentos foram repetidos 30 e 90 dias após o início da alimentação com dietas artificiais.

Quantificação da Taxa Metabólica – A quantificação TMB em condições naturais é delicada devido a sua rígida definição (BARTHOLOMEW, 1982; BOILY, 2002; CRUZ-NETO *et al.*, 2003). Cruz-Neto & Bozinovic (2004) expõem ainda que a TMB não possa ser quantificada em laboratório e utiliza em sua revisão tanto dados da TMB quanto da taxa metabólica de repouso (TMR), a qual requer apenas que o animal esteja em seu período de inatividade e em sua zona de neutralidade térmica (SPEAKMAN *et al.*, 2003, 2004). Desta mesma maneira, apesar dos morcegos utilizados no presente trabalho não estarem em seu período não-reprodutivo, considerou-se a taxa metabólica quantificada em repouso e na zona de neutralidade térmica como sendo equivalente a TMB, principalmente porque todos os indivíduos utilizados eram machos coletados nas mesmas condições ambientais.

A TMB foi aferida indiretamente através do consumo de oxigênio ( $\text{VO}_2$ ). Todas as medidas foram realizadas a  $27^{\circ}\text{C}$ , temperatura dentro da zona de neutralidade térmica de *A. lituratus* (CRUZ-NETO & JONES, 2005). Essas medidas foram realizadas no período pós-absortivo e de inatividade, entre 10:00 e 18:00 horas, 12 horas após a última alimentação. Foram considerados apenas os animais que mantiveram a  $T_c$  em níveis normotérmicos durante os

experimentos, condição aferida medindo-se a Tc com um termopar inserido a 1 cm no ânus após o final dos experimentos.

Quatro animais de cada vez foram colocados individualmente em respirômetros de PVC de 1000ml, os quais foram mantidos em estufa de temperatura controlada a 27°C. Ar comprimido foi enviado, através de um tubo contendo ascarite e dois com sílica gel para completa remoção de CO<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>O respectivamente, para um divisor de fluxo ("manifold" - Sable Systems) e posteriormente as diferentes correntes foram enviadas aos respirômetros. Um dos respirômetros serviu como fonte de referência (linha de base) para calibração do analisador de O<sub>2</sub> durante as leituras. O ar que saía dos respirômetros era enviado a um segundo equipamento (Sable Systems Multiplexer), que selecionava qual dos fluxos era direcionado ao analisador de O<sub>2</sub> (Sable Systems FC-1). O fluxo de cada respirômetro foi periodicamente averiguado com um fluxímetro manual (Cole-Palmer) e mantido entre 700-900 ml/min. Um computador equipado com uma interface A/D (UI-2, Sable System, Henderson, USA), e controlado por um software (Datacan V. 5, Sable System, Henderson, USA) regulava qual fluxo seria enviado ao analisador, além de ler e arquivar os dados da saída do analisador. O programa, ao selecionar os controles de saída, permite amostrar de forma contínua e seqüencial o fluxo de ar de cada respirômetro.

No protocolo adotado, o respirômetro de controle foi lido por 10 minutos, a cada registro, antes e depois de executar a leitura dos respirômetros que continham os animais. Cada indivíduo teve seu metabolismo registrado em 4 corridas seqüenciais de 20 minutos cada. Portanto, todo o experimento teve duração de 400 minutos e cada animal teve sua TMB aferida por 80 minutos. A primeira leitura de cada animal foi excluída devido a possíveis alterações metabólicas decorrentes do manuseio. Dessa maneira, a partir das últimas três leituras foram calculadas as taxas metabólicas com base nas equações de WITHERS (1977) e expressa em mlO<sub>2</sub>.g<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>, entretanto, para análises posteriores, os valores das taxas metabólicas foram convertidos em termos absolutos, sendo expressos em mlO<sub>2</sub>.h<sup>-1</sup>. Tomando como definição que a TMB representa o menor gasto energético de um animal endotérmico, a TMB dos

indivíduos foi considerada como sendo o menor valor dentre as três leituras realizadas (MCNAB, 1997, 2002).

A quantificação da CT foi realizada com o mesmo sistema e procedimento descrito acima. As únicas diferenças foram a temperatura experimental, que neste caso foi fixada em 5°C, o fluxo de ar, mantido entre 1000 e 1400ml/min, e o número de registros, o qual foi reduzido a apenas 3 leituras de 20 minutos para cada animal. A CT também foi calculada com base nas equações de WITHERS (1977) e expressa em  $\text{mlO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ , posteriormente esses valores foram absolutos e expressos em  $\text{mlO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$ . Novamente, excluiu-se a primeira leitura de todos os animais, entretanto, de maneira diferente a TMB, a CT foi considerada como sendo o valor obtido na última leitura. Tal procedimento foi adotado, pois a maioria dos animais apresentou um menor coeficiente de variação nesta leitura, o que indica menores incidências de picos de atividade. Além disso, como a medição da Tc foi realizada logo após esta última leitura, o tempo entre esta leitura e a medição da Tc obtido foi menor, inferindo dessa maneira um menor erro na Tc mantida durante a quantificação do consumo de oxigênio.

Análise dos Dados - Primeiramente, todos os dados foram transformados em log na base 10. Para averiguar quais os principais fatores que influenciam na TMB e CT, foi utilizado o Modelo Linear Geral (GML). Dentro desse modelo, as variáveis dependentes foram a TMB e a CT, as variáveis contínuas foram Tc, massa magra (MM) e ML e as categóricas foram tipo de dieta e período de aclimatação. Apesar de inúmeros trabalhos demonstrarem a influência da massa corpórea (MC) sobre o metabolismo de animais endotérmicos (MCNAB, 2002), Scott & Evans (1992) observaram que o tecido adiposo é metabolicamente menos ativo do que a massa muscular, sugerindo que a MM seria melhor preditor da TMB do que a MC. Por outro lado, Scott *et al.* (1996) verificaram que a TMB é influenciada tanto pela ML quanto pela MM. Como não existem trabalhos relacionando a MM e a ML com a TMB em morcegos, optou-se por utilizar a ML e MM ao invés da MC como componente preditor da variação na TMB.

O modelo foi analisado com todos os principais fatores e todas as interações de segunda e terceira ordem. Em seguida, as interações não significativas ( $\alpha = 0,05$ ) foram removidas seqüencialmente, começando sempre com a interação com maior valor de P. A cada vez que uma interação era retirada, o modelo era novamente calculado sem a presença daquela interação. Esse procedimento foi repetido até que todas as interações não significativas fossem excluídas do modelo. O modelo linear geral final contém o efeito de todas as variáveis isoladas, e todas as interações de primeira e segunda ordem significantes. As interações entre variáveis contínuas e categóricas significativas foram analisadas separadamente através de regressões lineares. Essas regressões foram realizadas entre a variável dependente e a contínua para cada nível da variável categórica (GETZ *et al.*, 2005).

As correlações de Pearson foram utilizadas para verificar a relação entre os parâmetros metabólicos e a eficiência digestória. Para estas análises os dados foram separados por períodos de aclimatação e qualidade da dieta por três motivos: 1) evitar pseudoreplicação, isto é, evitar usar medidas sucessivas dos mesmos indivíduos como se fossem pontos independentes na análise; 2) os resultados das análises estatísticas realizadas nos capítulos 1 e 2 mostraram efeitos variados do tempo de aclimatação sobre os parâmetros morfológicos e digestórios; 3) análises prévias demonstraram diferenças significativas entre os grupos de dietas de alta e baixa qualidade tanto na TMB quanto na CT. Nas correlações realizadas entre a TMB e a CT foram utilizados os resíduos provenientes de regressões lineares múltiplas entre a variável metabólica e os fatores que os influenciaram, de acordo com o GLM obtido. Para as correlações entre os parâmetros metabólicos e os órgãos viscerais foram utilizados os resíduos obtidos das regressões lineares entre a massa desses órgãos e a massa da carcaça como variáveis independentes e o resíduo dos parâmetros metabólicos (TMB e CT) e o peso como variáveis dependentes.

Todos os testes seguiram Zar (1999) e foram conduzidos com o módulo GLM do programa Statistica v. 6.0 (STAT-SOFT, 2000). Um nível de 0,05 foi

usado para se determinar a significância das diferenças e das relações observadas.

## RESULTADOS

Taxa Metabólica Basal e Capacidade Termogênica – O GLM mostrou que apenas a qualidade da dieta, período de aclimatação e Tc influenciam a TMB (Tabela 1). Quanto maior a Tc maior a TMB (Figura 1A). Os morcegos alimentados com dieta de baixa qualidade apresentaram TMB maiores que morcegos sob dieta de alta qualidade (Figura 1B). Ao analisar a diferença entre os períodos, observou-se que entre 7 e 30 dias a TMB manteve-se constante, apresentando uma considerável diminuição após 90 dias de aclimatação (Figura 1C).

A CT apresentou-se influenciada pela ML, qualidade da dieta e pelo tempo de aclimatação (Tabela 1). Mas, ao contrário da TMB, a CT também é influenciada pela interação entre o período de aclimatação e a Tc e pela interação entre a qualidade da dieta e a MM. A ML influencia de modo positivo a CT, de modo que quanto maior a ML maior a CT independente da qualidade da dieta e do tempo de aclimatação (Figura 2A). Assim como para a TMB, os morcegos alimentados com dieta de baixa qualidade apresentaram maiores CT que os sob dieta de alta qualidade (Figura 2B). No entanto, analisando a influência do tempo de aclimatação observa-se que a CT diminui após apenas 30 dias de aclimatação, mantendo-se constante após 90 dias (Figura 2C).

Analisando a influência da interação entre a Tc e o tempo de aclimatação detalhadamente (Figura 3), observou-se que regressão linear entre a Tc e a CT só é marginalmente significativa após 30 dias de aclimatação ( $R^2 = 0,234$ ;  $F = 4,27$ ;  $P = 0,057$ ), enquanto que após 7 dias ( $R^2 = 0,142$ ;  $F = 2,32$ ;  $P = 0,15$ ) e 90 dias ( $R^2 = 0,2$ ,  $F = 3,51$ ;  $P = 0,082$ ) não houve interação. Para a interação entre a MM e a qualidade da dieta (Figura 4), observou-se que a MM influencia positivamente a CT nos morcegos alimentados com dieta de baixa qualidade ( $R^2 = 0,486$ ,  $F = 20,8$ ;  $P = 0,0002$ ), enquanto que para morcegos mantidos em dieta de alta qualidade essa relação não foi significativa ( $R^2 = 0,077$ ,  $F = 1,83$ ;  $P = 0,19$ ).

O escopo termogênico (ET), calculado como sendo a razão entre CT e TMB (HINDS *et al.*, 1993; BISHOP, 1999), apresentou-se influenciado apenas pela interação entre a qualidade da dieta e a ML. No entanto, analisando separadamente o efeito da ML sobre o ET, não houve relação significativa entre esses dois fatores tanto para os animais mantidos sob dieta de baixa qualidade ( $R^2 = 0,02$ ;  $F = 0,56$ ;  $P = 0,46$ ) quanto sob dieta de alta qualidade ( $R^2 = 0,047$ ;  $F = 1,10$ ;  $P = 0,31$ ).

Para analisar a ligação entre a TMB e a CT foram realizadas correlações de Pearson. Todavia, como cada variável é influenciada por diferentes variáveis, as correlações foram realizadas utilizando resíduos. Para o cálculo dos resíduos para a TMB foi utilizada uma regressão linear cuja variável dependente é a TMB e a independente a Tc. Os resíduos para a CT foram calculados a partir de uma regressão linear múltipla entre a CT, variável dependente, e a ML, a MM e a Tc, como variáveis independentes. De acordo com essas correlações não foram observadas nenhuma interação significativas (7 Dias – Alta:  $R = -0,097$ ;  $P = 0,820$ ; 30 Dias – Alta:  $R = 0,833$ ;  $P = 0,080$ ; 90 Dias – Alta:  $R = 0,573$ ;  $P = 0,137$ ; 7 Dias – Baixa:  $R = -0,541$ ;  $P = 0,166$ ; 30 Dias – Baixa:  $R = -0,0848$ ;  $P = 0,842$ ; 90 Dias – Baixa:  $R = 0,267$ ;  $P = 0,523$ ).

Metabolismo, Eficiência Digestiva e Composição Corpórea - Analisando as interações entre a eficiência digestiva e os parâmetros metabólicos, observou-se que a TMB apresenta uma correlação significativa apenas com a digestibilidade de matéria seca e de energia após 30 dias de aclimação à dieta de alta qualidade, não apresentando nenhuma correlação com quantidade de energia metabolizável ingerida (Tabela 2). Todavia, a CT não apresenta correlação com nenhum dos parâmetros de eficiência digestiva, independentemente da qualidade da dieta e do tempo de aclimação (Tabela 2). Por fim, a massa dos órgãos viscerais não influenciou na variabilidade da TMB e CT em *A. lituratus* (Tabela 3).

## DISCUSSÃO

O efeito da qualidade da dieta pode trazer diferentes respostas metabólicas pelo organismo (CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Para manter o balanço energético em dietas de baixa qualidade, os animais têm algumas opções, todas elas relacionadas a variações na TMB. Tendo como base a suposição de que a TMB está correlacionada com as taxas diárias de dispêndio de energia (DAAN *et al.*, 1990), um organismo pode diminuir sua TMB com a redução na qualidade dos recursos disponíveis, reduzindo conseqüentemente seu requerimento diário de energia. Esta resposta foi observada em diversos estudos com mamíferos (DAAN *et al.*, 1990; CORK, 1994; BOZINOVIC, 1995; KOTEJA, 1996; BOZINOVIC & NOVOA, 1997). No entanto, esta não é a única estratégia factível (CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). O aumento na TMB em animais restritos a dietas de baixa qualidade já foi observado em outros animais, e nestes trabalhos esta resposta é freqüentemente associada ao aumento dos órgãos responsáveis pelo processamento e assimilação do alimento (DAAN *et al.*, 1990; GELUSO & HAYES, 1999; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004; ver capítulo 1 e 2), pois estes são metabolicamente mais ativos (HULBERT & ELSE, 1981; MEERLO *et al.*, 1997; BURNESSE *et al.*, 1998). Por outro lado, o modo como a alteração da massa dos órgãos viscerais e da condição corpórea (MM e ML) atua sobre TMB pode apresentar diferentes conseqüências metabólicas.

A resposta na TMB depende da natureza da alteração dos órgãos, da extensão pela qual essas alterações são metabolicamente dispendiosas e das relações de compromissos entre estes custos energéticos (GELUSO & HAYES, 1999; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Poucos trabalhos foram realizados de modo semelhante ao presente estudo (GELUSO & HAYES, 1999; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Geluso & Hayes (1999) analisaram a influência das alterações na composição corpórea sobre a TMB da ave *Sturnus vulgaris* (Passeriformes, Sturnidae). Nesse estudo, essa espécie apresentou um significativo aumento na ingestão alimentar e na alteração da massa do fígado, aparelho gastrointestinal e moela, enquanto os indivíduos sob dieta de alta qualidade terem apresentado uma maior massa muscular (GELUSO & HAYES,

1999). No entanto não foram detectadas alterações na TMB dessa ave, fato explicado pela alocação da energia gasta entre órgãos viscerais e estruturais mantendo constante o gasto energético, isto é, o aumento do gasto energético causado pelo aumento no tamanho dos órgãos viscerais foi compensado devido à diminuição da energia gasta pela massa muscular (GELUSO & HAYES, 1999).

O único trabalho que analisou o efeito da qualidade da dieta sobre a TMB e composição corpórea em morcegos foi realizado por Cruz-Neto & Bozinovic (2004). Esses autores registraram maiores TMB em *Desmodus rotundus* (Chiroptera, Phyllostomidae) expostos a dietas de baixa qualidade por 30 dias em relação aos valores de controle. Neste caso, as maiores TMBs estavam relacionadas com maiores massas do fígado e rins, não apresentando nenhuma correlação com o tamanho do aparelho gastrointestinal. Além disso, esses autores não observaram nenhuma relação entre a massa muscular e a TMB, e conseqüentemente nenhuma relação de compromisso também, o que explica a maior TMB observada nos indivíduos sob dieta de baixa qualidade. Os resultados obtidos no presente trabalho mostraram que *A. lituratus* também apresenta uma maior TMB quando alimentados com dietas de baixa qualidade do que quando alimentados com dietas de alta qualidade, independentemente do tempo de aclimação. Todavia, essa diferença na TMB não está relacionada à massa dos órgãos nem à condição corpórea.

Os ajustes metabólicos dos órgãos podem ocorrer independentemente da alteração na massa dos órgãos (VÉZINA & MCWILLIAMS, 2005). Possivelmente, *A. lituratus* quando deparados com a queda na qualidade da dieta consiga aumentar o nível de atividade dos órgãos internos, favorecendo o melhor aproveitamento energético do alimento, e conseqüentemente levando ao aumento do gasto metabólico desses órgãos, acarretando no aumento da TMB. Vézina & McWilliams (2005) analisaram os ajustes metabólicos de quatro órgãos (músculos peitorais, coração, rim e fígado) em *S. vulgaris* durante a época reprodutiva. Segundo esses autores, um determinado órgão pode apresentar diferentes taxas metabólicas em diferentes épocas, e assim, sua

relação com a TMB pode ser aparente em apenas determinados períodos do ciclo do animal.

Devido à ligação funcional entre a TMB e a CT, segundo o modelo da capacidade aeróbica para a evolução da endotermia (HAYES & GARLAND, 1995; MCNAB, 2002; SADOWSKA *et al.*, 2005), alguns trabalhos postulam que as diferenças na qualidade de dietas podem influenciar outros componentes do dispêndio de energia, como a CT, independentemente de sua atuação sobre a TMB (CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004). Os efeitos sobre a TMB, nestes casos, são indiretos e a sua magnitude depende da inter-relação entre os diferentes mecanismos de compensação (BOZINOVIC & NOVOA, 1997; CRUZ-NETO & BOZINOVIC, 2004; MCLISTER *et al.*, 2004). Todavia, alguns trabalhos ainda questionam a validade desse modelo, colocando em destaque a correlação entre a TMB e a CT (ANGILLETTA & SEARS, 2003; FARMER, 2003; GOMES *et al.*, 2004; KOTEJA, 2004). Koteja (1986) analisou a relação entre as taxas metabólicas máxima e basal em 18 espécies de mamíferos. Apesar de a taxa metabólica máxima ter sido quantificada através de atividade física, esse autor não observou correlação positiva entre esses parâmetros metabólicos quando a massa corpórea é controlada. Esses resultados podem ser explicados pelo fato de que a TMB é fortemente relacionada com a atividade metabólica dos órgãos viscerais (HULBERT & ELSE, 1981; MEERLO *et al.*, 1997; BURNESSE *et al.*, 1998) enquanto a CT é relacionada à massa muscular (CHAPPELL *et al.*, 1999; MCNAB, 2002).

Em morcegos, essa ausência de correlação é evidenciada pelo alto custo metabólico do voo e TMBs relativamente baixas (KOTEJA, 1986; HAYSSEN & LACY, 1985). Para *A. lituratus* não foram observadas correlações entre a TMB e a CT em nenhum momento, tanto para os animais mantidos sob dieta de baixa quanto alta qualidade. Apesar da baixa amostragem obtida neste estudo, os resultados aqui obtidos evidenciam que não existe uma ligação funcional entre a TMB e a CT para essa espécie de morcego frugívoro, principalmente porque cada variável metabólica é influenciada por diferentes componentes. Enquanto a TMB é influenciada somente pela  $T_c$ , a CT

apresenta-se ligada a ML, MM e Tc dependendo do tempo de aclimação e da qualidade da dieta.

A CT em *A. lituratus* não apresentou correlação com os órgãos viscerais, porém mostrou-se fortemente relacionada com a ML. Além disso, sua relação com a MM mostrou-se dependente do tipo de dieta, isto é, essa interação só foi significativa para os indivíduos mantidos sob dieta de baixa qualidade. Em diversas espécies de mamíferos, quando aclimatadas ao frio, a principal fonte de calor metabólico é proveniente do tecido adiposo marrom, o qual é dedicado exclusivamente para a termoregulação (DEVECI & EGGINTON, 2002; MCNAB, 2002; ROSE & IKONOMOPOULOU, 2005). Apesar de *A. lituratus* não ter sido aclimatado a baixas temperaturas, pois os experimentos foram realizados durante o final da primavera e início do verão, a relação entre a ML e CT pode sugerir que os indivíduos com maiores ML apresentam maiores tecidos adiposo marrom e conseqüentemente maior CT. Porém, é válido lembrar que os métodos utilizados para a quantificação da ML não determinam o tipo de tecido adiposo, portanto não se pode determinar a quantidade de tecido adiposo marrom em cada indivíduo e sua relação com a qualidade de dieta. Além disso, não é possível determinar qual a principal fonte de calor utilizada pelos morcegos durante a quantificação da CT.

A interação positiva entre a MM e a CT apresentada pelos indivíduos sob dieta de baixa qualidade pode indicar sua dependência à termogênese com tremor para manter elevada sua Tc. A outra principal fonte de calor para a termoregulação é a termogênese por tremor, a qual depende principalmente da MM (DEVECI & EGGINTON, 2002; CHAPPELL & HAMMOND, 2004;), além de ser a principal fonte de termogênese em aves e mamíferos expostos agudamente ao frio (HINDS *et al.*, 1993). A termogênese por tremor é observada tanto em animais aclimatados quanto não-aclimatados a baixas temperaturas e só ocorre quando a máxima capacidade para a termogênese sem-tremor foi alcançada (BACIGALUPE *et al.*, 2004). Dessa maneira, sugere-se que *A. lituratus* mantidos sob dieta de baixa qualidade necessitam tanto da termogênese por tremor quanto sem-tremor para manter elevada sua Tc

quando expostos agudamente a baixas temperaturas ambientais, levando assim a um aumento da CT desses indivíduos.

O “efeito de cativeiro” também deve ser levado em consideração, uma vez que este influencia tanto no metabolismo aeróbico quanto na termoregulação (STUDIER & WILSON, 1979). Segundo Studier & Wilson (1979), o consumo de oxigênio e a temperatura corpórea de *A. jamaicensis* aumentam com o aumento do tempo de cativeiro, sendo essa diferença marcante nos três primeiros dias. De acordo com esses autores, essa influência estaria relacionada com a disponibilidade constante de alimento e/ou a redução de atividade física. Tendo em vista que esses autores analisaram a influência de apenas até 7 dias de cativeiro e no presente estudo os animais passaram 14 dias em cativeiro antes dos experimentos, conseqüentemente o “efeito de cativeiro” já estariam estabilizados, não afetando assim as análises com enfoque na influência da qualidade da dieta sobre os parâmetros metabólicos aqui abordados. Todavia, especulações sobre os efeitos da qualidade da dieta e seu tempo de aclimação na natureza a partir de dados obtidos em laboratório devem ser realizadas com cautela, devido a esse efeito (STUDIER & WILSON, 1979).

Em suma, os dados apresentados do presente estudo nos mostram que a qualidade da dieta influencia a TMB e a CT do morcego frugívoro *A. lituratus* a partir de 7 dias de aclimação. Com o aumento do tempo de aclimação à dieta, tanto a TMB quanto a CT apresentaram uma diminuição significativa, porém para a TMB essa diminuição foi detectada a partir de 90 dias, ao passo que para a CT ela ocorre após 30 dias. O teor de fibras na dieta influenciou em ambos os parâmetros metabólicos, de modo que os indivíduos alimentados com dieta de maior teor de fibras apresentam uma maior TMB e CT quando comparados com morcegos alimentados com dieta de menos fibras. Apesar de muitos trabalhos demonstrarem uma ligação funcional entre a TMB e a CT, essa espécie de morcego frugívoro não apresentou nenhuma correlação entre esses parâmetros metabólicos. Como a atividade enzimática dos órgãos viscerais não é necessariamente ligada à massa do órgão, a maior TMB apresentada pelos morcegos sob dieta de baixa qualidade pode estar

relacionada a essa maior atividade enzimática. Todavia, a maior CT apresentada por esses mesmos indivíduos está relacionada à condição corpórea. A correlação positiva entre a ML e CT indica que *A. lituratus* sob dieta de alta qualidade utilizam-se principalmente da termogênese sem tremor, a qual tem como principal fonte de calor o tecido adiposo marrom. Os animais sob dieta de baixa qualidade, no entanto, provavelmente utilizam-se da associação entre a termogênese com tremor e sem tremor para manter sua Tc elevada. Em conjunto, estes resultados sugerem que os efeitos da qualidade da dieta podem atuar em outros componentes do orçamento de energia, além de atuarem sobre a TMB, porém os efeitos da qualidade da dieta sobre a CT não são justificados pela ligação funcional entre a TMB e a CT sugerida pelo modelo da capacidade aeróbica.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço ao Prof. Dr. Ariovaldo Pereira da Cruz Neto pela dedicação e orientação. Ao João Ricardo Alves, da Universidade Estadual de Ponta Grossa, pela formulação da ração utilizada na dieta dos morcegos. Dr. Carla Nússio e o técnico Carlos César Alves, do Laboratório de Bromatologia da ESALQ - USP pela realização das análises bromatológicas dos frutos e das dietas. Denis Briani e Fernando Bonatti pela ajuda na manutenção dos morcegos em cativeiro. Agradeço também a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo por me conceder bolsa de mestrado (processo # 03/04213-7) e pelo suporte financeiro fornecido (processo # 00/09968-8).

## **BIBLIOGRAFIA**

ANGILLETTA, M.J. & SEARS, M.W. Is parental care the key to understanding endothermy in birds and mammals? **Am. Nat.**, 162: 821-825. 2003.

BACIGALUPE, L.D., NESPOLO, R.F., OPAZO, J.C. & BOZINOVIC, F. Phenotypic flexibility in a novel thermal environment: Phylogenetic inertia in thermogenic capacity and evolutionary adaptation in organ size. **Physiol. Biochem. Zool.**, 77: 805-815. 2004.

- BARTHOLOMEW, G.A. Energy metabolism. In: Gordon, M.S., Bartholomew, G.A., Grinnell, A.D., Jorgensen, C.B. & White, F.N. (Eds.). **Animal Physiology: Principles and Adaptations**. p. 46-93. 1982. Mac Millan, New York. 1982.
- BATZLI, G.O., BROUSSARD, A. D. & OLIVER, R.J. The integrated processing response in herbivorous small mammals. In: Chivers, D.J. & Laner, P. (Eds). **The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 324-337. 1994.
- BACHMAN, G.C. Food restriction effects on the body composition of free-ranging ground squirrels, *Spermophilus beldingi*. **Physiol. Zool.**, 67: 756-770. 1994.
- BENNETT, P.M. & HARVEY, P.H. Active and resting metabolism in birds: allometry, phylogeny and ecology. **J. Zool. London**, 213: 327-363. 1987.
- BISHOP, C.M. The maximum oxygen consumption and aerobic scope in birds and mammals: getting to the heart of the matter. **Proc. R. Soc. Lond. B**, 266: 2275-2281. 1999.
- BOILY, P. Individual variation in metabolic traits of wild nine-banded armadillos (*Dasyus novemcinctus*), and the aerobic capacity model for evolution of endothermy. **J. Exp. Biol.**, 205: 3207-3214. 2002.
- BOZINOVIC, F. Nutritional energetics and digestive responses of an herbivorous rodent (*Octodon degus*) to different levels of dietary fiber. **J. Mammal.**, 76: 627-637. 1995.
- BOZINOVIC, F. & NOVOA, F.F. Metabolic costs of rodents feeding on plant chemical defenses: a comparison between an herbivore and an omnivore. **Comp. Biochem. Physiol. A**, 117: 511-514. 1997.
- BURNESS, G.P., YDENBERG, R.C. & HOCHACHKA, P.W. Interindividual variability in body composition and resting oxygen consumption rates in breeding tree swallows, *Tachycineta bicolor*. **Physiol.Zool.**, 71: 247-256. 1998.
- CHAPPELL, M.A., BECH, C. & BUTTEMER, W. The relationship of central and peripheral organs masses to aerobic performance variation in the house sparrows. **J. Exp. Biol.**, 202: 2269-2279.1999.
- CHAPPELL, M. & HAMMOND, K.A. Maximal aerobic performance of deer mice in combined cold and exercise challenges. **J. Comp. Physiol.**, 174: 41-48. 2004.
- CORK, S.J. Digestive constraints on dietary scope in small and moderately small mammals: how much do we really understand? In: D. Chivers and P.

Langer (eds.) **The Digestive System in Mammals: Food, Form, and Function**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 337-369. 1994.

CRUZ-NETO, A.P. & BOZINOVIC, F. The relationship between diet quality and basal metabolic rate in endotherms: insights from intraspecific analysis. **Physiol. Biochem. Zool.**, 77(6):877–889. 2004.

CRUZ-NETO, A.P., JONES, K.E. Exploring the Evolution of Basal Metabolic Rate in Bats. In: A. Zubaid, T.H. Kunz; G. McCracken. (Eds.). **Functional Morphology and Ecology of Bats**. Oxford University Press, p. 58-69. 2005.

DAAN, S., MASMAN, D. & GROENEWOLD, A. Avian basal metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure in nature. **Am. J. Physiol.**, 259: 333-340. 1990.

DEERTING, T.L. & HORNING, C.A. Energy demands, diet quality, and central processing organs in wild white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). **J. Mammal.**, 84: 1381-1398. 2003.

DEVECI, D. & EGGINTON, S. The effects of reduced temperature and photoperiod on body composition in hibernator and non-hibernator rodents. **J. Thermal Biol.**, 27: 467-478. 2002.

ELGAR, M.A. & HARVEY, P.H. Basal metabolic rates in mammals: allometry, phylogeny and ecology. **Func. Ecol.**, 1: 25-36. 1987.

EVANS, P.R., DAVIDSON, N.C., UTTLEY, J.D. & EVANS, R.D. Premigratory hypertrophy of flight muscles; an ultrastructural study. **Ornis Scandi.**, 23: 238-243. 1992.

FARMER, G. C. Reproduction: the adaptive significance of endothermy. **Am. Nat.**, 162: 826-840. 2003.

FREEMAN, P.W. Macroevolution in Microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. **Evol. Ecol. Res.**, 2: 317-335. 2000.

GELUSO, K. & HAYES, J.P. Effects of dietary quality on basal metabolic rate and internal morphology of European starlings (*Sturnus vulgaris*). **Physiol. Biochem. Zool.**, 72: 189-197. 1999.

GETZ, L.L., OLI, M.K., HOFMAN, J.E., MCGUIRRE, B. & OZGUL, A. Factor influencing movement distance of two species of sympatric voles. **J. Mammal.** 86(4):647-654. 2005.

GOMES, F.R., CHAUI-BERLINCK, J.G., BICUDO, J.E.P.W., NAVAS, C.A. Intraspecific relationships between resting and activity metabolism in anuran

amphibians; influence of ecology and behavior. **Physiol. Biochem. Zool.**, 77: 197-208. 2004.

HAMMOND, K.A., SZEWCZAK, J. & KRÓL, E. Effects of altitude and temperature on organs phenotypic plasticity along an altitude gradient. **J. Exp. Biol.**, 204: 1991-2000. 2001.

HAYES, J.P. & GARLAND, Jr. T. The evolution of endothermy: testing the aerobic capacity model. **Evolution**, 49(5): 836-847. 1995.

HAYSSEN, V. & LACY, R.C. Basal metabolic rate in mammals: taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass. **Comp. Biochem. Physiol. A**, 81: 741-745. 1985.

HINDS, D.S., BAUDINETTE, R.V., MACMILLEN, R.E. & HALPERN, E.A. Maximum metabolism and the aerobic factorial scope of endotherms. **J. Exp. Biol.**, 182: 41-56. 1993.

HULBERT, A.J. & ELSE, P.L. Comparison of the "mammal machine" and the "reptile machine": energy use and thyroid activity. **Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol.**, 241: R350-R356, 1981.

KOTEJA, P. On the relation between basal and maximum metabolic rate in mammals. **Com. Biochem. Physiol. A**, 87: 205-208. 1986.

KOTEJA, P. Limits to the energy budget in a rodent, *Peromyscus maniculatus*: does gut capacity set the limit? **Physiol. Zool.**, 69: 994-1020. 1996.

KOTEJA, P. The evolution of concepts on the evolution of endothermy in birds and mammals. **Physiol. Biochem. Zool.**, 77: 1043-1050. 2004.

LOVEGROVE, B.G. The zoogeography of mammalian basal metabolic rate. *The Amer. Nature*, 156: 201-219. 2000.

LOVEGROVE, B.G. The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: a slow-fast metabolic continuum. **J. Comp. Physiol. B**, 173: 87-112. 2003.

MARTINEZ DEL RIO, C. Nutritional ecology of fruit-eating and flower-visiting birds and bats. In: D. Chivers and P. Langer (Eds.) **The Digestive System in Mammals: Food, Form, and Function**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 103-127. 1994.

MEERLO, P. BOLLE, L., VISSER, G., MASMAN, D & DAAN, S. Basal metabolic rate in relation to body composition and daily energy expenditure in the field vole, *Microtus agrestis*. **Physiol. Zool.**, 70: 362-369. 1997.

- MCLISTER, J.D., SORENSEN, J. S. & DEARING M. D. Effects of consumption of juniper on cost of thermoregulation in the woodrats *Neotoma albigula* and *Neotoma stephensi* at different acclimation temperatures. **Physiol. Biochem. Zool.**, 77: 302-312. 2004.
- MCNAB, B.K. The economics of temperature regulation in neotropical bats. *Comp. Biochem. Physiol.*, 31: 227-268. 1969.
- MCNAB, B.K. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. **Ecol. Monogr.**, 56:1-19. 1986.
- MCNAB, B.K. A statistical analysis of mammalian rates of metabolism. **Funct. Ecol.**, 6: 672-679. 1992.
- MCNAB, B.K. On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism. **Physiol. Zool.**, 70: 718-720. 1997.
- MCNAB, B.K. Vertebrate metabolic variation. **Encycl. Life Sci.**, 2001.
- MCNAB, B.K. **The Physiological ecology of vertebrates: A view from energetics.** Cornell University Press, Ithaca. 2002.
- MORRISON, Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Ecology**, 59: 716-723. 1978.
- NAGY, K.A. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. **Ecol. Monogr.**, 57: 111-129. 1987.
- NAGY, T.R. & NEGUS, N.C. Energy acquisition and allocation in male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*): effects of photoperiod, temperature, and diet quality. **Physiol. Zool.**, 66: 537-560. 1993.
- NESPOLO, R.F., BACIGALUPE, L.D., SABAT, P. & BOZINOVIC, F. Interplay among energy metabolism, organs mass and digestive enzyme activity in the mouse-opossum *Thylamys elegans*: role of thermal acclimation. **J. Exp. Biol.**, 205: 2697–2703. 2002.
- PIERCE, B.J. & MCWILLIAMS, S.R. Diet Quality and Food Limitation Affect the Dynamics of Body Composition and Digestive Organs in a Migratory Songbird (*Zonotrichia albicollis*). **Physiol. Biochem. Zool.**, 77(3):471–483. 2004.
- POND, C.M. Morphological aspects and ecological and mechanical consequences of fat deposition in wild vertebrates. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 9: 519-570. 1978.
- ROBBINS, C.T. **Wildlife feeding and nutrition.** 2<sup>nd</sup> Ed. Academic Press, San Diego, 114 - 174pp. 1993.

ROSE, R.W. & IKONOMOPOULOU, M.P. Shivering And non-shivering thermogenesis in a marsupial, the eastern barred bandicoot (*Perameles gunnii*). **J. Thermal Biol.**, 30: 85-92. 2005.

SADOWSKA, E.T., LABOCHA, M.K., BALIGA, K., STANISZ, A., WRÓBLEWSKA, A.K., JAGUSIAK, W. & KOTEJA, P. Genetic correlations between basal and maximum metabolic rates in a wild rodent: consequences for evolution of endothermy. **Evolution**, 59: 672-681. 2005.

SCOTT, I. & EVANS, P.R. the metabolic output of avian (*Sturnus vulgaris*, *Calidris alpina*) adipose tissue, liver and skeletal muscle: implications for BMR?body mass relationships. **Comp. Biochem. Physiol. A**, 103:329-332. 1992.

SCOTT, I., MITCHELL, P.I. & EVANS, P.R. how does variation body composition affect the basal metabolic rates of birds? **Funct. Ecol.**, 10: 307-313. 1996.

SPEAKMAN, J.R. The cost of living: field metabolic rates of small mammals. **Adv. Ecol. Res.**, 30: 178-297. 2000.

SPEAKMAN, J.R., ERGON, T., CAVANAGH, R., REID, K., SCANTLEBURY, D.M. & LAMBIN, X. Resting and daily energy expenditures of free-living field voles are positively correlated but reflect extrinsic rather intrinsic effects. **Natl. Acad. Sci.**, 100: 14057-14062. 2003.

SPEAKMAN, J.R., KRÓL, E. & JOHNSON, M.S. The functional significance of individual variation in basal metabolic rate. **Physiol. Biochem. Zool.**, 77: 900-915. 2004.

SPEAKMAN, J.R. & KRÓL, E. Limits to sustained energy intake IX: a review of hypotheses. **J. Comp. Physiol.B**, 175: 375-394. 2005.

STAT-SOFT. Statistica for Windows. Vol. 6. **Manual Program**. Stat-Soft. Inc., Tulsa, 2000.

STUDIER, H. & WILSON, D.E. Effects of captivity on thermoregulation and metabolism in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Com. Biochem. Physiol. A**, 62: 347-350. 1979.

TIELEMAN, B.I. & WILLIAMS, J.B. The adjustments of avian metabolic rates and water fluxes to desert environments. **Physiol. Biochem. Zool.**, 73: 461-479. 2000.

TIELEMAN, B., WILLIAMS, J. & BLOOMER, P. Adaptation of metabolism and evaporative water loss along an aridity gradient. **Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.**, 270, 207-214. 2003.

THOMAS, D.W. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. **Physiol. Zool.**, 57: 457-467. 1984.

THOMPSON, S.D. Gestation and lactation in mammals: basal metabolic rate and the limits of energy use. In: T.E. Tomasi & T.H. Horton (Eds.). **Mammalian energetics: Interdisciplinary views of metabolism and reproduction**. Cornell University Press, Ithaca, p. 213-259. 1992.

VÉZINA, F. WILLIAMS, T.D. Interaction between organ mass and citrate synthase activity as an indicator of tissue maximal oxidative capacity in breeding European Starlings: implications for metabolic rate and organ mass relationships. **Funct. Ecol.**, 19: 119-128. 2005.

VELOSO, C. & BOZINOVIC, F. Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. **Ecology**, 74: 2003-2010. 1993.

VELOSO, C. & BOZINOVIC, F. Effect of food quality on the energetics of reproduction in a precocial rodent, *Octodon degus*. **J. Mammal.**, 81: 971-978. 2000.

VOLTURA, M.B. & WUNDER, B.A. Effects of ambient temperature, diet quality, and food restriction body composition dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. **Physiol. Zool.**, 71: 321-328. 1998.

ZAR, J.H. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, New Jersey. 1999.

WEINER, J. Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: ecological implications. **Trends Ecol. Evol.**, vol 7, no 11. 1992.

WHITE, C.R. & SEYMOUR, R.S. Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass<sup>2/3</sup>. **Proc. Nat. Acad. Sci.**, 100: 4046-4049. 2003.

WITHERS, P.C. Measurements of VO<sub>2</sub>, VCO<sub>2</sub> and evaporative water loss with a flow-through mask. *J. Appl. Physiol.* 42: 12-123. 1977.

YOUNG OWL, M.Y. & BATZLI, G.O. The integrate processing response on voles to fiber content of natural diet. **Funct. Ecol.**, 12: 4-13. 1998.

**Tabela 1.** Modelo Linear Geral gerado para a taxa metabólica basal (TMB), para a capacidade termogênica (CT) e para escopo termogênico (ET; variáveis dependentes) com a qualidade da dieta e o período de aclimação como variáveis categóricas, e a temperatura corpórea (Tc), massa lipídica (ML) e massa magra (MM) como variáveis contínuas.

	<b>SS</b>	<b>GL</b>	<b>MS</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>TMB</b>					
Dieta	0,194	1	0,194	24,22	0,000
Período	0,066	2	0,033	4,13	0,024
Tc	0,040	1	0,040	4,93	0,032
MM	0,018	1	0,018	2,23	0,279
ML	0,010	1	0,01	1,21	0,279
<b>CT</b>					
Dieta	0,091	1	0,091	23,58	0,000
Período	0,035	2	0,18	4,61	0,392
Tc	0,003	1	0,003	0,75	0,392
MM	0,008	1	0,008	2,12	0,154
ML	0,039	1	0,039	10,05	0,003
Período X Tc	0,063	2	0,031	8,18	0,001
Dieta X MM	0,086	1	0,086	22,29	0,000
<b>ET</b>					
Dieta	0,004	1	0,004	0,355	0,555
Período	0,059	2	0,030	2,747	0,077
Tc	0,003	1	0,003	0,294	0,590
MM	0,000	1	0,000	0,009	0,925
ML	0,021	1	0,021	1,964	0,169
Dieta X ML	0,056	1	0,056	5,200	0,028

**Tabela 2.** Resultado das análises de correlação de Pearson entre a taxa metabólica basal (TMB), a capacidade termogênica (CT) e os parâmetros de eficiência digestiva: quantidade de energia metabolizável ingerida (EM), digestibilidade de matéria seca (DMS) e digestibilidade de energia (DE).

	<b>EM</b>	<b>DMS</b>	<b>DE</b>
<b>ALTA</b>			
<b>TMB</b>			
7 dias	R = 0.39; P = 0.34	R = -0.48; P = 0.23	R = -0.57; P = 0.15
30 dias	R = 0.17; P = 0.70	R = 0.45; P = 0.27	R = 0.495; P = 0.21
90 dias	R = 0.31; P = 0.45	R = -0,38; P = 0.35	R = -0.21; P = 0.61
<b>CT</b>			
7 dias	R = 0.20; P = 0.64	R = -0.01; P = 0.99	R = -0.01; P = 0.98
30 dias	R = -0.11; P = 0.79	<b>R = 0.91; P = 0.001</b>	<b>R = 0.84; P = 0.01</b>
90 dias	R = -0.24; P = 0.57	R = -0.46; P = 0.25	R = -0.44; P = 0.27
<b>BAIXA</b>			
<b>TMB</b>			
7 dias	R = 0.003; P = 0.99	R = -0.34; P= 0.40	R = -0.55; P = 0.16
30 dias	R = 0.63; P = 0.09	R = -0.39; P = 0.34	R = -0.61; P = 0.11
90 dias	R = 0.08; P = 0.85	R = -0.48; P = 0.23	R = -0.59; P = 0.13
<b>CT</b>			
7 dias	R = -0.61; P = 0.11	R = -0.18; P = 0.67	R = -0.19; P = 0.64
30 dias	R = 0.24; P = 0.57	R = -0.07; P = 0.87	R = -0.15; P = 0.73
90 dias	R = 0.37; P = 0.37	R = -0.62; P = 0.10	R = -0.53; P = 0.17

**Tabela 3.** Valores de R e P obtidos na correlação de Pearson entre o resíduo obtido a partir da regressão linear entre a massa fresca dos órgãos viscerais e da carcaça, e os parâmetros metabólicos em *Artibeus lituratus* após 90 dias de aclimação as dietas de diferentes qualidades.

	<b>Cor</b>	<b>Fíg</b>	<b>Rim</b>	<b>Pulm</b>	<b>Est</b>	<b>Int</b>
<b>TMB</b>						
R	0.127	-0.300	0.405	0.040	0.267	-0.093
P	0.638	0.259	0.119	0.884	0.317	0.733
<b>CT</b>						
R	0.242	-0.308	0.290	0.022	0.343	0.032
P	0.366	0.246	0.276	0.936	0.193	0.908

\*Coração (Cor), fígado (Fig), rins (Rim), pulmões (Pulm), estômago (Est), intestino (Int), taxa metabólica basal (TMB), capacidade termogênica (CT) e escopo termogênico (ET).

## LEGENDA DAS FIGURAS

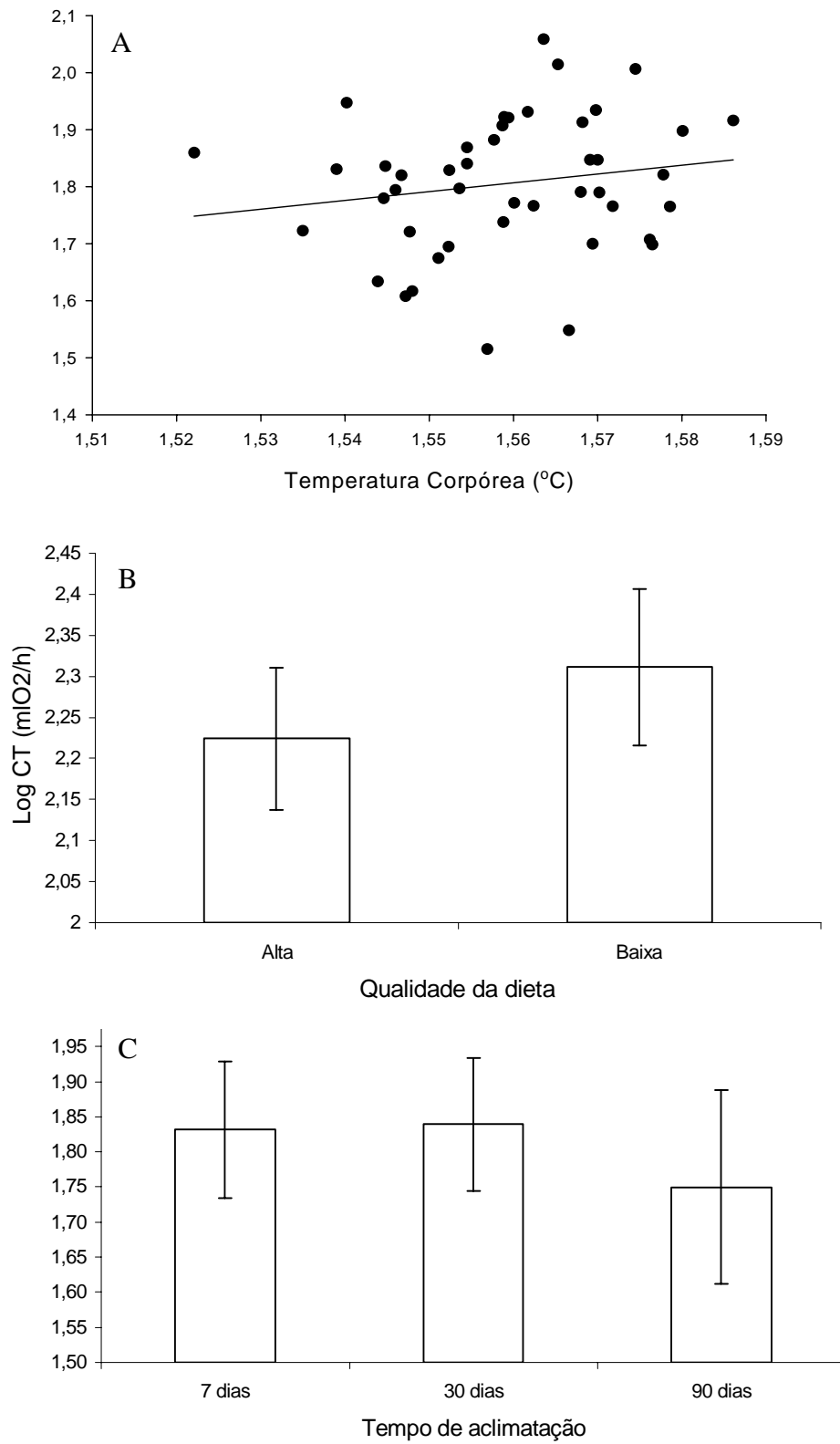
**Figura 1** – Influência da (A) temperatura corpórea (Tc), (B) qualidade da dieta\* e (C) tempo de aclimação às dietas\* sobre a taxa metabólica basal (TMB) *Artibeus lituratus*. \* valores médios ( $\pm$  desvio padrão)

**Figura 2** – Influência da (A) massa lipídica (ML), (B) qualidade da dieta\* e (C) tempo de aclimação as dietas\* sobre a capacidade termogênica (CT) *Artibeus lituratus*. \* valores médios ( $\pm$  desvio padrão)

**Figura 3** – Relação entre a temperatura corpórea (Tc) sobre a capacidade termogênica (CT) de *Artibeus lituratus* em cada período de aclimação as dietas. (A) 7 dias, (B) 30 dias e (C) 90 dias.

**Figura 4** – Relação entre a massa magra (MM) e a capacidade termogênica (CT) de *Artibeus lituratus* de acordo com a qualidade da dieta. (A) dieta de alta qualidade e (B) dieta de baixa qualidade.

**Figura 1**



**Figura 2**

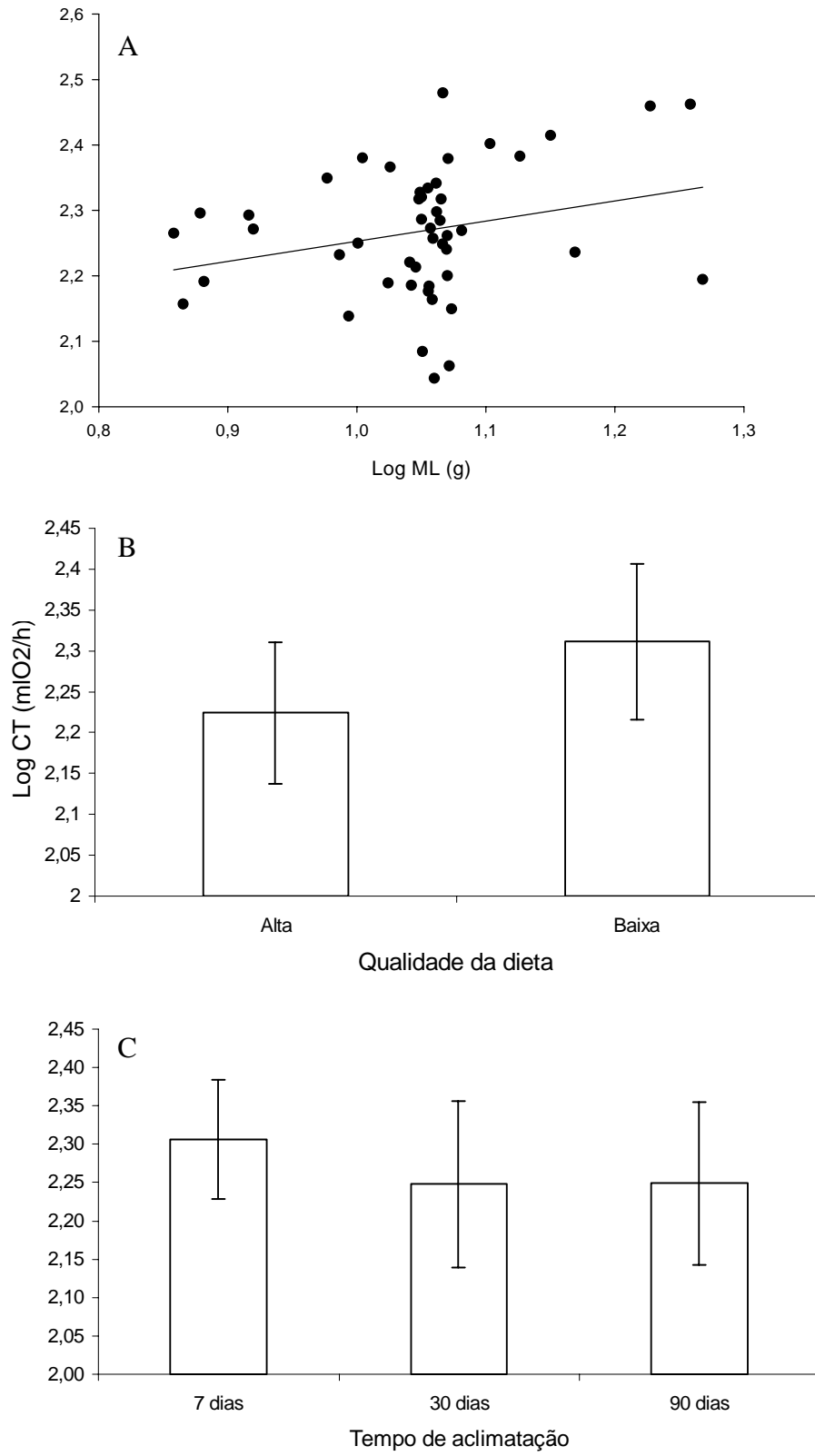


Figura 3

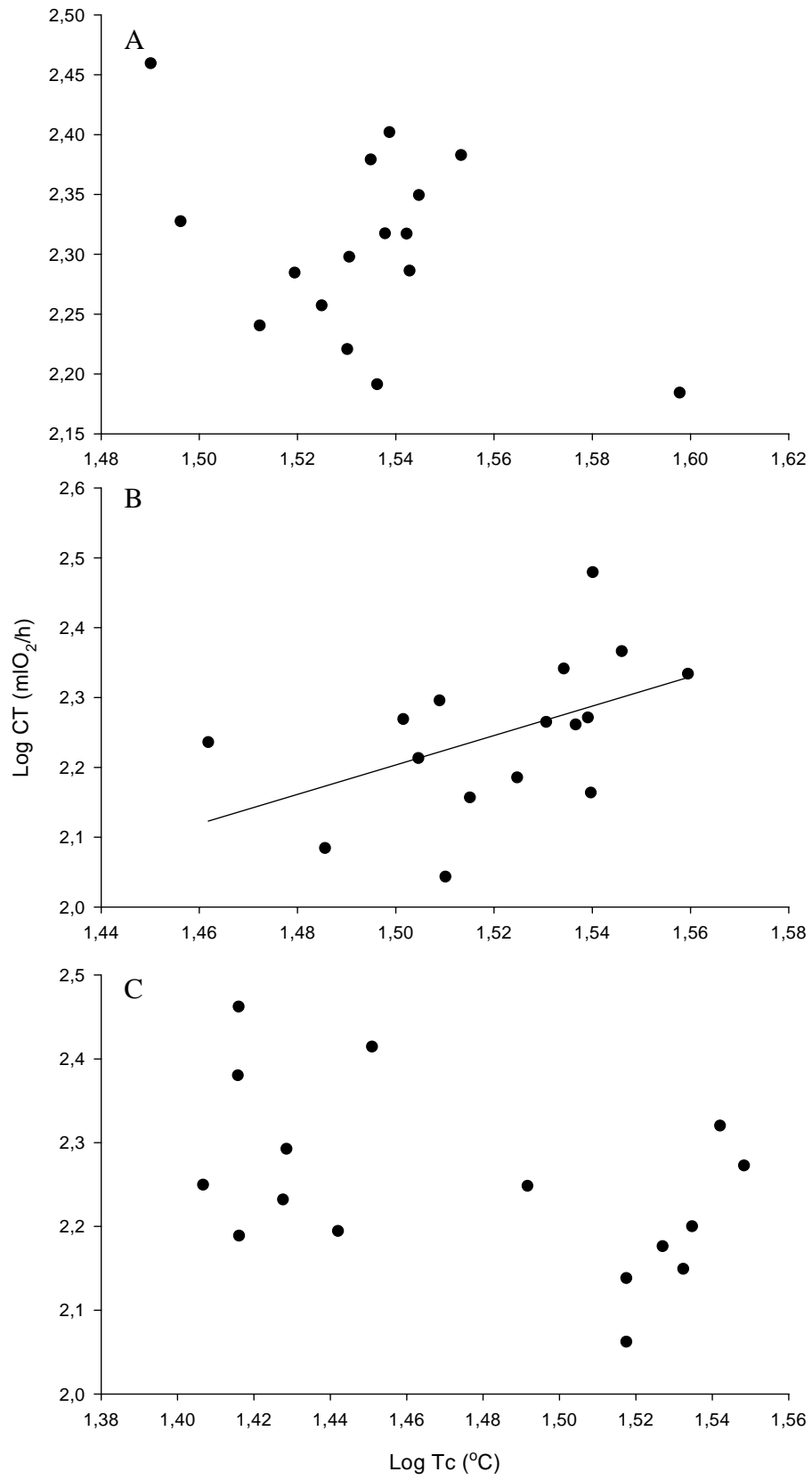
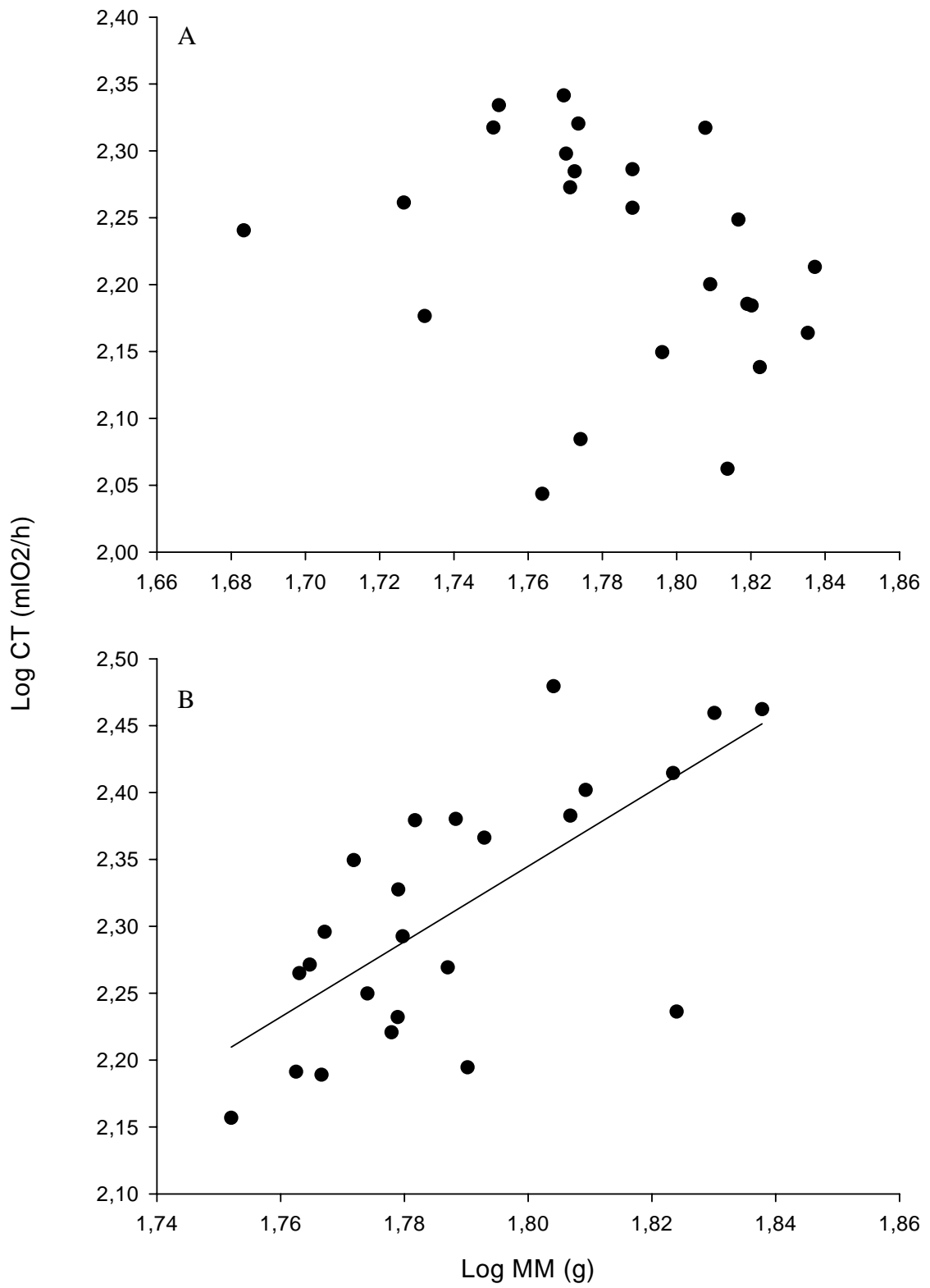


Figura 4



## CONCLUSÃO FINAL

O presente trabalho evidencia algumas adaptações morfofisiológicas e comportamentais apresentadas por *Artibeus lituratus* para lidar com a redução na qualidade da dieta. De acordo com os resultados obtidos podemos concluir que:

- 1) Conforme postulado pela RPI, os morcegos aclimatados a dietas de baixa qualidade ingerem mais alimento do que os aclimatados a dietas de alta qualidade. No entanto, ao contrário do postulado pela RPI, *A. lituratus* aclimatados a dietas de baixa qualidade não apresentam maiores tratos gastrointestinais.
- 2) Comportamento de produção de ejetas desenvolvido por essa espécie é maximizado em animais aclimatados a dieta de baixa qualidade.
- 3) A interação da energia metabolizável ingerida com a ingestão alimentar e a produção de ejetas evidencia que *A. lituratus* não necessita recorrer ao aumento da massa, comprimento e área do intestino para manter sua eficiência digestória.
- 4) *A. lituratus* aclimatados por 90 dias a dieta de baixa qualidade não apresentaram maiores órgãos viscerais, com exceção do rim. A maior massa dos rins apresentada pelos morcegos aclimatados a dieta de baixa qualidade pode estar relacionada à maior ingestão alimentar e conseqüentemente maior ingestão de proteína.
- 5) A variação da composição corpórea indica que a qualidade da dieta e o tempo de aclimação não influenciam apenas na massa lipídica. Tais dados mostram que *A. lituratus* recorrem apenas as reservas energéticas contidas no tecido adiposo, não prejudicando assim sua massa muscular.

- 6) Morcegos alimentados com dieta de baixa qualidade apresentaram maiores TMB, mas essa diferença não pode ser explicada pela massa dos órgãos internos e nem pela condição corpórea. Existe a possibilidade de que *A. lituratus* recorra ao aumento da atividade enzimática dos órgãos viscerais, tal aumento levaria a um melhor aproveitamento do alimento e também um aumento na TMB.
- 7) *A. lituratus* alimentados com dieta de baixa qualidade apresentaram maior capacidade termogênica (CT) do que os sob dieta de alta qualidade. Esta diferença pode estar relacionada aos mecanismos utilizados para a termogênese em cada grupo. Enquanto os morcegos sob dieta de baixa qualidade aparentemente utilizaram apenas a termogênese sem tremor (indicada pela interação significativa entre a CT e a ML), os morcegos sob deita de baixa qualidade utilizaram-se tanto da termogênese com e quanto sem-tremor, uma vez que a interação entre a CT e a MM só foi significativa para este grupo.
- 8) A inexistência de uma correlação significativa entre a taxa metabólica basal e a capacidade termogênica mostra que não existe uma ligação funcional entre estes dois parâmetros metabólicos, contrariando o modelo da capacidade aeróbica para a hipótese da evolução da endotermia. A ausência dessa ligação é reforçada pelo fato de que a TMB e a CT influenciadas por diferentes componentes. Enquanto a TMB é influenciada pela Tc, a CT é influenciada pela massa magra e massa lipídica.

A energia apresenta-se como peça-chave para a determinação de padrões comportamentais, ecológicos e fisiológicos dos organismos. Em épocas em que a qualidade dos alimentos diminui, *A. lituratus* apresenta uma elevação seu metabolismo basal e termogênico. Todavia, esses animais utilizam-se do aumento da ingestão alimentar associada ao comportamento de produção de ejetas e a morfologia dos seus órgãos viscerais para aumentar

sua eficiência digestória. Através desses mecanismos, *A. lituratus* consegue explorar alimentos com altos teores de fibras, ampliando seu hábito alimentar e conseqüentemente seu nicho ecológico. Além disso, estas características adaptativas podem ter favorecido essa espécie a adaptar-se em ambientes urbanos, onde a qualidade, diversidade e disponibilidade são menores do que em ambientes naturais. Sendo um dos poucos frugívoros de ambientes urbanos, o alto consumo de frutos de baixa qualidade influencia também na ecologia dessas plantas, uma vez que esses morcegos são dispersores de sementes em potencial.

## **SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS**

Apesar de os objetivos gerais do trabalho terem sido alcançados, diversas lacunas sobre a influência da qualidade da dieta sobre o metabolismo energético ainda não foram solucionadas, gerando assim diversas novas questões a serem exploradas. Uma questão de extrema importância no caso de morcegos frugívoros seria uma análise mais aprofundada sobre as vantagens energéticas do comportamento de produção de ejetas, uma vez que esse comportamento só é apresentado por determinadas espécies, possibilitando-as a utilizarem dietas de baixa qualidade. A análise das respostas fenotípicas integradas em outras espécies de filostomídeos que não apresentam o comportamento de produção de ejetas pode fornecer dados para melhor compreendermos as vantagens desse comportamento, e suas consequências adaptativas sobre as espécies que o utilizam. Outro aspecto que deve ser melhor analisado são as variações da atividade enzimática dos órgãos viscerais. Tais análises fornecerão dados para melhor compreendermos os mecanismos utilizados por *A. lituratus* frente a redução da qualidade da dieta, tendo em vista que esses animais apresentam um aumento em seu metabolismo basal na ausência do aumento na massa dos órgãos viscerais. A identificação da termogênese com e sem tremor, seriam também de extrema valia para analisarmos quais os métodos de produção de calor utilizados por *A. Lituratus* quando expostos a baixas temperaturas e qual a influência da qualidade da dieta sobre esses mecanismos.