UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Análise de padrão ventilatório, trocas gasosas e mecânica ventilatória em juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius* (Spix, 1824)

Paulo Roberto Custodio de Oliveira

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada

RIBEIRÃO PRETO – SP

2018

PAULO ROBERTO CUSTODIO DE OLIVEIRA

Análise de padrão ventilatório, trocas gasosas e mecânica ventilatória em juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius* (Spix, 1824)

Versão Original

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Biologia Comparada.

Área de concentração: Biologia comparada

Orientador: Wilfried Klein

RIBEIRÃO PRETO – SP

2018

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Oliveira, Paulo Roberto Custodio de

Análise de padrão ventilatório, trocas gasosas e mecânica ventilatória em juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius* (Spix, 1824)

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Biologia Comparada

Orientador: Wilfried Klein

1. TRABALHO MECÂNICO DE VENTILAÇÃO,
TEMPERATURA, COMPLACÊNCIA, TESTUDINES,
VENTILAÇÃO PULMONAR

Nome: OLIVEIRA, Paulo Roberto Custodio de

Título: Análise de padrão ventilatório, trocas gasosas e mecânica ventilatória em juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius* (Spix, 1824)

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da
USP, como parte das exigências para obtenção
do título de Mestre em Biologia Comparada.

Aprovado em:

Banca Examinadora:

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Ao meu pai, que me ensinou a admirar a natureza,
minha mãe, que me ensinou a ter coragem,
a minha esposa, pelo apoio incondicional
e à minha filha, pela motivação em vencer.

Agradecimentos

Primeiramente a Deus.

Devo enorme agradecimento ao meu orientador, Prof. Wilfried Klein, pela disposição, atenção, paciência, motivação e ensinamentos durante o período de mestrado desenvolvido no Laboratório de Morfo-Fisiologia de Vertebrados.

Tenho também enorme gratidão a todos os colegas de laboratório, Pedro Baú, Diego Venturelli, Gustavo Oda, Tábata Cordeiro, Ana Paula Braga, Rafaela Volpi, Alan Marini, Susie Rocha, Giovanna Sabino, Gabriella Feliciano, Carla Manzato, Thainá Carrero, Barbara Champini, Flavia Bueno, Ray Brasil, Vanessa Bonfim e André Cruz.

Especial agradecimento à colega Heloisa Flores, a qual compilou os dados de ventilação disponíveis na literatura os quais utilizei em minhas análises.

À Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada que possibilitaram a realização do trabalho.

Agradeço ao Instituto Federal do Paraná – Câmpus Goioerê pela liberação das atividades e apoio financeiro durante o mestrado, agradecimento especial aos colegas de profissão José Mateus Bido e Débora Costa pelo apoio e empreendimento para que eu pudesse conciliar o mestrado com as atividades em sala de aula.

Aos moradores da “República Tosca”, pelo acolhimento, paciência, palavras e ensinamentos.

Aos meus familiares, que suportaram a minha ausência, tiveram paciência e mesmo distantes foram um braço a mais durante esse período.

A todos aqueles que de algum modo, colaboram ao meu desenvolvimento profissional.

Resumo

OLIVEIRA, Paulo Roberto Custodio de. **Análise de padrão ventilatório, trocas gasosas e mecânica ventilatória em juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius* (Spix, 1824).** 2018. 149 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2018.

A compreensão da relação entre ventilação, troca gasosa e mecânica ventilatória é de vital importância na busca do entendimento do funcionamento do sistema respiratório. Ao longo do desenvolvimento animal, mudanças no tamanho corpóreo necessitam de reajustes na relação entre seus componentes em nível estrutural e funcional. O tamanho corporal, além de outros fatores, é um agente de influência em variáveis relacionadas ao sistema respiratório em vertebrados. O conhecimento sobre o funcionamento do sistema respiratório em répteis é restrito a algumas espécies, portanto, o presente trabalho teve como objetivo analisar o padrão ventilatório, troca de gases e a mecânica ventilatória em juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius* (Cryptodira: Testudinidae). Os animais (n=10) pesando entre 40 gramas a 2,5 quilogramas aproximadamente e sob a condição de normóxia, foram submetidos à respirometria aberta para determinação do padrão ventilatório, do consumo de oxigênio e da produção de gás carbônico em diferentes temperaturas (15, 25 e 35°C). Os volumes pulmonares, complacência estática, complacência dinâmica, resistência pulmonar e o trabalho mecânico da ventilação foram averiguados em juvenis e adultos nas condições supino, prona e para os pulmões isolados das vísceras, verificando assim a influência dessas condições sobre a mecânica ventilatória do sistema respiratório. Os resultados obtidos apresentaram padrões ventilatórios periódicos em todas as temperaturas estudadas. O volume corrente não apresentou mudanças significativas com o aumento da temperatura, enquanto o aumento da frequência respiratória levou ao acréscimo da ventilação por minuto nas comparações entre 15-35°C. O consumo de oxigênio e a excreção de gás carbônico aumentaram com a temperatura e juvenis apresentaram maiores valores comparado a adultos. Tratando-se da mecânica ventilatória, adultos apresentaram diferença para o volume pulmonar de repouso na comparação entre a posição prona e supino e para o volume pulmonar máximo comparado a posição supino com os pulmões isolados. As complacências estática e dinâmica, juntamente com a resistência, padronizadas pela massa corpórea e pelos volumes pulmonares, demonstraram diferenças ao comparar os pulmões isolados com a posição supino. O trabalho mecânico mostrou ser dependente do volume ao invés da frequência em todas as condições testadas. Os resultados apresentados indicaram que mediante mudanças na ventilação, causada pelo aumento da temperatura, juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius*, regularam a ventilação aumentando a frequência respiratória e mantiveram os valores do volume corrente a fim de garantir os níveis de trabalho mecânico.

Palavras chaves: Tamanho corpóreo, ventilação por minuto, complacência, resistência, trabalho mecânico.

Abstract

OLIVEIRA, Paulo Roberto Custodio de. **Analyses of ventilatory pattern, gas exchange and breathing mechanics in juvenile and adult *Chelonoidis carbonarius* (Spix, 1824)**. 2018. 149 p. Dissertation (Master in Comparative Biology) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2018.

The understanding of the relationship between ventilation, gas exchange and ventilatory mechanics is of vital importance in the search to understand the functioning of the respiratory system. Throughout animal development, changes in body size need adjustments in the relationship between its components at a structural and functional level. Body size, besides other factors, is an agent of influence in variables related to the respiratory system in vertebrates. The knowledge about the function of the respiratory system in reptiles is restricted to some species, so the present work aimed to analyze ventilatory pattern, gas consumption and respiratory mechanics in juveniles and adults of *Chelonoidis carbonarius* (Cryptodira: Testudinidae). The animals (n = 10) weighing between 40 grams to approximately 2,5 kilograms and under normoxic conditions, were submitted to open respirometry to determine the ventilatory pattern, the oxygen consumption and the production of carbon dioxide at different temperatures (15, 25 and 35°C). Pulmonary volumes, static compliance, dynamic compliance, pulmonary resistance and work of breathing were investigated in juveniles and adults in supine, prone and isolated lung, thus verifying the influence of these conditions on the ventilatory mechanics of the respiratory system. The obtained results presented periodic ventilatory patterns in all the studied temperatures. The tidal volume did not show significant changes with increased temperature, while the raise in breathing frequency led to greater minute ventilation when comparing 15 and 35°C. Oxygen consumption and carbon dioxide excretion increased with temperature and juveniles presented higher values compared to adults. Regarding mechanics, adults presented a significant difference for resting volume in the comparison between the prone and supine position and for the maximum lung volume compared to the supine position with the isolated lungs. Body mass as well as lung volume standardized static and dynamic compliances and resistance showed significant differences when comparing the isolated lungs with the supine position. The mechanical work was shown to be volume dependent rather than frequency in all tested conditions. The results indicated that through changes in ventilation caused by increasing temperature, juveniles and adults of *Chelonoidis carbonarius* regulated ventilation by increasing minute ventilation and maintained tidal volume values in order to guarantee levels of work of breathing.

Keywords: Body size, minute ventilation, compliance, resistance, work of breathing.

Lista de figuras

Figura 1 - Evolução do mecanismo de ventilação pulmonar em vertebrados. Adaptado de Brainerd (1999).....	23
Figura 2 - Padrão ventilatório do crocodilo do Nilo (<i>Crocodylus niloticus</i>) e do Jabuti (<i>Testudo pardalis</i> , atualmente <i>Stigmochelys pardalis</i>). Simples ventilações ou conjunto de ventilações são separados por períodos não ventilatórios de duração variada. Adaptado de Glass e Wood (1983).....	24
Figura 3 - Diversidade pulmonar em répteis, quanto ao tipo pulmonar, tipo do parênquima e a distribuição do parênquima. Adaptado de Perry (1998).....	28
Figura 4 - Evolução do tipo pulmonar em tetrápodes. O pulmão do tipo multicameral representa a condição plesiomórfica em amniotas. Adaptado de Lambertz et al. (2015).....	29
Figura 5 - Disposição dos pulmões (Lu), em um esquema transversal do tronco de Testudines através da vista caudal. Dmp, mesopneumonia dorsal; Dm, mesenterio dorsal; M, câmara medial do pulmão; I, brônquio intrapulmonar; L, câmara lateral do pulmão; E, esôfago; Pps, septo pós-pulmonar; St, Estômago; Vmp, mesopneumônio ventral; Vm, mesentério ventral; Li, fígado. Adaptado de Lyson et al. (2014).....	31
Figura 6 - Desenvolvimento cardiovascular e respiratório em répteis. Adaptado de Burggren e Pinder (1991).....	34
Figura 7 - Esquema do aparato utilizado na respirometria aberta para juvenis e adultos em <i>Chelonoidis carbonarius</i> . (1) Estufa BOD; (2) Transdutor de pressão; (3) Sílica gel (4) CA10 analisador de Gás carbônico; (5) PA10 Analisador de oxigênio; (6) UI-2 e (7) Sistema de aquisição de dados (Expedata 1.0.17).....	37
Figura 8 - Padrão ventilatório encontrado para juvenis e adultos de <i>Chelonoidis carbonarius</i> . Presença de ventilações por episódios em 15°C (1) e presença de simples ventilações separadas por períodos não ventilatórios de duração variada em 35°C (2). Todas as medidas apresentam duração de 10 minutos.....	40
Figura 9 - Relação entre a temperatura e a frequência de episódios (a), número de ventilações por episódio (b) e o tempo de duração dos episódios (c) para juvenis (azul) e adultos (verde) em <i>Chelonoidis carbonarius</i> . Os valores são representados pela média com as barras	

denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, * $p < 0,05$ comparado com 15°C. Para adultos, & $p < 0,05$ comparado com 25°C. † $p < 0,05$ comparando juvenis com adultos.....41

Figura 10 - Relação entre a temperatura e o tempo de inspiração (a), o tempo de expiração (b) e o tempo total da ventilação (c) para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, * $p < 0,05$ comparado com 15°C. Para adultos, + $p < 0,05$ comparado com 15°C.....43

Figura 11 - Relação entre a temperatura e o período não ventilatório (a) e a frequência instantânea (b) para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, * $p < 0,05$ comparado com 15°C. Para adultos, + $p < 0,05$ comparado com 15°C.....43

Figura 12 - Relação entre temperatura e a frequência respiratória (a), o volume corrente padronizado pela massa corpórea (b) e a ventilação total padronizada pela massa corpórea (c), para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, * $p < 0,05$ comparado com 15°C. Para adultos, + $p < 0,05$ comparado com 15°C. † $p < 0,05$ comparando juvenis com adultos.....45

Figura 13 - Relação entre temperatura e o consumo de oxigênio (a), V_E/V_{O_2} (b), para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, ** $p < 0,01$ comparado com 15°C; # $p < 0,05$ comparado com 25°C. Para adultos, + $p < 0,05$ comparado com 15°C. † $p < 0,05$ comparando juvenis com adultos.....46

Figura 14 - Relação entre temperatura e a fração de O_2 expirado (a) e a fração de O_2 extraído de gás inspirado (b), para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, # $p < 0,05$ comparado com 25°C. † $p < 0,05$ comparando juvenis com adultos.....48

Figura 15 - Relação entre temperatura e a excreção de gás carbônico (a), V_E/V_{CO_2} (b), para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Os valores foram comparados pelo teste *Friedman* seguido pelo teste de comparação múltipla de *Dunn*. Para juvenis,

**p<0,01 comparado com 15°C. Para adultos, +p<0,05 comparado com 15°C. †p<0,05 comparando juvenis com adultos.....49

Figura 16 - Relação entre temperatura e a taxa de troca gasosa, para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, *p<0,05 comparado com 15°C. Para adultos, +p<0,05 comparado com 15°C.....50

Figura 17 - Relação entre temperatura e a ventilação efetiva por minuto (V_{ef}), para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, *p<0,05 comparado com 15°C. Para adultos, +p<0,05 comparado com 15°C. †p<0,05 comparando juvenis com adultos.....51

Figura 18 - Relação log-log da frequência ventilatória (min^{-1}) e massa corpórea (kg) em Testudines para 11°C-20°C (a), 21°C-29°C (b) e >30°C (c).....52

Figura 19 - Relação log-log do volume corrente (ml) e massa corpórea (kg) em Testudines para 11°C-20°C (a), 21°C-29°C (b) e >30°C (c).....53

Figura 20 - Relação log-log da ventilação total ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) e massa corpórea (kg) em Testudines para 10°C-20°C (a), 21°C-29°C (b) e >30°C (c).....54

Figura 21 - Relação log-log da produção de CO_2 ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) e massa corpórea (kg) em Testudines para 10°C-20°C (a), 21°C-29°C (b) e >30°C (c).....55

Figura 22 - Relação log-log do consumo de O_2 ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) e massa corpórea (kg) em Testudines para 10°C-20°C (a), 21°C-29°C (b) e >30°C (c).....56

Figura 23 - Diferenças encontradas para a ossificação da carapaça em adulto (imagem a esquerda) e juvenil (imagem da direita) em *Chelonoidis carbonarius*.....58

Figura 24 - Relação log-log do consumo de O_2 ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) e massa corpórea (kg) em Testudines adultos para: 21°C-29°C.....59

Figura 25 - Distribuição logarítmica dos resíduos para o consumo de oxigênio na faixa de temperatura: 21°C-29°C. Os resíduos de *Chelonoidis carbonarius* juvenis (vermelho) apresentaram maior variabilidade do que para *C. carbonarius* adultos (azul) mas não para alguns adultos analisados (circulo vermelho).....60

Figura 26 - Aparato experimental utilizado para averiguar os volumes pulmonares e a complacência estática em juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius*. (1) torneira de três vias; (2) transdutor de pressão (DELTRAN); (3) amplificador de sinal (AECAD 04P); (4) sistema de aquisição de dados (PowerLab 8/35); (5) Software Labchart 7.0.....65

Figura 27 - Curva de complacência estática. Os pontos em azul e vermelho indicam a relação pressão e volume durante a inflação e deflação do sistema respectivamente. O trecho em vermelho indica a maior inclinação da curva de inflação, os valores de volume e pressão adquiridos nos pontos iniciais e finais deste trecho foram utilizados para o cálculo da complacência estática.....66

Figura 28 - Aparato experimental utilizado para a complacência dinâmica em juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius*. (1) torneira de três vias; (2) pneumotacógrafo; (3) respirador artificial (Inspira, HARVARD APPARATUS); (4) transdutor de pressão (DELTRAN); sistema de aquisição de dados (PowerLab 8/35); (5) amplificador de sinal (AECAD 04P); (6) espirometro; (7) sistema de aquisição de dados PowerLab 8/35; (8) Software Labchart 7.0.....67

Figura 29 - Curva volume-pressão obtida através da complacência dinâmica. Os círculos em vermelho indicam o início e o fim do fluxo inspiratório. A linha perpendicular, em verde, denota a complacência dinâmica.....68

Figura 30 - Curva volume-pressão extraído da complacência dinâmica. (1) Área em azul foi utilizada para o cálculo do trabalho de resistência ao fluxo inspiratório (não elástico); (2) Área em verde foi utilizada para o cálculo do trabalho elástico. Para o cálculo do trabalho total, soma-se os valores obtidos nas duas áreas demarcadas (YORK et al., 2017)69

Figura 31 - Curva volume-pressão obtida da complacência dinâmica indicando os pontos de pressão de isovolumes utilizados para o cálculo da resistência pulmonar.....70

Figura 32 - Volumes pulmonares de repouso (a,b), máximo (c,d) e a relação entre volume de repouso e máximo (e,f) padronizados pelo peso em juvenis (a,c,e) e adultos (b,d,f) para *Chelonoidis carbonarius* na posição supino (branco), prona (cinza) e para os pulmões isolados (preto). Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p < 0,05$ comparado com supino; # $p < 0,05$, comparado com prona. † $p < 0,05$ comparando juvenis com adultos.....74

Figura 33 - Relações alométricas log-log em Testudines para o volume pulmonar de repouso nas posições supino (azul), prona (vermelho) e para os pulmões livres (bege).....	75
Figura 34 - Relações alométricas log-log em Testudines para o volume pulmonar máximo nas posições supino (a), prona (b) e para os pulmões livres (c).....	76
Figura 35 - Complacência estática padronizados pelo peso (a,b), pelo V_{Lr} (c,d) e pelo V_{Lm} (e,f) em juvenis (a,c,e) e adultos (b,d,f) para <i>Chelonoidis carbonarius</i> na posição supino (branco), prona (cinza) e para os pulmões isolados (preto). Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p < 0,05$ comparado com supino; # $p < 0,05$, comparado com prona.....	80
Figura 36 - Relações alométricas log-log em Testudines para a C_{est} (a) C_{est} padronizada pela massa corpórea (b) C_{est} padronizada pelo V_{Lr} (c) e C_{est} padronizada pelo V_{Lm} (d) nas posições supino (azul), prona (vermelho) e para os pulmões isolados (bege).....	83
Figura 37 - Complacência dinâmica para juvenis em <i>Chelonoidis carbonarius</i> nas posições supino (a,d,g,j), prona (b,e,h,k) e para os pulmões livres (c,f,i,l). Os valores para os dados brutos (a,b,c), padronizados pela massa corpórea (d,e,f), pelo V_{Lr} (g,h,i) e pelo V_{Lm} (j,k,l) são representados pela média sendo que as barras denotando o desvio padrão da média foram removidas para melhor visualização dos dados.....	85
Figura 38 - Complacência dinâmica para adultos em <i>Chelonoidis carbonarius</i> nas posições supino (a,d,g,j), prona (b,e,h,k) e para os pulmões livres (c,f,i,l). Os valores para os dados brutos (a,b,c), padronizados pela massa corpórea (d,e,f), pelo V_{Lr} (g,h,i) e pelo V_{Lm} (j,k,l) são representados pela média sendo que as barras denotando o desvio padrão da média foram removidas para melhor visualização dos dados	86
Figura 39 - Complacência dinâmica na posição supino para juvenis (branco) e adultos (cinza) de <i>Chelonoidis carbonarius</i> , padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 3,42% e 4,26% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 13,68% e 12,80%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p < 0,05$; * $p < 0,01$; * $p < 0,001$	87

Figura 40 - Complacência dinâmica na posição prona para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e), e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 7,19% e 7,71% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 17,97% e 15,42%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p<0,05$; * $p<0,01$; * $p<0,001$88

Figura 41 - Complacência dinâmica dos pulmões isolados para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 1,62% e 1,37% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 8,11% e 8,22%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p<0,05$; * $p<0,01$; * $p<0,001$88

Figura 42 - Resistência ventilatória para juvenis em *Chelonoidis carbonarius* nas posições supino (a,d,g,j), prona (b,e,h,k) e para os pulmões livres (c,f,i,j). Os valores para os dados brutos (a,b,c), padronizados pela massa corpórea (d,e,f), pelo V_{Lr} (g,h,i) e pelo V_{Lm} (j,k,l) são representados pela média sendo que as barras denotando o desvio padrão da média foram removidas para melhor visualização dos dados.....90

Figura 43 - Resistência ventilatória para adultos em *Chelonoidis carbonarius* nas posições supino (a,d,g,j), prona (b,e,h,k) e para os pulmões livres (c,f,i,j). Os valores para os dados brutos (a,b,c), padronizados pela massa corpórea (d,e,f), pelo V_{Lr} (g,h,i) e pelo V_{Lm} (j,k,l) são representados pela média sendo que as barras denotando o desvio padrão da média foram removidas para melhor visualização dos dados.....91

Figura 44 - Resistência ventilatória, na posição supino para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f).. Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 3,42% e 4,26% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 13,68% e 12,80%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p<0,05$; * $p<0,01$; * $p<0,001$92

Figura 45 - Resistência ventilatória, na posição prona para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f).. Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 7,19% e 7,71% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 17,97% e 15,42%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p<0,05$; * $p<0,01$; * $p<0,001$93

Figura 46 - Resistência ventilatória dos pulmões isolados para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f).. Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 1,62% e 1,37% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 8,11% e 8,22%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p<0,05$; * $p<0,01$; * $p<0,001$93

Figura 47 - Relação entre o trabalho total da ventilação (W) e a ventilação total da bomba (V_P em $\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) para diferentes combinações de volume da bomba (V_P em ml) e frequência da bomba (f em $\text{ciclos} \cdot \text{min}^{-1}$) para juvenis (a,c,e) e adultos (b,d,f) em *Chelonoidis carbonarius*, na posição supino (a,b), prona (c,d) e para os pulmões isolados (e,f).....95

Figura 48 - A relação entre a taxa de trabalho (W) e a frequência ventilatória (ciclos por minuto), para vários níveis de ventilação por minuto ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) na posição supino(a,b), prona (c,d) e para pulmões isolados (e,f) em juvenis (a,c,e) e adultos (b,d,f) de *Chelonoidis carbonarius*.....96

Figura 49 - Contribuição do trabalho elástico (E) e não elástico (Ne) e o trabalho total (T) para os volumes de 0,6ml (verde) e 4ml (azul) em juvenis (a,c,e) e os volumes de 10ml (vermelho) e 20ml (azul) em adultos (b,d,f) com mudanças nos níveis da ventilação da bomba por minuto (V_P) na posição supino (a,b), prona (c,d) e para os pulmões isolados (e,f).....97

Figura 50 - Proporção relativa do trabalho requerido para inflar os pulmões (azul), a caixa torácica (vermelho) comparado com o trabalho total da ventilação (verde), para os volumes de 0,3ml e 4ml em juvenis (a) e os volumes de 5ml e 20ml em adultos (b) de *Chelonoidis*

carbonarius. Os valores estão representados pela média, os valores do desvio padrão da média foram ocultadas para melhor visualização98

Figura 51 - Trabalho mecânico na posição supino para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 3,42% e 4,26% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 13,68% e 12,80%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p<0,05$; * $p<0,01$; * $p<0,001$99

Figura 52 - Trabalho mecânico na posição prona para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 7,19% e 7,71% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 17,97% e 15,42%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p<0,05$; * $p<0,01$; * $p<0,001$100

Figura 53 - Trabalho mecânico para os pulmões isolados em juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 1,62% e 1,37% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 8,11% e 8,22%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p<0,05$; * $p<0,01$; * $p<0,001$100

Lista de tabelas

Tabela 1 - Sequência das temperatura aos quais os animais foram submetidos durante a respirometria. As temperaturas foram alteradas de modo aleatório.....	36
Tabela 2 - Volume do espaço morto (ml) para juvenis e adultos em <i>Chelonoidis carbonarius</i>	39
Tabela 3 - Caracterização do padrão de ventilação individual e para cada temperatura experimental. S = simples ventilações; E= episódios ventilatórios.....	40
Tabela 4 - Regressão linear da relação $\log_{10}$ -frequência respiratória (f_R) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) em diferentes faixas de temperatura para Testudines adultos.....	53
Tabela 5 - Regressão linear da relação $\log_{10}$ -volume corrente (V_C) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) em diferentes faixas de temperatura para Testudines adultos.....	53
Tabela 6 - Regressão linear da relação $\log_{10}$ -ventilação total ($\dot{V}_E$) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) em diferentes faixas de temperatura para Testudines adultos.....	55
Tabela 7 - Regressão linear da relação $\log_{10}$ -excreção de gás carbônico ($\dot{V}CO_2$) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) em diferentes faixas de temperatura para Testudines adultos.....	55
Tabela 8 - Regressão linear da relação $\log_{10}$ -consumo de oxigênio ($\dot{V}O_2$) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) em diferentes faixas de temperatura para Testudines adultos.....	56
Tabela 9 - Comparação da massa corpórea e esqueleto entre juvenis e adultos (kg). Os dados são apresentados pela média e o desvio padrão.....	58
Tabela 10 - Regressão linear da relação $\log_{10}$ -consumo de oxigênio ($\dot{V}O_2$) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) em 21°C-29°C para Testudines adultos.....	59
Tabela 11 - Valores esperados e obtidos para juvenis de <i>Chelonoidis carbonarius</i> para a relação $\log_{10}$ -consumo de oxigênio ($\dot{V}O_2$) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) em diferentes faixas de temperatura para Testudines adultos.....	59

Tabela 12 - Volumes pulmonares em supino, prona e para os pulmões em Juvenis e adultos de <i>Chelonoidis carbonarius</i>	73
Tabela 13 - Regressão linear da relação $\log_{10}$ -volume de repouso (V_{Lr}) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) nas posições supino, prona e para os pulmões isolados. O valor do intercepto é representado pelo antilog_{10} , enquanto a inclinação pelo valor de $\log_{10}$	75
Tabela 14 - Regressão linear da relação $\log_{10}$ -volume pulmonar máximo (V_{Lm}) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) nas posições supino, prona e para os pulmões isolados. O valor do intercepto é representado pelo antilog_{10} , enquanto a inclinação pelo valor de $\log_{10}$	77
Tabela 15 - Valores de complacência estática nas posições supino, prona e para os pulmões isolados em <i>Chelonoidis carbonarius</i> . Os valores são dados pela média e o desvio padrão.....	78
Tabela 16 - Complacência estática em Testudines ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$).....	82
Tabela 17 - Regressão linear da relação $\log_{10}$ - C_{est} e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) em Testudines nas posições supino, prona e para os pulmões isolados. O valor do intercepto é representado pelo antilog_{10} , enquanto a inclinação pelo valor de $\log_{10}$	84

Lista de símbolos e abreviações

C_{est}	Complacência estática
C_{din}	Complacência dinâmica
EO_2	Oxigênio extraído durante a inspiração
f'	Frequência instantânea
f_E	Frequência de episódios ventilatórios
FeO_2	Fração de oxigênio expirado
f_R	Frequência respiratória
$f_{Repisódio}$	Frequência ventilatória por episódio
R	Resistência
RER	Taxa de troca gasosa
$T_{episódio}$	Duração dos episódios
T_{EXP}	Duração da expiração
T_{INSP}	Duração da inspiração
T_{PNV}	Período não-ventilatório
T_{VENT}	Duração de um ciclo ventilatório
$\dot{V}_{ef}$	Ventilação efetiva
V_C	Volume corrente
V_D	Volume do espaço morto
$\dot{V}_E$	Ventilação por minuto
$\dot{V}_E / \dot{V}O_2$	Volume de ar para absorver 1 ml de oxigênio

$\dot{V}_E/\dot{V}CO_2$Volume de ar para remover 1 ml de gás carbônico
 V_{Lm}Volume pulmonar máximo
 V_{Lr}Volume pulmonar de repouso
 V_{Lr}/V_{Lm}Porcentagem de volume pulmonar de repouso
 $\dot{V}CO_2$Liberação de gás carbônico
 $\dot{V}O_2$Consumo de oxigênio
 WTrabalho mecânico da ventilação

Sumário

Resumo.....	7
Abstract	8
1. Fisiologia respiratória em répteis - Aspectos gerais.....	23
1.1 Introdução	23
1.1.1 Ventilação.....	23
1.1.2 O padrão de ventilação em répteis.....	24
1.1.3 Efeitos da temperatura sobre a ventilação em répteis.....	25
1.1.4 Efeito do tamanho corporal sobre a fisiologia respiratória.....	25
1.1.5 Estrutura pulmonar de Reptília.....	27
1.1.6 A estrutura pulmonar em Testudines.....	29
1.2 Justificativa	31
Capítulo I.....	33
1. Padrão ventilatório e trocas gasosas em diferentes temperaturas.....	34
2. Objetivos	35
2.1 Objetivo Geral	35
2.2 Objetivo específico.....	35
3. Material e métodos	35
3.1 Animais	35
3.2 Determinação do padrão ventilatório e das trocas gasosas	36
3.3 Tratamento estatístico	39
4. Resultados e discussão	39
4.1 Padrão ventilatório e consumo de gases para juvenis e adultos	39
4.2 Relações alométricas interespecíficas	51
5. Conclusões	60
Capítulo II	62
1. Mecânica ventilatória em <i>Chelonoidis carbonarius</i>	63
2. Objetivos	63
2.1 Objetivo Geral	63
2.2 Objetivos específicos.....	63
3. Material e métodos	64

3.1 Preparação dos animais	64
3.2 Determinação dos volumes pulmonares e da complacência estática	64
3.3 Complacência dinâmica	66
3.4 Trabalho mecânico	68
3.5 Resistência.....	69
3.6 Tratamento estatístico.....	70
4. Resultados e discussão	71
4.1 Volumes pulmonares.....	71
4.2 Complacência estática	77
4.3 Complacência dinâmica	84
4.4 Resistência.....	89
4.5 Trabalho mecânico	94
5. Conclusões	101
Considerações finais.....	101
Referências bibliográficas	103
Apêndices	113

1. Fisiologia respiratória em répteis - Aspectos gerais

1.1 Introdução

1.1.1 Ventilação

O sistema respiratório de vertebrados apresenta diversidades quanto a morfologia e a mecânica ventilatória. Peixes de ventilação aérea e anfíbios, por exemplo, utilizam a expansão e compressão da cavidade bucal para o bombeamento de ar entre o meio e o órgão de respiração aérea. Já nos amniotas utiliza-se a ventilação por aspiração, que consiste na expansão da região cranial da cavidade pleuroperitoneal, gerando dessa maneira, uma pressão sub-atmosférica (negativa) que direciona o ar para dentro dos pulmões (BRAINERD, 1999; KARDONG, 2011; TAYLOR et al., 2010). Na maioria dos répteis, os gradientes de pressão responsáveis pela entrada e saída de ar nos pulmões ocorrem em razão dos movimentos das costelas (PERRY; DUNCKER, 1978; GLASS; WOOD, 1983).

A partir da distribuição filogenética dos mecanismos de ventilação pulmonar (figura 1), fica evidente que a ventilação pela bomba bucal evoluiu antes da ventilação por aspiração e tal transição ocorreu de forma abrupta, não existindo nenhum vertebrado que possua um mecanismo intermediário (BRAINERD, 1999; KARDONG, 2011), porém, os dois mecanismos podem ser utilizados em uma mesma espécie, como por exemplo no lagarto *Uromastix microlepis* (KLEIN et al., 2002).

Figura 1. Evolução do mecanismo de ventilação pulmonar em vertebrados. Adaptado de Brainerd (1999).

1.1.2 O padrão de ventilação em répteis

Tratando-se do padrão ventilatório dos répteis, o mesmo pode ser regular ou intermitente, no qual simples ventilações, consistindo de uma exalação seguida de uma inspiração, ou conjuntos de ventilações são separadas por longos períodos não ventilatórios (também denominados de apnéicos) de duração variada, respectivamente (figura 2), (GLASS; WOOD, 1983; MILSOM; VITALIS, 1984; VITALIS; MILSOM, 1986a, 1986b; ANDRADE; ABE, 1999). A interrupção da atividade respiratória parece ser uma característica geral da ventilação pulmonar em vertebrados ectotérmicos, levando a sugerir de que não há um controle preciso da ventilação (GLASS; WOOD, 1983; VITALIS; MILSOM, 1986a), evidenciado pelas mudanças exibidas no padrão ventilatório diante alterações nas concentrações dos gases atmosféricos (GLASS; BURGGREN; JOHANSEN, 1978; BENCHETRIT; DEJOURS, 1980; WEST; BURGGREN, 1982; MILSOM; CHAN, 1986; WEST; SMITS; BURGGREN, 1989; SMATRESK, 1990) e alterações na temperatura (KINNEY; MATSUURA; WHIT, 1977; WOOD; GLASS; JOHANSEN, 1977; GLASS; HICKS; RIEDESEL, 1979; ANDRADE ; ABE, 1999; KLEIN et al., 2002).

Figura 2. Padrão ventilatório do crocodilo do Nilo (*Crocodylus niloticus*) e do Jabuti (*Testudo pardalis*, atualmente *Stigmochelys pardalis*). Conjuntos de ventilações ou simples ventilações são separados por períodos não ventilatórios de duração variada. Adaptado de Glass e Wood (1983).

1.1.3 Efeitos da temperatura sobre a ventilação em répteis

Existe uma relação entre as variáveis respiratórias e as mudanças na temperatura corporal. Variações na temperatura corporal em répteis são uma variável marcante, e como já citada, de impacto em características fisiológicas. Para estes animais, existe uma forte dependência de fontes de calor externo para termorregularem, resultando em variações diárias e sazonais da temperatura corpórea, e consequentemente, variações na taxa metabólica (BENNETT; DAWSON, 1976; BOUTILIER et al., 1997; TOLEDO et al., 2008).

Dentro de limites toleráveis, um aumento da temperatura corpórea atua elevando a maioria dos processos fisiológicos (SCHMIDT, 2002). Em ectotérmicos, mudanças da temperatura corpórea acarretam em ajustes ventilatórios que visam atender o aumento da demanda metabólica (GLASS; WOOD, 1983; ANDRADE; ABE, 1999). Dentre as variáveis ventilatórias observadas, o consumo de oxigênio normalmente aumenta com a elevação da temperatura e as respostas ventilatórias e metabólicas à temperatura alterada têm sido objeto de estudo para Testudines (JACKSON, 1971, 1973; JACKSON; PALMER; MEADOW, 1974; KINNEY; MATSUURA; WHIT, 1977; GLASS; HICKS; RIEDESEL, 1979; JACKSON; KRAUS; PRANGE, 1979; GLASS; BOUTILIER; HEISLER, 1985).

1.1.4 Efeito do tamanho corporal sobre a fisiologia respiratória

Animais ectotérmicos geralmente possuem um crescimento indeterminado e, em muitas espécies, uma grande variação entre tamanho de animais juvenis e adultos. Observando as mudanças de tamanho corporal, constata-se uma grande diversidade física, geométrica e biológica, que determina o estilo de vida dos seres vivos. Diante dessa mudança no tamanho de um sistema físico, há a necessidade de reajustes na relação entre seus componentes em nível estrutural e funcional. O termo alometria significa ‘medida diferente’ e é um ramo de estudos que se preocupa com a relação entre tamanho e forma. Para descrever a variação de uma variável biológica dependente com o tamanho dos organismos, é necessário definir uma variável independente comum a todos. Em estudos alométricos, comumente utiliza-se a massa corpórea como variável independente, uma vez que o comprimento dos organismos leva a dificuldades devido à grande diversidade de formas (BARBOSA, 2007).

Embora, uma mudança de tamanho corporal leva geralmente a uma mudança estrutural, anatômica e fisiológica, existe uma similaridade que pode ser descrita por uma dimensão fractal ou por uma lei de potência. Esta última podendo ser nomeada como equação alométrica, e descrita na seguinte forma:

$$Y(X) = aX^b \quad (1)$$

onde Y corresponde a variável dependente, “a” é o intercepto, X a variável independente e “b” é o expoente de escala. Quando o expoente b é igual a 1, entende-se que a relação é isométrica e quando b apresenta valores diferentes de 1, entende-se que a relação é alométrica (BARBOSA, 2007).

Na fisiologia respiratória uma relação alométrica é expressa por $Y = aM^b$, no qual Y representa as várias características quantitativas relacionadas a respiração e ventilação e direciona os seguintes valores de expoente alométrico b. Para vertebrados, em geral, a taxa metabólica apresenta valores médio de “b” entre 0,61 até 0,84, enquanto para o intercepto encontra-se valores médios entre -3,5 até 3 (UYEDA et al., 2017). Na literatura encontram-se bastante dados compilados a respeito da relação taxa metabólica e massa corpórea para temperaturas entre 10-40°C obtidos de répteis e anfíbios (BENNETT; DAWSON, 1976; ANDREWS; POUGH, 1985; GATTEN; MILLER; FULL, 1992). Para Testudines, foram revisados dados da literatura (ULTSCH, 2013), que até então encontravam-se dispersos para alguns grupos ou espécies (HUGHES et al., 1971; BENNETT; DAWSON, 1976; PRANGE; JACKSON, 1976; SANTOS; LAITANO; GENOFRE, 1990; WALLACE; JONES, 2008) e encontraram-se valores de inclinação da regressão de 0,77 e 0,70 para as temperaturas de 20°C e 30°C respectivamente, não muito distantes dos valores encontrados para répteis como um todo: 0,80 em 20°C (ANDREWS; POUGH, 1985) e 0,77 em 30°C (BENNETT; DAWSON, 1976).

Embora para répteis exista uma grande diversidade ecológica e uma longa separação das linhagens existentes, a taxa metabólica em repouso, não apresenta grande variação entre os grupos, indicando uma característica conservada do grupo e por isso, possível de se estabelecer uma relação entre a massa corpórea e o metabolismo para o grupo em geral (BENNETT; DAWSON, 1976). Os mesmos autores encontraram para répteis, na temperatura de 20°C, a seguinte equação:

$$ccO_2/h = 0,102g^{0,80} \quad (2)$$

$$ccO_2/(g \times h) = 0,102g^{-0,20} \quad (3)$$

A temperatura relaciona-se também com o tamanho corporal, uma vez que o tamanho afeta a condutância termal, e assim o comportamento termoregulatório e o metabolismo (McNAB 2002). Portanto, tamanho corporal pode influenciar os ciclos de atividade e dormência sazonais em répteis, como em juvenis e adultos da mesma espécie (ANDRADE; ABE, 1999; DE SOUZA, 2004; TOLEDO et al., 2008). A consequência das mudanças no tamanho corporal na depressão metabólica sazonal, entretanto é pobremente documentada em répteis (TOLEDO et al., 2008).

1.1.5 Estrutura pulmonar de Reptilia

A estrutura pulmonar influencia a mecânica ventilatória e consequentemente os padrões ventilatórios (PERRY, 1998). As variáveis estruturais dos pulmões reptilianos passivas de descrição são: o tipo estrutural, os tipos de parênquima e o padrão de distribuição do parênquima pulmonar (Figura 3). Tratando-se do tipo estrutural, os pulmões podem ser categorizados em: 1) Pulmões unicamerais, no qual apresenta uma simples câmara e ausência de um brônquio intrapulmonar; 2) pulmões paucicamerais, no qual são divididos em um pequeno número de câmaras, mas carecem de um brônquio intrapulmonar; e 3) pulmões multicamerais, que apresentam um número relativamente grande de câmaras comunicando-se independentemente com um simples brônquio intrapulmonar. O parênquima pulmonar compreende ao conjunto dos sistemas trabecular, as partições dos capilares e ao espaço aéreo, sendo distinguindo em três tipos: 1) Parênquima trabecular, o qual aparenta uma trabécula (forma de viga ou haste pequena) repousando diretamente na parede pulmonar; 2) parênquima edicular, no qual a trabécula levantada forma um sistema de cubículos poligonais, mais largos do que compridos; e 3) parênquima faveolar, no qual os cubículos poligonais, aqui chamados de faveolos são mais profundos do que largos. Quanto a distribuição do parênquima, os pulmões podem ser caracterizados como homogêneos ou heterogêneos. Uma distribuição heterogênea permite a presença de regiões mais flexíveis e regiões mais rígidas compondo o mesmo órgão, podendo ser energeticamente vantajosa para o animal, diminuindo assim, o trabalho da ventilação (PERRY; DUNCKER, 1978, 1980, PERRY, 1989, 1998).

Figura 3. Diversidade pulmonar em répteis, quanto ao tipo pulmonar, tipo do parênquima e a distribuição do parênquima. Adaptado de Perry (1998).

Embora tenha-se acreditado que o pulmão do ancestral dos amniotas era do tipo unicameral (PERRY, 1989), foi sugerido recentemente de que os primeiros amniotas possuíam um pulmão do tipo multicameral (Figura 4), que os permitiram uma maior área superficial e uma alta complacência pulmonar, fatores estes, que proporcionaram uma ventilação eficiente no ambiente terrestre. O pulmão do tipo unicameral, encontrado em lagartos e serpentes, caracteriza-se como uma condição apomórfica segundo LAMBERTZ et al., (2015).

Figura 4. Evolução do tipo pulmonar em tetrápodes. O pulmão do tipo multicameral representa a condição plesiomórfica em amniotas. Adaptado de Lambertz et al. (2015).

1.1.6 A estrutura pulmonar em Testudines

Entre os grupos de Répteis, os Testudines, representados por tartarugas, cágados e jabutis, destacam-se por apresentarem características especializadas que não são compartilhadas com qualquer outro grupo. Suas afinidades filogenéticas são ainda objeto de discussão, levando a hipótese que tenham se originado dos amniotas primitivos do Carbonífero Superior. Atualmente, os Testudines, são classificados em 13 famílias com aproximadamente 300 espécies, divididos em duas linhagens que se diferem principalmente pela retração da cabeça, os Cryptodira que retraem a cabeça em forma de “S” no sentido vertical, enquanto os Pleurodira retraem a cabeça recurvando o pescoço no sentido horizontal (POUGH, 2008). O casco representa a característica mais distinta e notável do grupo, o qual, de acordo com sua morfologia, indica as especificidades ecológicas. Os jabutis da família Testudinidae, animais exclusivamente terrestres, apresentam cascos em formas de altas cúpulas e pernas colunares, lembrando pernas de elefantes. Os pulmões dos Testudines são multicamerais e apresentam grande diversidade entre os táxons (PERRY, 1998; LAMBERTZ;

BÖHME; PERRY, 2010). Durante a ontogenia, a traqueia origina-se a partir da faringe posterior ventral, bifurcando-se nos brônquios extrapulmonares e desenvolvendo os primórdios pulmonares (*Lungenanlagen*). Seguidas ramificações originam as câmaras, sub-câmaras e os nichos pulmonares (HESSER, 1905; BROMAN, 1940a, b *apud* LAMBERTZ; BÖHME; PERRY, 2010). Os pulmões são conectados a carapaça dorsal e caudalmente através da mesopneumonia dorsal, já ventralmente, por sua vez, o pulmão faz contato com o fígado através do mesopneumônio ventral e o pulmão esquerdo faz contato direto com o estômago e indireto com o fígado, através do mesentério ventral. A existência, embora em diferentes graus de um septo pós-pulmonar, além de promover a separação das vísceras, fornece suporte adicional aos pulmões (Figura 5) (Lyson et al., 2014). Devido à fusão das costelas com a coluna vertebral, perda dos músculos intercostais durante a embriogênese e a presença de um plastrão ósseo, não há uma caixa torácica móvel, requerendo atividade ventilatória de músculos abdominais para promover as mudanças de pressão pulmonar (POUGH, 2008; LAMBERTZ; BÖHME; PERRY, 2010; LYSON et al., 2014). Enquanto que na maioria dos amniotas as costelas e os músculos hipaxiais atuam na dupla função de ventilação e estabilização do tronco durante a locomoção, nos Testudines acredita-se que evoluiu uma separação dessas funções, sendo que as costelas passaram a atuar como estabilizadoras do tronco e os músculos abdominais assumiram a função ventilatória (LYSON et al., 2014). A ventilação em Testudines depende, principalmente, da ação conjunta e antagonista dos músculos transverso e oblíquo abdominais. A expiração depende da ação do músculo transverso torácico, que envolve a porção anterior do pulmão, do músculo transverso abdominal, este que abraça a porção posterior da cavidade do corpo e do músculo pulmonalis envolvendo o pulmão. Vale ressaltar que estes músculos também tem papel no controle da fluatibilidade nas espécies do meio aquático. A ação inspiratória fica a cargo do músculo oblíquo abdominal, localizado entre os membros posteriores e a carapaça, em conjunto com o músculo serrátil que localiza-se entre os membros anteriores e a carapaça, havendo para estes dois últimos músculos, participação na locomoção. Para ocorrer um ciclo ventilatório, os músculos transverso abdominal e torácico contraem-se e comprimem o pulmão, diminuindo o espaço dentro da cavidade e aumentando a pressão pulmonar, consequentemente expelindo o ar. Para a inspiração ocorrer, há o relaxamento da musculatura associada à expiração, e os músculos oblíquo abdominal e serrátil contraem e aumentam o volume da cavidade corpórea, deslocando as vísceras para baixo, expandindo assim os pulmões e desse modo diminuindo a pressão intrapulmonar e promovendo a entrada de ar (POUGH, 2008; LYSON et al., 2014). Desse modo, sugere-se que a partir do momento em que a ventilação não exigiu mais a

flexibilidade do tronco nos Testudines, a formação de uma carapaça rígida foi possível, levando primeiramente em ordem cronológica, a origem de um aparato ventilatório pulmonar exclusivo, pelo menos 50 milhões de anos antes do surgimento da carapaça (LYSON et al., 2014).

Figura 5. Disposição dos pulmões (Lu), em um esquema transversal do tronco de Testudines através da vista caudal. Dmp, mesopneumonia dorsal; Dm, mesenterio dorsal; M, câmara medial do pulmão; I, brônquio intrapulmonar; L, câmara lateral do pulmão; E, esôfago; Pps, septo pós-pulmonar; St, Estômago; Vmp, mesopneumônio ventral; Vm, mesentério ventral; Li, fígado. Adaptado de Lyson et al. (2014).

1.2 Justificativa

A relação taxa metabólica e tamanho, encontra-se dispersa para Testudines, para *Chelonoidis carbonarius* os dados disponíveis (BAU, 2016) verificam a ventilação e o consumo de oxigênio apenas em adultos, em 25°C e sem a influência de mudanças de temperatura.

Além das mudanças do consumo de oxigênio sofrerem influência do tamanho dos animais, a fase de vida é fator determinante em tais mudanças, principalmente no que se refere aos gastos energéticos empreendidos pelos juvenis em relação ao crescimento corpóreo, os indivíduos em diferentes fases de crescimento não se distinguem somente pela produção metabólica, mas também porque há diferenças significativas no gasto metabólico total (WIESER, 1994).

Muito pouco se conhece sobre a relação entre o trabalho da ventilação e o padrão ventilatório ou respostas respiratórias de ventilações irregulares para répteis (VITALIS; MILSOM, 1986a). Em Testudines, o conhecimento sobre a função do sistema respiratório é restrito a algumas espécies (KLEIN; CODD, 2010), dessa maneira, o presente trabalho tem como objetivo analisar o padrão ventilatório e as trocas gasosas em diferentes temperaturas,

além de verificar de que modo a fase juvenil e adulta, i.e. diferentes tamanhos, em *Chelonoidis carbonarius* (Cryptodira: Testudinidae) influenciam a mecânica ventilatória nesta espécie.

A partir dos resultados obtidos neste trabalho, espere-se compreender melhor o funcionamento e a importância do sistema respiratório em juvenis e adultos da espécie estudada, assim, contribuindo com outros trabalhos da literatura, buscando o entendimento do funcionamento do sistema respiratório na ordem Testudines, especificamente em *Chelonoidis carbonarius* (Spix, 1824). Desse modo, serão analisados os seguintes aspectos: 1) padrão de ventilação; 2) trocas gasosas; 3) mecânica da ventilação, determinada a partir das complacências estática e dinâmica; e 4) relações alométricas quanto as variáveis quantitativas pulmonares.

Capítulo I

Padrão ventilatório e trocas gasosas em diferentes temperaturas para juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius* (Spix, 1824)

1. Padrão ventilatório e trocas gasosas em diferentes temperaturas

As mudanças na respiração e no metabolismo, ao longo do desenvolvimento dos vertebrados basais, ocorrem através da: (1) diferenciação das estruturas envolvidas na troca e transporte de gás durante a organogênese; (2) pelo aumento do tamanho corporal, afetando a taxa metabólica e a troca e transporte de gases por convecção e difusão; e (3) devido as transições em meio respiratório, por exemplo em anfíbios, metamorfoseando de larvas aquáticas de respiração aquática, para juvenis terrestres e de ventilação aérea. Em embriões de répteis, a troca gasosa por difusão passa para a convecção interna e após a eclosão dos ovos os animais já realizam ventilação aérea com pulmões totalmente funcionais. O surgimento da circulação sanguínea, da hemoglobina e dos pulmões, ocorre antes da eclosão dos ovos (figura 6), sendo que da fase juvenil até a fase adulta podem ocorrer mudanças na área superficial respiratória, isoformas de hemoglobina e mudanças no escopo aeróbico e anaeróbico (BURGGREN; PINDER, 1991).

Figura 6. Desenvolvimento cardiovascular e respiratório em répteis. Adaptado de Burggren e Pinder (1991).

Répteis são um modelo biológico interessante para verificar as diferenças entre variáveis respiratórias em juvenis e adultos, visto que após a eclosão dos ovos, estes animais diferem muito pouco dos adultos.

Chelonoidis carbonarius apresenta grande aumento da massa corpórea de juvenis para adultos. Dados obtidos desta espécie em cativeiro na Colômbia, indicam para nascituros (17g-40,7g) e para adultos havendo registros de até 6600g (não se informou a idade), indicando assim, um aumento de 388 vezes da massa corpórea. A maior massa registrada para a espécie não foi encontrada na literatura, porém há valores em adultos de *Chelonoidis denticulata* de até 27,5kg. A maturidade sexual pode ser aferida pelo comprimento da carapaça segundo Medem et al. (1979), sendo 17,3 cm para machos e 18,6 cm para fêmeas.

A comparação de variáveis respiratórias entre juvenis e adultos, influenciadas por alterações na temperatura, pode ser indicativa de como juvenis e adultos regulam a sua

ventilação e o consumo de oxigênio visando atender as demandas metabólicas e a manutenção da homeostase ácido-base.

2. Objetivos

2.1 Objetivo Geral

Determinar o padrão ventilatório e as trocas gasosas em juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius*, mediante variações agudas de temperatura.

2.2 Objetivo específico

(1) Verificar se há diferenças entre o padrão ventilatório e as trocas gasosas entre as diferentes temperaturas.

(2) Analisar as diferenças entre o padrão ventilatório e as trocas gasosas entre juvenis e adultos.

(3) Determinar relações alométricas interespecíficas quanto as variáveis ventilatórias estudadas.

3. Material e métodos

3.1 Animais

Foram utilizados dez espécimes de *Chelonoidis carbonarius*, de ambos os sexos, cinco adultos apresentando média e desvio padrão da massa corpórea de $2,14 \pm 0,34$ kg, e cinco recém nascidos com 50 ± 20 g. Os adultos utilizados nesse trabalho apresentaram $23,1 \pm 0,81$ cm de comprimento da carapaça, indicando terem atingido a maturidade sexual.

Os animais foram obtidos do Jacarezário da Universidade Estadual Paulista “Júlio Mesquita Filho” (UNESP), em Rio Claro, durante o mês de dezembro de 2015 e após o transporte, foram mantidos no Biotério de Tetrápodes Silvestres do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, da Universidade de São Paulo, durante 2 meses até o início dos experimentos. O biotério manteve-se em temperatura controlada (25°C), sob o ciclo de luz (12h claro/escuro) e os animais, em número pares, foram mantidos em caixas de polipropileno contendo serragem, trocada semanalmente. A alimentação foi baseada em frutas e verduras oferecidas três vezes por semana e água *ad libitum*. Os indivíduos ficaram em jejum por sete dias antes do início dos experimentos, a fim de evitar interferências da digestão sobre as respostas observadas. A pesquisa foi realizada

sobre a Licença SISBIO de número: 35221-8 e protocolo CEUA USP-Campus de Ribeirão Preto, número: 16.5.835.59.0.

3.2 Determinação do padrão ventilatório e das trocas gasosas

Os animais receberam uma máscara sobre as narinas pelo menos 12 horas antes da experimentação, permitindo recuperar-se do distúrbio do manuseio e a se acostumar a usar a máscara. Foram utilizadas diferentes máscaras, apropriado para o tamanho de cada grupo. Para os animais adultos, foi utilizado um colar de cachorro para evitar dos animais retraírem o pescoço e removerem a máscara.

Os animais, em normóxia, foram colocados individualmente em uma estufa BOD e submetidos à respirometria aberta seguindo o método de Glass et al. (1978) durante 72 horas, submetidos a mudanças agudas e aleatórias de temperatura: 15°C, 25°C e 35°C, a cada 24 horas (Tabela 1). A máscara, colocada sob as narinas do animal, teve acoplado um pneumotacógrafo (Tubo Fleisch), o qual, conectado por tubos com um transdutor de pressão (PT-100B), mediu a entrada e saída de ar na máscara. Outro tubo de saída foi conectado aos analisadores de gases, primeiro através uma seringa contendo sílica gel, seguido pelo CA10 analisador de gás carbônico e em sequência pelo PA10 analisador de oxigênio (SABLE SYSTEMS), que mediram a produção de gás carbônico e o consumo de oxigênio, respectivamente.

Tabela 1. Sequência das temperaturas aos quais os animais foram submetidos durante a respirometria. As temperaturas foram alteradas de modo aleatório.

		Temperatura na estufa		
	Animal			
Juvenis	1	25°C	35°C	15°C
	2	15°C	35°C	25°C
	3	35°C	15°C	25°C
	4	15°C	35°C	25°C
	5	25°C	15°C	35°C
Adultos	6	25°C	15°C	35°C
	7	15°C	35°C	25°C
	9	35°C	15°C	25°C
	10	15°C	25°C	35°C
		24h	48h	72h
		Tempo		

Juntamente com os sinais de pressão, os sinais dos analisadores de gases foram transformados pelo UI-2 (SABLE SYSTEMS), gravados e analisados em um sistema de

aquisição de dados (Expedata 1.0.17), obtendo dessa maneira os dados referente à ventilação pulmonar, ao consumo de oxigênio e à liberação de gás carbônico para posterior análise. A figura 7 apresenta o setup do experimento de respirometria.

Figura 7. Esquema do aparato utilizado na respirometria aberta para juvenis e adultos em *Chelonoidis carbonarius*. (1) Estufa BOD; (2) Transdutor de pressão; (3) Sílica gel (4) CA10 analisador de Gás carbônico; (5) PA10 Analisador de oxigênio; (6) UI-2 e (7) Sistema de aquisição de dados (Expedata 1.0.17).

Para a calibração da ventilação e dos gases, cada máscara utilizada apresentava um conector, que durante os experimentos manteve-se fechada. A calibração ocorreu através da movimentação de diferentes volumes de ar e concentrações de O_2 e CO_2 conhecidos, sendo obtidas regressões lineares para as mascaras usadas em juvenis e de adultos ($r^2 > 0,90$). A equação para cada reta da regressão que foi utilizada para calcular o volume corrente, consumo de O_2 e excreção de CO_2 para cada máscara confeccionada está disponível nos apêndices A-D.

Para análise dos dados foram selecionados registros de duração apropriada para cada temperatura: Para os registros em $15^\circ C$ foram selecionados 6 horas de duração, para $25^\circ C$ foram selecionados 4 horas e 2 horas foram escolhidas para a temperatura de $35^\circ C$ (JACKSON; PALMER; MEADOW, 1974; LEE; MILSOM, 2016). Os registros escolhidos para a análise correspondiam ao período noturno, pelo menos 12 horas após os animais

receberem as máscaras, pois diurnamente os animais apresentam maior frequência respiratória (GLASS; HICKS; RIEDESEL, 1979). Dessa maneira, optou-se por registros contínuos que apresentaram padrão ventilatório mais regular, considerado representativo para a resposta ventilatória em repouso em cada nível de temperatura.

Para analisar as variáveis ventilatórias mediante as mudanças de temperatura, foram extraídos os seguintes dados: frequência respiratória (f_R), frequência dos episódios ventilatórios (f_E), frequência ventilatória durante os episódios ventilatórios ($f_{\text{Repisódio}}$), duração dos episódios ventilatórios ($T_{\text{Episódio}}$), volume corrente (V_C), duração da expiração (T_{EXP}), duração da inspiração (T_{INSP}), duração total de um ciclo ventilatório ($T_{\text{VENT}} = T_{\text{EXP}} + T_{\text{INSP}}$), duração de um período não ventilatório (T_{PNV}), consumo de oxigênio ($\dot{V}O_2$) e produção de gás carbônico ($\dot{V}CO_2$).

A partir dos dados obtidos, foi possível estabelecer: ventilação por minuto ($\dot{V}_E = \dot{V}_C \times f_R$), a taxa de troca gasosa ($RER = \dot{V}CO_2 / \dot{V}O_2$), o *air convection requeriment* ($\dot{V}_E / \dot{V}O_2$ e $\dot{V}_E / \dot{V}CO_2$), e a frequência instantânea ($f' = 60/T_{\text{VENT}}$).

Para obter a fração de oxigênio expirado (F_{EO_2}):

$$FeO_2 = 20,95 - \frac{\dot{V}O_2}{\dot{V}_E} \times 100 \quad (4)$$

Os dados obtidos do F_{EO_2} foram utilizados para calcular a taxa de extração de oxigênio (EO_2):

$$EO_2 = - \frac{FeO_2 \times 100}{20,95} + 100 \quad (5)$$

O volume de ar (ml) que corresponde ao espaço que não realiza trocas gasosas (traqueia, brônquios extrapulmonares) é denominado de volume do espaço morto (V_D) e pode ser medido através do preenchimento de água nessas estruturas ou através do cálculo do volume do cilindro: $V = \pi \cdot Raio^2 \cdot Altura$. Os valores obtidos para *Chelonoidis carbonarius* apresentaram diferenças significativas entre juvenis e adultos (tabela 2). A partir desses valores foi possível calcular a ventilação que ocorre apenas nas regiões de trocas gasosas, comumente denominada de ventilação efetiva ($V_{ef} = V_C - V_D$).

Tabela 2. Volume do espaço morto (ml) para juvenis e adultos em *Chelonoidis carbonarius*.

Animal	Massa (kg)*	V_D (ml)
Juvenil 1	0,064	0,12
Juvenil 2	0,084	0,12
Juvenil 3	0,09	0,16
Juvenil 4	0,088	0,17
Adulto 6	2,254	2,75
Adulto 7	2,523	3,72
Adulto 9	2,295	3,60
Adulto 10	2,175	3,78

* Os valores de massa corpórea foram obtidos antes dos animais serem eutanaziados, não correspondendo aos valores durante os experimentos de respirometria.

3.3 Tratamento estatístico

Foi utilizado o *software GraphPad Prism 5.0* para a realização das análises estatísticas e construção das figuras. Para comparar as relações existentes entre as variáveis respiratórias mediante as diferentes temperaturas, foi aplicado o teste estatístico não paramétrico Friedman, seguido pelo teste de comparação múltipla de Dunn. Comparando-se as variáveis ventilatórias entre os grupos juvenis e adultos, foi utilizado o teste de Mann-Whitney. Para analisar a relação alométrica destas variáveis, para Testudines, foi realizada uma regressão linear e obtida a equação alométrica. Valores de p abaixo ou igual 0,05 foram considerados significantes.

4. Resultados e discussão

4.1 Padrão ventilatório e consumo de gases para juvenis e adultos

O padrão ventilatório exibido por juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius*, em todas as temperaturas testadas foi do tipo intermitente, resultado esperado para répteis (Figura 8).

Figura 8. Padrão ventilatório encontrado para juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius*. Presença de ventilações por episódios em 15°C (1) e presença de simples ventilações separadas por períodos não ventilatórios de duração variada em 35°C (2). Os dois registros apresentam duração de 10 minutos.

O padrão ventilatório encontrado em *Terrapene ornata* (GLASS; HICKS; RIEDESEL, 1979) e as observações do padrão ventilatório para juvenis e adultos de *Chelonia mydas* (JACKSON; KRAUS; PRANGE, 1979) em diferentes temperaturas apresentou-se de modo particular para cada animal, não sendo possível categorizar em que temperatura ou qual fase de vida, juvenis e adultos optaram por apresentar simples ventilações ou episódios ventilatórios. A caracterização do padrão ventilatório em *Chelonoidis carbonarius* (tabela 3) observou em adultos (15°C e 35°C) maior preferência pela ventilação por episódio em detrimento de simples ventilações.

Tabela 3. Caracterização do padrão de ventilação individual e para cada temperatura experimental, em porcentagem de padrão apresentado durante registro analisado. S = simples ventilações; E= episódios ventilatórios.

	Animal	15°C	25°C	35°C
Juvenis	1	S-9% - E-91%	S-0,3% - E-99,7%	S-81,1% - E-18,9%
	2	S-56,7% - E-43,3%	S-11,5% - E-88,5%	S-2,2% - E-97,8%
	3	S-94,9% - E-5,1%	S-43,9% - E-56,1%	S-50,6% - E-49,4%
	4	S-3,7% - E-96,3%	S-1,3% - E-98,7%	S-0,4% - E-99,6%
	5	S-3,2% - E-96,8%	S-60,2% - E-39,8%	S-10,6% - E-89,4%
Adultos	6	S-21,6% - E-78,4%	S-62,9% - E-37,1%	S-6,1% - E-93,9%
	7	S-25,2% - E-74,8%	S-24,5% - E-75,5%	S-10% - E-90%
	9	E-100%	S-1% - E-99%	S-1,6% - E-98,4%
	10	S-48,7% - E-51,3%	S-37,1% - E-62,9%	S-14,3% - E-85,7%

Os valores obtidos para as variáveis ventilatórias e para a troca gasosa nas temperaturas: 15°C, 25°C e 35°C estão descritos no apêndice E.

A frequência de episódios ventilatórios, juntamente com o número de ventilações encontradas para cada episódio bem como a duração dos episódios é demonstrada na figura 9. Para fins descritivos, ventilações próximas, porém espaçadas não foram consideradas como um episódio, dessa maneira a f_E (episódios.min⁻¹) para juvenis ($0,11 \pm 0,08$ em 15°C, $0,37 \pm 0,14$ em 25°C e $0,61 \pm 0,25$ em 35°C), indicam aumento de mais de 5 vezes entre 15°C-35°C, enquanto nenhuma diferença significativa foi constatada para o grupo dos adultos ($0,42 \pm 0,53$ em 15°C; $1,24 \pm 0,73$ em 25°C; $0,90 \pm 0,36$ em 35°C). O número de ventilações para cada episódio não apresentou diferenças significativas em juvenis ($2,10 \pm 0,96$ em 15°C; $2,48 \pm 1,30$ em 25°C; $2,23 \pm 0,95$ em 35°C) e adultos ($2,59 \pm 1,71$ em 15°C; $2,33 \pm 1,27$ em 25°C; $5,18 \pm 2,14$ em 35°C) embora tenha dobrado nas comparações entre 15°C-35°C. A duração dos episódios (segundos), não indicou diferenças para juvenis ($18,43 \pm 9,44$ em 15°C; $11,71 \pm 3,91$ em 25°C; $10,21 \pm 2,97$ em 35°C) embora apresentou menores valores com o aumento da temperatura. Para adultos ($27,76 \pm 20,12$ em 15°C; $16,28 \pm 9,22$ em 25°C; $33,62 \pm 12,39$ em 35°C) houve aumento significativo entre 25°C-35°C.

Figura 9. Relação entre a temperatura e a frequência de episódios (a), número de ventilações por episódio (b) e o tempo de duração dos episódios (c) para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, * $p < 0,05$ comparado com 15°C. Para adultos, & $p < 0,05$ comparado com 25°C. † $p < 0,05$ comparando juvenis com adultos.

A figura 10 demonstra que a duração da ventilação (segundos) para juvenis ($7,92 \pm 2,02$ em 15°C ; $4,90 \pm 0,91$ em 25°C ; $4,69 \pm 1,64$ em 35°C), e adultos ($9,24 \pm 1,81$ em 15°C ; $5,94 \pm 0,40$ em 25°C ; $4,94 \pm 0,51$ em 35°C) apresentou queda de 59,22% e 53,46%, respectivamente entre 15°C - 35°C . Essa queda ocorreu devido a diminuição da duração da inspiração e expiração (T_{INSP} e T_{EXP}) com o aumento de temperatura. T_{INSP} e T_{EXP} (segundos) para juvenis e adultos apresentaram diferenças significativas entre as temperaturas 15°C - 35°C , sendo que juvenis apresentaram em 35°C redução aproximada de 60%, ambos para T_{INSP} ($5,28 \pm 1,14$ em 15°C ; $3,51 \pm 0,83$ em 25°C e $3,11 \pm 0,96$ em 35°C) e T_{EXP} ($2,64 \pm 0,97$ em 15°C ; $1,39 \pm 0,20$ em 25°C e $1,58 \pm 0,79$ em 35°C). Adultos apresentaram redução de 63% para T_{INSP} ($5,90 \pm 0,52$ em 15°C ; $4,26 \pm 0,27$ em 25°C e $3,70 \pm 0,48$ em 35°C) e de 37% para T_{EXP} ($3,35 \pm 1,39$ em 15°C ; $1,68 \pm 0,36$ em 25°C e $1,24 \pm 0,22$ em 35°C). Para o padrão ventilatório, juvenis e adultos não diferiram significativamente em T_{INSP} , T_{EXP} , T_{VENT} , porém juvenis apresentaram menores valores em 35°C para o $T_{\text{episódio}}$ e maiores resultados em 25°C e 35°C para o T_{PNV} .

O aumento de temperatura levou a diminuição considerável no período não ventilatório (T_{PNV}) para ambos os grupos. Entre 15°C - 35°C , juvenis apresentaram uma queda de 87% para o P_{NVT} ($801,52 \pm 597,71$ segundos em 15°C ; $190,57 \pm 104,77$ segundos em 25°C ; $107,35 \pm 22,39$ segundos em 35°C), enquanto adultos diminuíram o T_{PNV} em 92% ($509,36 \pm 657,33$ segundos em 15°C ; $48,26 \pm 28,85$ segundos em 25°C ; $42,88 \pm 30,00$ segundos em 35°C). A maior duração do período não ventilatório foi de 1,5 horas em um dos juvenis estudados à temperatura de 15°C durante o período noturno, valor este modesto, comparado com duração de 8 a 9 horas registrado para *Terrapene ornata*, no período noturno a 5°C (GLASS; HICKS; RIEDESEL, 1979). A relação frequência ventilatória e o período não ventilatório ocorreu de modo inversamente proporcional com o aumento de temperatura. Embora na literatura encontra-se a relação T_{PNV} com a frequência respiratória, Glass e Wood (1983) criticam o uso desta para animais de ventilação intermitente, dessa maneira, além da frequência respiratória, foi calculada a frequência instantânea (f°). A frequência instantânea infere a frequência respiratória, caso o animal exibisse ventilação constante. Os valores encontrados para a frequência instantânea (ventilação.min⁻¹), em todos os animais amostrados quase dobraram comparando-se 15°C - 35°C (juvenis: $8,41 \pm 2,03$ em 15°C ; $13,85 \pm 3,06$ em 25°C ; $15,92 \pm 5,67$ em 35°C ; adultos: $6,92 \pm 1,56$ em 15°C ; $10,85 \pm 1,07$ em 25°C ; $13,83 \pm 1,86$ em 35°C). A figura 11 demonstra o comportamento das variáveis discutidas acima nas três temperaturas testadas.

Figura 10. Relação entre a temperatura e o tempo de inspiração (a), o tempo de expiração (b) e o tempo total da ventilação (c) para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, * $p < 0,05$ comparado com 15°C. Para adultos, + $p < 0,05$ comparado com 15°C.

Figura 11. Relação entre a temperatura e o período não ventilatório (a) e a frequência instantânea (b) para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, * $p < 0,05$ comparado com 15°C. Para adultos, + $p < 0,05$ comparado com 15°C.

A frequência instantânea, comportou-se de modo semelhante a frequência respiratória com o aumento da temperatura.

Comparando-se juvenis com adultos, a frequência de episódios (f_E) atingiu valores maiores para adultos, sendo significativamente diferente apenas em 25°C. O número de ventilações por episódio foi maior para juvenis nesta temperatura, porém sem mudanças significativas, indicando que mesmo que juvenis tenham utilizados preferencialmente simples ventilações ao invés de episódios ventilatórios para esta temperatura, quando exibiram episódios, os mesmos apresentaram maior número de ventilações por episódio. A frequência instantânea não diferiu significativamente entre os grupos, mas mostrou maiores valores em juvenis.

A frequência respiratória (ventilação.min⁻¹) aumentou significativamente em mais de 4 vezes nas comparações de temperatura entre 15°C-25°C e 15°C-35°C para juvenis (0,22±0,20 em 15°C; 0,95±0,72 em 25°C; 1,09±0,75 em 35°C) enquanto em adultos aumentaram mais de 5 vezes em 15°C-35°C e triplicaram entre 15°C-25°C (0,72±0,80 em 15°C; 2,32±0,39 em 25°C; 4,07±0,61 em 35°C). Enquanto a frequência instantânea não diferenciou entre juvenis e adultos, a frequência respiratória diferiu-se totalmente, apresentando valores significativamente maiores para adultos nas temperaturas de 25°C e 35°C.

As modificações da frequência respiratória levaram a mudanças na ventilação por minuto. A figura 12 demonstra que o volume corrente (padronizado pela massa corpórea) embora tenha atingido menores valores em 25°C tanto para juvenis (14,10±10,24 ml.kg⁻¹ em 15°C; 9,91±5,91 ml.kg⁻¹ em 25°C; 12,21±10,73 ml.kg⁻¹ em 35°C) como para adultos (17,53±9,72 ml.kg⁻¹ em 15°C; 10,07±4,76 ml.kg⁻¹ em 25°C; 14,81±3,78 ml.kg⁻¹ em 35°C) não apresentou diferenças significativas, levando a conclusão que o pronunciado aumento de mais de 4 vezes no $\dot{V}_E$ (ml.kg⁻¹.min⁻¹) entre 15°C-35°C ocorrido em juvenis (1,92±0,57 em 15°C; 6,23±1,62 em 25°C; 9,44±6,14 em 35°C) e o acréscimo de mais de 7 vezes em adultos (7,79±3,26 em 15°C; 22,68±9,06 em 25°C; 59,86±15,74 em 35°C) ocorreram devido ao grande aumento da frequência respiratória. Corroborando com esses resultados, em *Chelonia mydas* houve um aumento de 16 vezes na frequência entre 5°C-15°C sem apresentar mudanças significativas no volume corrente (GLASS; HICKS; RIEDESEL, 1979).

O volume corrente (padronizado pela massa corpórea) não diferiu entre os grupos, indicando que para cada unidade de massa corpórea dos animais, um volume necessário foi

estabelecido independente de tamanho ou da fase de vida. Logo, a maior frequência respiratória em adultos sem diferenças significativas para o volume corrente (ml.kg^{-1}) levaram a maior ventilação em todas as temperaturas.

Figura 12. Relação entre temperatura e a frequência respiratória (a), o volume corrente padronizado pela massa corpórea (b) e a ventilação minuto padronizada pela massa corpórea (c), para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, * $p < 0,05$ comparado com 15°C. Para adultos, † $p < 0,05$ comparado com 15°C. ‡ $p < 0,05$ comparando juvenis com adultos.

O consumo de oxigênio ($\dot{V}O_2$) apresentou mudanças significativas com a temperatura para a relação 15°C-35°C. Juvenis apresentaram um aumento de quase 6 vezes ($0,21 \pm 0,03 \text{ ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ em 15°C; $0,61 \pm 0,13 \text{ ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ em 25°C; $1,18 \pm 0,37 \text{ ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ em 35°C) e para adultos em mais de 4 vezes ($0,07 \pm 0,03 \text{ ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ em 15°C; $0,23 \pm 0,09 \text{ ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ em 25°C; $0,29 \pm 0,07 \text{ ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ em 35°C). Em *Terrapene ornata* o $\dot{V}O_2$ aumentou 3,7 vezes para comparações de 5°C-15°C, sendo registrado aumento de quase 4 vezes da razão $\dot{V}_E$

$\dot{V}O_2$, causado devido ao aumento da $\dot{V}_E$ e não na absorção de oxigênio ($\dot{V}O_2$) (GLASS; HICKS; RIEDESEL, 1979). Para a espécie *Trachemys scripta elegans*, ocorreu aumento do $\dot{V}O_2$ (4 vezes) e uma queda no $\dot{V}_E / \dot{V}O_2$ comparando 10°C-30°C, não indicando relação entre temperatura e $\dot{V}_E$, justificando queda no $\dot{V}_E / \dot{V}O_2$ com o aumento da temperatura (JACKSON, 1971).

Como mostra a figura 13, *Chelonoidis carbonarius* apresentou aumento no $\dot{V}O_2$ nas temperaturas de 15°C-35°C, porém a relação $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ (ml.kg⁻¹.min⁻¹) não demonstrou mudanças significativas para adultos (129,80±58,59 em 15°C; 123,61±81,62 em 25°C; 207,15±18,20 em 35°C) e apresentou queda significativa em juvenis em 25°C-35°C (8,98±2,69 em 15°C; 10,30±2,47 em 25°C; 7,31±2,74 em 35°C).

Figura 13. Relação entre temperatura e o consumo de oxigênio (a), e $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ (b), para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, **p<0,01 comparado com 15°C; #p<0,05 comparado com 25°C. Para adultos, +p<0,05 comparado com 15°C. †p<0,05 comparando juvenis com adultos.

Enquanto para *Terrapene ornata* o aumento da temperatura levou ao aumento do $\dot{V}_E$, $\dot{V}O_2$ e da razão $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ (GLASS; HICKS; RIEDESEL, 1979), nesse trabalho, encontramos que o aumento ocorrido do $\dot{V}_E$ e $\dot{V}O_2$ resultou em uma diminuição do $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ em juvenis e não promoveu mudanças significativas em adultos. Nossos resultados assemelham-se com o encontrado para *Trachemys scripta*, no qual o aumento de 4 vezes no $\dot{V}O_2$ entre 10°C-30°C não acarretou em mudanças significativas no $\dot{V}_E$, consequentemente a razão $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ diminuiu 4 vezes para as temperaturas testadas (JACKSON; PALMER; MEADOW, 1974). Mudanças na ventilação total, no consumo de oxigênio e da razão $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ podem ser explicadas devido a taxa de variação do $\dot{V}_E$ e $\dot{V}O_2$, para as temperaturas estudadas. Para os juvenis, a taxa de aumento do $\dot{V}O_2$ foi maior que o $\dot{V}_E$ entre 15°C-35°C (5,62 comparado com 4,92), sendo esse o fator da queda do $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$. Em adultos, a taxa de aumento do $\dot{V}O_2$ foi menor comparada ao

$\dot{V}_E$ (4,14 comparado a 7,68), desse modo aumentado a razão $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$, embora não tenha apresentado diferenças significativas. Contrariando as nossas observações e as de Jackson, Palmer e Meadow (1974), em *Terrapene ornata* a queda do $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ ocorreu com a diminuição da temperatura, ocorrendo devido ao processo de inatividade e a exposição sazonal ao frio (GLASS; HICKS; RIEDESEL, 1979), porém os autores justificam que um baixo $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ durante a hibernação, além de ser uma vantagem energética, limita a perda de água. O consumo de oxigênio mostrou-se diferente entre juvenis e adultos, o $\dot{V}O_2$ para juvenis em 15°C foi 3 vezes maior do que para adultos, quase 3 vezes mais em 25°C e mais de 4 vezes na temperatura de 35°C. O $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ por sua vez mostrou que juvenis necessitaram menos volume de ar para extração de oxigênio, em 15°C juvenis utilizaram 7% do volume requerido para adultos na mesma temperatura, 8% para 25°C e 4% em 35°C. Ao somar o consumo de oxigênio ($\text{ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$) aéreo e aquático para juvenis de *Rheodytes leukops* (0,48), *Elusor macrurus* (0,61), *Elseya albagula* (0,12), *Elseya latisternum* (0,24) e *Emydura signata* (0,28) em 23°C (CLARK; GORDOS; FRANKLIN, 2008) os valores médios foram menores comparados para juvenis em 25°C nesse trabalho (0,61) igualando somente para *Elusor macrurus*.

Faz sentido pensar que o $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ e o $\dot{V}_E/\dot{V}CO_2$ devam permanecer constante mediante mudanças na taxa metabólica, para isso, as variações no $\dot{V}_E$ devem levar a variações proporcionais no $\dot{V}O_2$ e no $\dot{V}CO_2$ a fim de garantir a homeostase ácido-base. Diferentemente dos homeotérmicos, répteis não apresentam indícios de um aumento diretamente proporcional entre $\dot{V}_E$ e $\dot{V}O_2$, levando a diminuição da razão $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ e $\dot{V}_E/\dot{V}CO_2$ com o aumento da temperatura e acarretando no aumento do PCO_2 arterial e uma queda no pH (JACKSON, 1971; JACKSON; PALMER; MEADOW, 1974). Ectotérmicos de ventilação aérea regulam sua ventilação para ajustar o pH, reduzindo a razão $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ e $\dot{V}_E/\dot{V}CO_2$, levando a alterações na constante de ionização das proteínas plasmáticas, preservando a carga proteica mediante o aumento da temperatura e prevenindo mudanças nas atividades enzimáticas, nas trocas iônicas e da água (STINNER; HARTZLER, 2000).

Visto que a relação $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ indica a quantidade necessária de volume de ar para extrair 1 ml de O_2 , as diferenças encontradas para juvenis entre 15°C-35°C, podem estar relacionadas a captação do gás oxigênio. Logo, se fez necessário observar como se deu a extração de oxigênio (%) nas temperaturas diferentes. Para juvenis ($9,15 \pm 2,80$ em 15°C; $10,86 \pm 1,97$ em 25°C; $5,56 \pm 5,79$ em 35°C) verificou diferenças na relação 15°C-35°C, enquanto não apresentou mudanças significativas para adultos ($20,01 \pm 0,51$ em 15°C; $19,74 \pm 0,81$ em 25°C;

20,46±0,04 em 35°C). O oxigênio extraído (EO_2) apresentou mudanças significativas para juvenis (56,31±13,36% em 15°C; 48,14±9,42% em 25°C; 73,45±27,63% em 35°C) não havendo mudanças para adultos (4,47±2,43% em 15°C; 5,75±3,85% em 25°C; 2,32±0,20% em 35°C) (Figura 14). Diante dessa averiguação, a extração do gás oxigênio comporta-se inversamente proporcional ao $\dot{V}_E / \dot{V}O_2$, indicando uma maior captação de gás oxigênio para juvenis em 35°C comparado a 15°C. Para *Trachemys scripta elegans*, mais da metade do oxigênio foi extraído em 35°C, enquanto comparando 10°C-30°C o coeficiente de extração de oxigênio aumentou 7 vezes (JACKSON, 1971; JACKSON; PALMER; MEADOW, 1974). Comparando juvenis com adultos, a menor necessidade de volume de ar para extração do oxigênio faz sentido ao constatar que o animal apresentou uma maior fração de extração de gás oxigênio, o EO_2 em juvenis foi 12 vezes maior do que os registrados para adultos em 15°C, mais de 8 vezes para 25°C e mais de 31 vezes para 35°C. As possíveis explicações para o consumo de oxigênio ser mais pronunciado em juvenis do que em adultos, serão discutidas no item 4.2 deste capítulo.

Figura 14. Relação entre temperatura e a fração de O_2 expirado (a) e a fração de O_2 extraído de gás inspirado (b), para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, #p<0,05 comparado com 25°C. †p<0,05 comparando juvenis com adultos.

A excreção do gás carbônico ($ml.kg^{-1}.min^{-1}$) aumentou com a temperatura em juvenis (0,14±0,03 em 15°C; 0,67±0,10 em 25°C; 1,33±0,46 em 35°C) apresentando aumento de 9,5 vezes para as temperaturas 15-35°C, enquanto para adultos aumentou 10 vezes para as temperaturas 15-35°C (0,03±0,02 em 15°C; 0,19±0,09 em 25°C; 0,30±0,09 em 35°C). A taxa

de aumento do $\dot{V}CO_2$ foi maior do que a do $\dot{V}_E$ para os dois grupos analisados, levando a uma queda na razão $\dot{V}_E/\dot{V}CO_2$ ($\text{ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$) com o aumento da temperatura para juvenis ($13,97 \pm 1,83$ em 15°C ; $9,36 \pm 1,96$ em 25°C ; $6,50 \pm 2,30$ em 35°C) e apresentou o menor valor em 25°C para adultos, embora não tenha apresentado diferenças significativas ($226,14 \pm 11,51$ em 15°C ; $153,26 \pm 111,25$ em 25°C ; $205,11 \pm 14,95$ em 35°C) (figura 15). Uma alta taxa de eliminação de VCO_2 com o aumento da temperatura pode estar relacionado a liberação do gás carbônico a fim de controlar a alcalinidade sanguínea. Assim como verificado para o $\dot{V}O_2$ e para relação $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$, a excreção de gás carbônico foi maior em juvenis do que em adultos nas três temperaturas testadas. Para 15°C juvenis apresentaram mais de 4 vezes o $\dot{V}CO_2$ do que em adultos, para 25°C essa relação foi de 3,5 vezes maior e mais de 4 vezes para 35°C . A relação $\dot{V}_E/\dot{V}CO_2$ foi menor para juvenis do que para adultos. Nas temperaturas de 15°C e 25°C juvenis apresentaram apenas 6% dos valores apresentados para adultos, enquanto que para 35°C esse valor chegou a 3%.

Figura 15. Relação entre temperatura e a excreção de gás carbônico (a), $\dot{V}_E/\dot{V}CO_2$ (b), para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Os valores foram comparados pelo teste *Friedman* seguido pelo teste de comparação múltipla de *Dunn*. Para juvenis, ** $p < 0,01$ comparado com 15°C . Para adultos, + $p < 0,05$ comparado com 15°C . † $p < 0,05$ comparando juvenis com adultos.

A taxa de aumento do $\dot{V}CO_2$ se deu diferente do $\dot{V}O_2$, consequentemente interferindo nos valores da taxa de troca gasosas que aumentaram com a temperatura para juvenis ($0,64 \pm 0,12$ em 15°C ; $1,11 \pm 0,17$ em 25°C ; $1,12 \pm 0,07$ em 35°C) e para adultos ($0,57 \pm 0,25$ em 15°C ; $0,85 \pm 0,25$ em 25°C ; $1,01 \pm 0,12$ em 35°C) (figura 16). As mudanças do *RER* ocorrem mediante alterações da temperatura (BENNETT; DAWSON, 1976). Os autores indicam que

exposições agudas a baixas temperaturas levam a valores entre 0,4-0,5 atingindo o equilíbrio em 0,7. Os valores encontrados em 15°C podem indicar o uso de gorduras na via metabólica ou podem ser explicados devido a retenção de CO₂ no sangue na forma de HCO₃⁻ (KAYSER, 1940).

Os valores maiores do que 1 encontrados para juvenis em 25°C e 35°C e para adultos em 35°C fazem sentido ao verificar que a excreção de CO₂ foi maior do que o consumo de O₂ para estes animais nessas temperaturas. Portanto reforça-se a ideia de que em altas temperaturas, a diminuição do pH levou a juvenis e adultos excretarem mais CO₂ a fim de manterem a homeostase ácido-base. A taxa de troca gasosa não diferiu entre adultos e juvenis, embora juvenis mostraram valores maiores para esta variável podendo ser um indicativo de que os adultos reteram maior CO₂ e por isso apresentaram menores valores para *RER*.

Figura 16. Relação entre temperatura e a taxa de troca gasosa, para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, * $p < 0,05$ comparado com 15°C. Para adultos, + $p < 0,05$ comparado com 15°C.

Conforme mostra a figura 17, a ventilação efetiva (ml.kg⁻¹.min⁻¹) apresentou aumento significativo em 15°C-35°C para juvenis (0,85±0,02 em 15°C; 2,95±0,19 em 25°C; 5,13±3,85 em 35°) e adultos (2,63±1,83 em 15°C; 6,49±2,82 em 25°C; 11,06±7,93 em 35°). Juvenis apresentaram menores valores do que adultos, sendo significativos apenas em 15°C. O volume do espaço morto é muito maior em animais grandes, indicando que adultos precisam ventilar mais para levar o ar até os tecidos de troca gasosa. Porém, ao padronizar o volume do espaço morto pela massa, eliminamos o fator tamanho e observamos que não há diferenças

entre os grupos, portanto o maior consumo de gás oxigênio em juvenis não ocorre devido a uma maior ventilação efetiva, pelo menos em 25°C e 35°C e sim porque os mesmos conseguem extrair mais oxigênio.

Figura 17. Relação entre temperatura e a ventilação efetiva por minuto ($\dot{V}_e$), para juvenis (azul) e adultos (verde) em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. Para juvenis, * $p < 0,05$ comparado com 15°C. Para adultos, † $p < 0,05$ comparado com 15°C. †* $p < 0,05$ comparando juvenis com adultos.

4.2 Relações alométricas interespecíficas

As diferenças encontradas entre juvenis e adultos, podem ser consequência de mudanças no tamanho ao invés de características da fase de vida. Em lagartos, 88% da mudança na taxa metabólica ocorreram devido a mudanças na massa corpórea, comparado com a ação da temperatura e do estado repouso/atividade (ANDREWS; POUGH, 1985). De modo a verificar se mudanças no tamanho dos animais estudados, levaram aos ajustes fisiológicos, as variáveis analisadas foram plotadas numa relação log-log com a massa corpórea a fim de observar como esses dados se distribuem em diferentes temperaturas ao longo de um gradiente de escala.

O apêndice F informa os dados encontrados na literatura para Testudines, em repouso e em normóxia, indicando a temperatura que o animal foi submetido, a massa corpórea, frequência respiratória, volume corrente, ventilação total, consumo de oxigênio e excreção de gás carbônico. A partir destes dados juntamente com os dados obtidos para *Chelonoidis carbonarius*, foram realizadas as regressões lineares e encontradas as equações que caracterizam essas relações nas faixas de temperaturas: 10°C-20°C; 21°C-29°C; >30°C.

A figura 18 demonstra a relação da frequência respiratória pela massa corpórea. Os coeficientes de determinação não indicaram forte correlação para todas as faixas de

temperatura (10°C-20°C: $r^2=0,32$; $P<0,01$; $F= 10,21$, para 21°C-29°C: $r^2=0,26$; $P<0,001$; $F= 14,05$ e para $>30^\circ\text{C}$: $r^2=0,01$; $P>0,1$; $F= 0,20$). A relação se deu de modo negativa para a faixa de temperatura de 21°C-29°C, indicando que animais maiores apresentam uma menor frequência respiratória, relação semelhante para a faixa de temperatura $>30^\circ\text{C}$, porém não há suporte de que haja correlação entre frequência respiratória e massa corpórea para as temperaturas mais altas. A faixa de temperatura que apresentou maior coeficiente de determinação foi entre 10°C-20°C, porém contrariando a tendência, os valores de frequência respiratória aumentaram com a massa. A baixa correlação com o tamanho, observada, pode ser um indicativo que para esses animais o padrão ventilatório pode ser independente do tamanho corporal.

Figura 18. Relação log-log da frequência respiratória (min^{-1}) e massa corpórea (kg) em Testudines para 11°C-20°C (a), 21°C-29°C (b) e $>30^\circ\text{C}$ (c).

As relações obtidas através das regressões lineares estão na tabela 4.

Tabela 4. Regressão linear da relação $\log_{10}$ -frequência respiratória (f_R) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) em diferentes faixas de temperatura para Testudines.

Variável	Temperatura	$\log_{10}$ -Inclinação (b)	$\log_{10}$ -Intercepto (a)	Antilog $_{10}$ -Intercepto (a)	r^2	N
f_R (min^{-1})	10°C-20°C	$0,4550 \pm 0,1424$	$-0,1062 \pm 0,0903$	$0,7830 \pm 1,2311$	0,32	23
	21°C-29°C	$-0,2588 \pm 0,06905$	$-0,0014 \pm 0,0945$	$0,9968 \pm 0,8044$	0,26	40
	>30°C	$-0,06266 \pm 0,1397$	$0,2314 \pm 0,1208$	$1,7037 \pm 1,3206$	0,01	18

O volume corrente (ml) apresentou forte correlação com o tamanho nas três faixas de temperatura estudadas: 10°-20°C ($r^2=0,60$; $P<0,0001$; $F= 30,31$), 21°-29°C ($r^2=0,83$; $P<0,0001$; $F= 142,60$) e >30°C ($r^2=0,89$; $P<0,001$; $F= 107,10$) (figura 19).

Figura 19. Relação log-log do volume corrente (ml) e massa corpórea (kg) em Testudines para 11°C-20°C (a), 21°C-29°C (b) e >30°C (c).

Na literatura encontra-se a inclinação de 1,04 para mamíferos (STAHL, 1967), valor próximo a inclinação encontrada para Testudines em >30°C (tabela 5).

Tabela 5. Regressão linear da relação $\log_{10}$ -volume corrente (V_C) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) em diferentes faixas de temperatura para Testudines adultos.

Variável	Temperatura	$\log_{10}$ -Inclinação (b)	$\log_{10}$ -Intercepto (a)	Antilog $_{10}$ -Intercepto (a)	r^2	N
V_C (ml)	10°C-20°C	$1,200 \pm 0,2180$	$1,060 \pm 0,1440$	$11,4815 \pm 1,3931$	0,60	21
	21°C-29°C	$1,004 \pm 0,0841$	$0,9385 \pm 0,0885$	$8,6796 \pm 1,2260$	0,83	30
	>30°C	$1,150 \pm 0,1111$	$1,142 \pm 0,0874$	$13,8675 \pm 1,2229$	0,89	16

A figura 20 mostra as regressões obtidas para a ventilação ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$), a maior correlação ocorreu em 21°C - 29°C ($r^2=0,90$; $P<0,0001$; $F= 249,50$), seguida das temperaturas de 10°C - 20°C ($r^2=0,89$; $P<0,0001$; $F= 170,7$) e $>30^\circ\text{C}$ ($r^2=0,85$; $P<0,0001$; $F= 90,60$). Em todas as faixas de temperaturas analisadas, os animais apresentaram aumento da ventilação ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) devido a grande correlação positiva existente entre tamanho e volume corrente (ml), mesmo que para a frequência respiratória, não ocorreu aumento da variável comparada a massa corpórea em todas as temperaturas.

Figura 20. Relação log-log da ventilação por minuto ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) e massa corpórea (kg) em Testudines para 10°C - 20°C (a), 21°C - 29°C (b) e $>30^\circ\text{C}$ (c).

Ao observar as inclinações da f_R (-0,25) e V_C (1) na faixa de 21°C - 29°C , espera-se obter uma inclinação de 0,75 para $\dot{V}_E$, visto que a ventilação por minuto é um produto da frequência pelo volume corrente, porém a inclinação encontrada (tabela 6) não atendeu essa lógica e o resultado aproximou-se de uma relação isométrica. Porém vale destacar, que somente para o grupo de 21 - 29°C há dados de f_R e V_C oriundo de animais grandes (cerca de 100kg). A ausência desses dados para as outras faixas de temperatura muito provavelmente influenciou as regressões obtidas. O mesmo vale também para as variáveis de consumo de O_2 e liberação de CO_2 .

Tabela 6. Regressão linear da relação $\log_{10}$ -ventilação por minuto ($\dot{V}_E$) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) em diferentes faixas de temperatura para Testudines adultos.

Variável	Temperatura	Log ₁₀ - Inclinação (b)	Log ₁₀ - Intercepto (a)	Antilog ₁₀ -Intercepto (a)	r ²	N
$\dot{V}_E (ml.min^{-1})$	10°C-20°C	1.554 ± 0.1189	1.105 ± 0.0770	12,7350±1,1939	0,89	22
	21°C-29°C	1.009 ± 0.0638	1.129 ± 0.0675	13,4586±1,1681	0,90	29
	>30°C	1.452 ± 0.1526	1.610 ± 0.1135	40,7380±1,2986	0,85	17

A excreção de gás carbônico em 10°C-20°C ($r^2=0,30$; $P<0,01$; $F= 8,45$) não indicou forte correlação com a massa corpórea, diferentemente do encontrado entre 21°C-29°C ($r^2=0,90$; $P<0,0001$; $F= 299,00$) e >30°C ($r^2=0,94$; $P<0,0001$; $F= 132,90$) (figura 21).

Figura 21. Relação log-log da produção de CO₂ (ml.min⁻¹) e massa corpórea (kg) em Testudines para 10°C-20°C (a), 21°C-29°C (b) e >30°C (c).

Para a excreção do gás carbônico os valores obtidos das regressões estão na tabela abaixo (tabela 7).

Tabela 7. Regressão linear da relação $\log_{10}$ -excreção de gás carbônico ($\dot{V}CO_2$) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) em diferentes faixas de temperatura para Testudines adultos.

Variável	Temperatura	Log ₁₀ - Inclinação (b)	Log ₁₀ - Intercepto (a)	Antilog ₁₀ - Intercepto (a)	r ²	N
$\dot{V}CO_2 (ml.min^{-1})$	10°C-20°C	0.6619 ± 0.2277	-0.7717 ± 0.1689	0,1692±1,4754	0,30	22
	21°C-29°C	0.8758 ± 0.0506	-0.4067 ± 0.0466	0,3920±1,1132	0,90	35
	>30°C	0.5943 ± 0.05155	-0.4259 ± 0.0499	0,3750±1,1217	0,94	10

Conforme mostra a figura 22, o consumo de oxigênio ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) apresentou menor coeficiente de determinação para 10°C - 20°C ($r^2=0,62$; $P < 0,0001$; $F= 44,95$), entre 21°C - 29°C ($r^2=0,90$; $P < 0,0001$; $F= 638,80$) e $>30^{\circ}\text{C}$ ($r^2=0,90$; $P < 0,0001$; $F= 135,20$) obteve-se forte grau de correlação.

Figura 22. Relação log-log do consumo de O_2 ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) e massa corpórea (kg) em Testudines para 10°C - 20°C (a), 21°C - 29°C (b) e $>30^{\circ}\text{C}$ (c).

As regressões lineares podem ser expressas através dos dados obtidos na tabela abaixo (tabela 8).

Tabela 8. Regressão linear da relação $\log_{10}$ -consumo de oxigênio ($\dot{V}\text{O}_2$) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) em diferentes faixas de temperatura para Testudines adultos.

Variável	Temperatura	Log ₁₀ - Inclinação (b)	Log ₁₀ - Intercepto (a)	Antilog ₁₀ - Intercepto (a)	r ²	N
$\dot{V}\text{O}_2$ ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$)	10°C - 20°C	0.9721 ± 0.1450	-0.5587 ± 0.0882	$0,2764 \pm 1,2251$	0,62	28
	21°C - 29°C	0.8506 ± 0.03365	-0.2216 ± 0.0383	$0,6003 \pm 1,0921$	0,90	67
	$>30^{\circ}\text{C}$	0.7859 ± 0.06758	-0.1885 ± 0.0627	$0,6478 \pm 1,1553$	0,90	15

Andrews e Pough (1985) encontraram uma inclinação de 0,80 para lagartos em 20°C, enquanto Ultsch (2013) indicou uma inclinação de 0,81 para Testudines. No presente trabalho, a inclinação obtida para a faixa de temperatura de 21°C-29°C (0,85) assemelha-se mais com o encontrado por Bennet e Dawson (1976) para 10 espécies de Testudines a 20°C (0,86). Na faixa de temperatura >30°C, a inclinação de 0,78 esteve mais próxima do valor de 0,77 encontrado por Bennett e Dawson (1976) para 30°C, porém não muito distante de 0,70 encontrado por Ultsch (2013) em 30°C.

O orçamento energético de um organismo compreende em atender as demandas energéticas relacionadas ao crescimento, manutenção do organismo, atividade e reprodução. Analisando o consumo de oxigênio em Testudines, Ultsch (2013) observou que o valor de expoente da equação alométrica sofria alterações quando se levava em consideração a presença de animais em fase iniciais de desenvolvimento, principalmente porque, para este grupo, os filhotes apresentam pouca ossificação da carapaça comparando-se aos adultos, desta maneira, tornando este tecido mais ativo, requerendo maior consumo de oxigênio e diminuindo o valor do expoente. A presença da carapaça nesses animais leva a incertezas quanto a medida da taxa metabólica, conforme relatado, e Ultsch (2013) excluiu animais em fase de ossificação da carapaça por indicar que o tecido estaria mais ativo comparado com adultos. Por sua vez, Bennett e Dawson (1976), informam que para Testudines adultos, a incerteza gerada pela presença da carapaça se deve a hipótese de que a estrutura totalmente ossificada seria metabolicamente inerte e os autores indicam que muitos trabalhos excluía a massa da carapaça para obter a taxa metabólica específica. No entanto, as regressões entre lagartos, cobras e tartarugas utilizando a massa corpórea bruta, não indicaram diferenças significativas (BENNETT; DAWSON, 1976).

Juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius* apresentaram diferentes graus de ossificação da carapaça (figura 23).

Figura 23. Diferenças encontradas para a ossificação da carapaça em adulto (imagem a esquerda) e juvenil (imagem da direita) em *Chelonoidis carbonarius* em vista dorsal.

A tabela 9 apresenta a massa corpórea e do esqueleto para juvenis e adultos, indicando que juvenis apresentaram uma relação de $4,22 \pm 0,74$ (%) da massa da carapaça com a massa corpórea, enquanto, para adultos esta relação foi de $16,51 \pm 1,96$ (%), sendo um indício que os juvenis obtiveram uma menor fração da carapaça ossificada.

Tabela 9. Comparação da massa corpórea e esqueleto entre juvenis e adultos (kg). Os dados são apresentados pela média e o desvio padrão.

	<i>Juvenis (n=4)</i>	<i>Adultos (n=4)</i>
<i>Massa total (kg)*</i>	$0,082 \pm 0,012$	$2,312 \pm 0,149$
<i>Esqueleto úmido (kg)</i>	$0,023 \pm 0,006$	$0,884 \pm 0,138$
<i>Esqueleto seco (kg)</i>	$0,007 \pm 0,001$	$0,665 \pm 0,130$
<i>Carapaça seca (kg)</i>	$0,004 \pm 0,001$	$0,383 \pm 0,063$

* Os valores de massa corpórea foram obtidos antes dos animais serem eutanaziados, não correspondendo aos valores durante os experimentos de respirometria.

Para determinar se há algum incremento na taxa metabólica associada à imaturidade, pode-se comparar as taxas metabólicas de juvenis com estimativas para adultos de tamanho corporal similar (BENNETT; DAWSON, 1976). Não encontramos animais adultos pesando o equivalente dos juvenis, portanto utilizando os dados da figura 22 (b) como referência, devido a maior correlação e um grande número de indivíduos amostrados. Calculou-se uma nova regressão, excluindo os animais juvenis a fim de inferir qual seria o valor do VO_2 para animais com a mesma massa apresentada pelos juvenis. Esse procedimento busca isolar o fator dos animais pequenos deste estudo serem juvenis e verificar se a diferença encontrada

entre os dois grupos experimentados se deu devido ao tamanho dos animais ou devido a influência da fase de vida. A regressão resultante está na figura 24 e apresentou uma forte correlação ($r^2=0,88$; $P<0,0001$; $F= 469,40$).

Figura 24. Relação log-log do consumo de O_2 ($ml.min^{-1}$) e massa corpórea (kg) em Testudines adultos para: 21°C-29°C.

A partir da nova regressão para o consumo de oxigênio em 21°C-29°C, os dados indicados na tabela abaixo (10) mostram uma pequena diferença no Log_{10} da inclinação (0,8233) comparado com a regressão onde os animais juvenis foram incluídos (0,8506).

Tabela 10. Regressão linear da relação log_{10} -consumo de oxigênio ($\dot{V}O_2$) e log_{10} -massa corpórea (M) em diferentes faixas de temperatura para Testudines adultos.

Variável	Temperatura	Log_{10} - Inclinação (b)	Log_{10} - Intercepto (a)	Antilog $_{10}$ - Intercepto (a)	r^2	N
$\dot{V}O_2$ ($ml.min^{-1}$)	21°C-29°C	$0.8233 \pm$ 0.0380	$-0.1925 \pm$ 0.0428	$0,6419 \pm 1,1035$	0,88	62

A exclusão dos juvenis na regressão para 21°C-29°C diminuiu a inclinação comparado com os adultos, contrariando Ultsch (2013). O valor esperado, comparado com o valor obtido pelos juvenis (tabela 11) pode dar indícios se a diferença do consumo de oxigênio, encontrada entre juvenis e adultos, se deu devido a diferenças no tamanho ou devido a fase de vida.

Tabela 11. Valores esperados e obtidos para juvenis de *Chelonoidis carbonarius* para a relação log_{10} -consumo de oxigênio ($\dot{V}O_2$) e log_{10} -massa corpórea (M) em diferentes faixas de temperatura para Testudines adultos.

Animal	Massa corpórea (kg)	Equação alométrica	Valor esperado ($mlO_2.min^{-1}$)	Valor encontrado ($mlO_2.min^{-1}$)	Diferença (%)
Juvenil 1	0,048	$0,6419M^{0,8233}$	0,0527	0,0395	75
Juvenil 2	0,059		0,0624	0,0313	50
Juvenil 3	0,065		0,0676	0,0346	51
Juvenil 4	0,071		0,0727	0,0458	63
Juvenil 5	0,029		0,0348	0,0153	44
Adulto 6	2,501		1,3654	0,7412	54
Adulto 7	2,244		1,2488	0,2740	22
Adulto 9	2,144		1,2028	0,3758	31
Adulto 10	1,678		0,9830	0,5329	54

Constata-se que os animais juvenis consumiram em média $57 \pm 12(\%)$ dos valores esperados para a massa apresentada, enquanto que os animais adultos consumiram $40 \pm 16(\%)$. Leva-se a precipitada conclusão de que a fase de vida influenciou os juvenis a consumirem mais oxigênio ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) do que adultos. Porém, além das diferenças não serem significativas ($P = 0,4127$), a distribuição dos resíduos (figura 25) indica outros Testudines adultos com uma variação maior do que apresentada pelos juvenis, dessa maneira, excluindo a hipótese de que juvenis de *Chelonoidis carbonarius* apresentam maior consumo de gás oxigênio.

Figura 25. Distribuição logarítmica dos resíduos para o consumo de oxigênio na faixa de temperatura: 21°C - 29°C . Os resíduos de *Chelonoidis carbonarius* juvenis (vermelho) apresentaram maior variabilidade do que para *C. carbonarius* adultos (azul) mas não para alguns adultos analisados (circulo vermelho).

Bennett e Dawson (1976), são categóricos ao informar que para répteis em geral, não há incremento metabólico pela condição de ser juvenil. Acreditamos que para a real constatação da influência da fase de vida na taxa metabólica, é necessário realizar correlações múltiplas para as variáveis que influenciam o metabolismo (fatores ecológicos, fase de vida, tamanho, temperatura, estado repouso/atividade).

Dessa maneira, acreditamos que as diferenças encontradas para o consumo de oxigênio em juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius* ocorreram devido às diferenças de tamanho, em detrimento a fase de vida.

5. Conclusões

Os resultados obtidos para juvenis e adultos em *Chelonoidis carbonarius* indicam que as mudanças ocorridas na ventilação buscaram suprir a demanda de oxigênio com o aumento do metabolismo (BURGGREN; PINDER, 1991), bem como manter a homeostase ácido-base (JACKSON; PALMER; MEADOW, 1974). Juvenis e adultos apresentam diferenças de

tamanho e se comportaram de modo diferente para a frequência respiratória, ventilação total e trocas gasosas. Mudanças na taxa metabólica levaram a alterações na ventilação de modo diferente em juvenis e adultos. O entendimento da mecânica ventilatória pode fornecer mais dados que fundamentam as diferenças encontradas para os grupos.

Capítulo II

Mecânica ventilatória de juvenis e adultos em *Chelonoidis carbonarius* (Spix, 1824)

1. Mecânica ventilatória em *Chelonoidis carbonarius*

Os padrões ventilatórios apresentados mediante as mudanças de temperatura apresentaram características que podem ter relação com a mecânica ventilatória. A compreensão da mecânica do sistema respiratório é apontada como fator de influência para os padrões ventilatórios em répteis, principalmente visando minimizar o custo da ventilação ((PERRY; DUNCKER, 1980; VITALIS; MILSOM, 1986a; VITALIS; MILSOM, 1986b; PAGES; FUSTER; PALACIOS, 1990).

As mudanças de pressão que ocorrem no interior da cavidade celômica, causadas mediante a ação dos músculos utilizados na ventilação, resultam em mudanças nos volumes pulmonares. A influência das vísceras sobre os pulmões pode modificar a mecânica ventilatória, devido a pressão exercida contra a expansão do pulmão, dessa maneira, a verificação de variáveis atreladas a mecânica ventilatória na posição supino e com os pulmões isolados, pode indicar a influência da sobreposição das vísceras sobre a mecânica ventilatória em juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius*.

Na literatura, encontram-se poucos estudos que caracterizam a mecânica respiratória em répteis (CRAGG, 1975; HUGHES; VERGARA, 1978; MILSOM; VITALIS, 1984; KLEIN; ABE; PERRY, 2003). Para Testudines, encontram-se dados para as espécies, *Trachemys scripta* (JACKSON, 1971; VITALIS; MILSOM, 1986a, 1986b), *Caretta caretta* (LUTCAVAGE; LUTZ; BAIER, 1989), *Mauremys caspica* (PAGES; FUSTER; PALACIOS, 1990). Portanto este capítulo busca compreender as mudanças na mecânica do sistema respiratório intacto mediante mudanças de posicionamento, e para os pulmões livres e busca entender de que modo as variações vistos no padrão ventilatório podem ser influenciadas pela mecânica pulmonar.

2. Objetivos

2.1 Objetivo Geral

Verificar aspectos da mecânica ventilatória para juvenis e adultos em *Chelonoidis carbonarius*, nas posições supino, prona e nos pulmões isolados.

2.2 Objetivos específicos

- (1) Determinar valores do volume pulmonar máximo, volume de repouso, valores de complacência estática, complacência dinâmica, trabalho ventilatório e resistência respiratória para juvenis e adultos em *Chelonoidis carbonarius* nas posições supino, prona e para os pulmões isolados.
- (2) Constatar se há diferenças das variáveis acima mencionadas para juvenis e adultos em *Chelonoidis carbonarius* nas posições supino, prona e para os pulmões isolados.
- (3) Verificar relações existentes entre os dados da ventilação dos animais com os valores obtidos através do cálculo do trabalho mecânico da ventilação.
- (4) Determinar relações alométricas interespecíficas quanto as variáveis ventilatórias estudadas.

3. Material e métodos

3.1 Preparação dos animais

Após a realização dos experimentos de respirometria, juvenis ($n=4$, massa corpórea = $0,08 \pm 0,01\text{kg}$) e adultos ($n=4$, massa corpórea = $2,31 \pm 0,15\text{kg}$) foram eutanasiados através de uma injeção intraperitoneal de associação de tiopental (150 mg/kg) e lidocaína (5mg/kg), para se evitar dor e incomodo nos animais durante a aplicação. A dosagem de tiopental causou analgesia e interrompeu a respiração após 20 a 30 minutos, enquanto o coração continuou a bater por horas (KLEIN et al., 2003; PERRY; DUNCKER, 1978, 1980). A confirmação da morte do animal se deu através da constatação da ausência de respostas ventilatórias, ausência do reflexo pupilar e movimentos reflexos das patas ao serem estimuladas com uma pinça. Todo procedimento experimental descrito a seguir foi realizado, primeiramente, no animal em posição de decúbito dorsal (supino), em seguida na posição de decúbito ventral (prona) e por último com os pulmões expostos, mantidos umedecidos com salina 0,9% NaCl. Para expor os pulmões foram retirados o plastrão, com o auxílio de uma serra elétrica, e as vísceras do animal, eliminando assim a pressão exercida sobre o órgão.

3.2 Determinação dos volumes pulmonares e da complacência estática

Para medidas de volumes pulmonares e complacência estática, a traqueia foi canulada através de um cateter ligado a uma torneira de três vias com uma conexão ligada a uma seringa de plástico e outra conexão a um tubo com uma coluna de água de um transdutor de pressão (DELTRAN). O sinal do transdutor de pressão foi amplificado (AECAD 04P) e registrado no sistema de aquisição de dados (PowerLab 8/35) e finalmente registrados no

software Labchart 7.0 (Figura 26). Para calibrar a pressão do transdutor, a coluna de água foi movida de forma gradual num intervalo entre -30 cm e +30 cm e a linha de regressão derivada desta calibração foi usada para obter a relação entre pressão e volume do pulmão (KLEIN et al., 2003; PERRY; DUNCKER, 1978, 1980).

Figura 26 – Aparato experimental utilizado para averiguar os volumes pulmonares e a complacência estática em juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius*. (1) torneira de três vias; (2) transdutor de pressão (DELTRAN); (3) amplificador de sinal (AECAD 04P); (4) sistema de aquisição de dados (PowerLab 8/35); (5) Software Labchart 7.0.

Volumes conhecidos de ar foram retirados do interior dos pulmões com a seringa até a pressão de -10 cmH₂O ser atingida, determinando dessa maneira o volume pulmonar de repouso (V_{Lr}). Em seguida o ar foi adicionado aos poucos a partir de -10 até +20 cmH₂O e posteriormente removido até uma pressão de -10 cmH₂O (KLEIN et al., 2003; PERRY; DUNCKER, 1978, 1980). O volume necessário para esta inflação determina o volume pulmonar máximo (V_{Lm}). Conforme o ar for injetado nos pulmões, as pressões do sistema respiratório com a cavidade abdominal intacta foram registradas pelo programa Labchart 7.0. A determinação da complacência estática seguiu o método de Vitalis e Milsom (1986b). Curvas de volume e pressão (Figura 27) foram construídas para cada animal, sendo a parte mais inclinada da curva de inflação de ar utilizada para obter os dados de pressão e volume necessários para a determinação da complacência estática.

A determinação da complacência estática se deu através da seguinte fórmula:

$$C_{est} = \Delta V / \Delta P \quad (7)$$

No qual ΔV significou a diferença entre o primeiro e o segundo valor do volume registrado e o ΔP indica a diferença entre o primeiro e o segundo valor de pressão relacionados aos volumes selecionados para o cálculo.

Figura 27 – Curva de complacência estática. Os pontos em azul e vermelho indicam a relação pressão e volume durante a inflação e deflação do sistema respectivamente. O trecho em vermelho indica a maior inclinação da curva de inflação, os valores de volume e pressão adquiridos nos pontos iniciais e finais deste trecho foram utilizados para o cálculo da complacência estática.

Ao final de cada procedimento, o sistema era aberto, e repetia-se pelo menos três vezes para cada posição e para os pulmões isolados. A fim de evitar que os pulmões mudassem suas características elásticas entre uma repetição e outra, injetava-se o volume máximo de ar e abria-se o sistema para que o ar saísse passivamente dos pulmões e os mesmos retornassem ao volume de repouso entre cada ciclo de inflação-deflação.

A partir das análises realizadas foram obtidos o Volume pulmonar de repouso (V_{Lr}), volume pulmonar máximo (V_{Lm}), e a complacência estática (C_{est}). Posteriormente, foi calculada a porcentagem do V_{Lr} dos pulmões, que é resultado da razão V_{Lr} / V_{Lm} .

3.3 Complacência dinâmica

A complacência estática limita-se a verificar a relação pressão-volume sem levar em consideração a duração do ciclo ventilatório, portanto, para poder observar mudanças de pressão influenciadas pela relação volume e frequência ventilatória, realizou-se o experimento de complacência dinâmica.

Os animais foram preparados conforme descrito no procedimento para complacência estática, porém, aqui a cânula traqueal foi conectada a um pneumotacógrafo e este a um respirador artificial (Inspira, HARVARD APPARATUS) (figura 28). Volumes conhecidos de ar foram injetados em diferentes frequências através do sistema, o qual concomitantemente mediu os valores de volume e pressão através de um transdutor de pressão (DELTRAN), que registrou diferenças de pressão e enviou para um amplificador de sinal (AECAD 04P), para obtenção do volume o fluxo de ar atravessou o pneumotacógrafo o qual enviou sinais para o espirometro. Os sinais de volume e pressão foram compilados no sistema de aquisição de dados (PowerLab 8/35), e transferidos para o software Labchart 7.0.

Figura 28 – Aparato experimental utilizado para a complacência dinâmica em juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius*. (1) torneira de três vias; (2) pneumotacógrafo; (3) respirador artificial (Inspira, HARVARD APPARATUS); (4) transdutor de pressão (DELTRAN); sistema de aquisição de dados (PowerLab 8/35); (5) amplificador de sinal (AECAD 04P); (6) espirometro; (7) sistema de aquisição de dados PowerLab 8/35; (8) Software Labchart 7.0.

Os volumes inflados foram variados de acordo com o tamanho do animal, para juvenis foram escolhidos os volumes de 0,1ml; 0,3ml; 0,6ml; 0,9ml; 1,2ml; 1,5ml. 2ml; 3ml e 4ml, enquanto que para os adultos os volumes escolhidos foram de 5ml; 10ml; 15ml; 20ml; 25ml e 30ml. As frequências da bomba utilizadas tanto para juvenis como adultos foram 5 min⁻¹; 10 min⁻¹; 15 min⁻¹; 20 min⁻¹; 25 min⁻¹ (exceto para adultos); 30 min⁻¹; 40 min⁻¹ e 50 min⁻¹. Com os dados de volume e pressão, foi construído o gráfico de complacência dinâmica (figura 29) e foram obtidas as curvas de inflação e deflação do sistema respiratório intacto nas posições supino e prona e dos pulmões isolados. A complacência dinâmica caracteriza-se por uma linha perpendicular obtida a partir da imagem da curva volume-pressão. Para calcular a complacência dinâmica (C_{DIN}) usou-se a equação da C_{est} (7), porém, os pontos de volume

utilizados, como referência, representavam o valor de início e fim do fluxo inspiratório (Figura 30) (MILSOM; VITALIS, 1984; VITALIS; MILSOM, 1986b; YORK et al., 2017).

Figura 29 – Curva volume-pressão obtida através da complacência dinâmica. Os círculos em vermelho indicam o início e o fim do fluxo inspiratório. A linha perpendicular, em verde, denota a complacência dinâmica.

3.4 Trabalho mecânico

O trabalho mecânico foi determinado através da análise da curva volume-pressão extraída do experimento de complacência dinâmica (Figura 29). O software ImageJ (ImageJ developers) foi utilizado para calcular as áreas de interesse da curva. Para a calibração da área, mediu-se a área de 1ml/1cm da figura, o qual o valor serviu de referência para obter os valores das áreas calculadas. Para cada curva, uma linha perpendicular foi traçada seguindo o eixo do início do volume até o pico de volume e pressão. A área contida dentro da curva da inflação e a linha que indica a complacência (Figura 30-a) informa o trabalho de resistência ao fluxo durante a inflação, para calcular o trabalho elástico foi medida a área a partir da linha de complacência, até o volume máximo, alcançando a extensão do eixo y (Figura 30-b). O

trabalho total por ventilação é a soma da resistência ao fluxo e do trabalho elástico (VITALIS; MILSOM, 1986b; YORK et al., 2017).

Figura 30 – Curva volume-pressão extraído da complacência dinâmica. (1) Área em azul foi utilizada para o cálculo do trabalho de resistência ao fluxo inspiratório (não elástico); (2) Área em verde foi utilizada para o cálculo do trabalho elástico. Para o cálculo do trabalho total, soma-se os valores obtidos nas duas áreas demarcadas (YORK et al., 2017).

3.5 Resistência

Utilizando a curva volume-pressão, obtida da complacência dinâmica, pode-se obter o valor da resistência, a partir da diferença de pressão encontrada para volumes iguais durante a inflação e a deflação do sistema dividida pelo fluxo:

$$R = \frac{\Delta P}{\left(\frac{V_C}{\left(\frac{60}{f \times 2} \right)} \right)} \quad (8)$$

No qual ΔP indica a diferença de pressão entre dois pontos de isovolume (Figura 31) durante a inflação e a deflação do sistema. O fluxo foi determinado pela relação entre volume

e frequência do ventilador artificial no período de 60 segundos, durante a inflação e deflação do sistema (YORK et al., 2017).

Figura 31 – Curva volume-pressão obtida da complacência dinâmica indicando os pontos de pressão de isovolumes utilizados para o cálculo da resistência.

3.6 Tratamento estatístico

Foi utilizado o *software GraphPad Prism 5.0* para a realização das análises estatísticas e construção das figuras. Para comparar as relações existentes entre as variáveis nas posições supino, prona e dos pulmões isolados, foi aplicado o teste estatístico não paramétrico, denominado de Friedman. As análises de complacência dinâmica, resistência e trabalho mecânico levaram em consideração a interação existente entre as diferentes combinações de volumes e frequências dentro de cada posição e para os pulmões isolados, através da análise de variância para medidas repetidas (ANOVA two-way), seguido pelo pós-teste Bonferroni. Ao comparar cada variável ao estágio de vida (juvenis e adultos) foi utilizado o teste de Mann-Whitney e para analisar a relação alométrica destas variáveis para Testudines, foi realizada uma regressão linear dos valores $\log_{10}$ -transformados no qual obteve-se o valor do intercepto e o valor da inclinação e ambos valores foram utilizados para a fórmula alométrica. Foram considerados significantes, valores de $p \leq 0,05$.

4. Resultados e discussão

4.1 Volumes pulmonares

Os volumes pulmonares nas posições supino, prona e para os pulmões isolados, em juvenis e adultos, foram padronizados pela massa corpórea a fim de remover as diferenças de tamanho entre os grupos (tabela 12). A figura 32 demonstra que para o volume de repouso (V_{Lr}), juvenis não apresentaram diferenças significativas entre as condições testadas ($41,15 \pm 11,01 \text{ ml.kg}^{-1}$ em supino; $59,45 \pm 7,97 \text{ ml.kg}^{-1}$ em prona; $50,57 \pm 31,93 \text{ ml.kg}^{-1}$ para pulmões isolados), embora a posição prona indicou os maiores valores. Em adultos encontrou-se valores significativamente maiores para a posição prona comparada a supino ($21,61 \pm 3,52 \text{ ml.kg}^{-1}$ em supino; $53,39 \pm 9,64 \text{ ml.kg}^{-1}$ em prona; $28,86 \pm 5,37 \text{ ml.kg}^{-1}$ para pulmões isolados). A posição supino permite a sobreposição das vísceras contra os pulmões, desse modo aumentando a pressão sobre o órgão. Ao remover as vísceras, não encontramos diferenças significativas para as comparações com supino e prona, porém o V_{Lr} apresentou maiores valores para os pulmões isolados comparado a posição supino, desse modo indicando que a queda do V_{Lr} na posição supino, deve-se a influência das vísceras.

O V_{Lr} em adultos foi significativamente menor comparado aos juvenis na posição supino ($41,15 \pm 11,01$ em juvenis; $21,61 \pm 3,52$ em adultos). Nas posições prona ($59,45 \pm 7,97$ em juvenis; $53,39 \pm 9,64$ em adultos) e para os pulmões isolados ($50,57 \pm 31,93$ em juvenis; $28,86 \pm 5,37$ em adultos) não foram apontadas diferenças significativas, embora juvenis apresentaram maiores valores. Os valores maiores encontrados para juvenis indicam que o V_{Lr} padronizado pela massa corpórea diminuiu com o tamanho, na posição supino as vísceras dos adultos exercem maior pressão do que em juvenis, dessa maneira acentuando ainda mais a diferença entre os grupos.

O volume pulmonar máximo (V_{Lm}) não apresentou mudanças significativas nos juvenis ($109,12 \pm 10,64 \text{ ml.kg}^{-1}$ em supino; $104,61 \pm 13,35 \text{ ml.kg}^{-1}$ em prona; $234,49 \pm 29,30 \text{ ml.kg}^{-1}$ para pulmões isolados), em adultos, o valor para os pulmões isolados foram significativamente maior comparado a posição prona ($101,70 \pm 3,57 \text{ ml.kg}^{-1}$ em supino; $84,48 \pm 4,29 \text{ ml.kg}^{-1}$ em prona; $157,36 \pm 16,18 \text{ ml.kg}^{-1}$ para pulmões isolados). Os maiores valores encontrados para os pulmões isolados corroboram com a ideia que a pressão das vísceras sobre os pulmões diminui os volumes pulmonares, porém essa ideia contrasta ao comparar os resultados nas posições supino e prona, embora não tenham ocorrido mudanças

significativas, as maiores medias encontradas em supino podem ser um indício que a posição do animal, com os membros expandidos permitiu o aumento da cavidade pleuroperitoneal (BAÚ, 2016).

Existe uma relação negativa entre o (V_{Lm}/W_B) com o aumento do tamanho, em répteis (Tenney, Tenney, 1970), embora não ocorrendo para todas espécies (Perry 1978). Comparando juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius*, o V_{Lm} foi maior para juvenis, porém sem apresentar mudanças significativas em nenhuma das condições testadas (supino: $109,12 \pm 10,64$ em juvenis; $101,70 \pm 3,57$ em adultos, prona: $104,61 \pm 13,35$ em juvenis; $84,48 \pm 4,29$ em adultos, pulmões isolados: $234,49 \pm 29,30$ em juvenis; $157,36 \pm 16,18$ em adultos). O aumento dos volumes padronizados pela massa corpórea (V_{Lr} e V_{Lm}) para juvenis, pode ser explicada pelo fato de animais menores apresentarem maior tamanho relativo dos pulmões, diferenças nutricionais ou então devido aos diferentes estágios de vida (PAGES; FUSTER; PALACIOS, 1990).

Para a relação V_{Lr}/V_{Lm} , juvenis ($37,45 \pm 7,73$ em supino; $56,80 \pm 0,92$ em prona; $22,29 \pm 14,78$ para pulmões isolados) e adultos ($21,35 \pm 4,15$ em supino; $62,92 \pm 8,86$ em prona; $18,24 \pm 1,54$ para pulmões isolados) apresentaram valores para os pulmões isolados 2,55 vezes (juvenis) e 3,45 vezes (adultos) menores do que na posição prona. A razão V_{Lr}/V_{Lm} informa o volume de reserva inspiratória e expiratória, valores menores indicam menor reserva expiratória e maior reserva inspiratória, valores maiores indicam maior reserva expiratória e menor reserva inspiratória. Embora não tenha ocorrido diferenças significativas entre as posições supino e prona, juvenis e adultos obtiveram uma maior reserva expiratória quando os animais estavam na posição prona, visto que para a posição supino o V_{Lr} foi menor. As diferenças ocorreram ao isolar os pulmões, obtendo as menores reservas expiratórias comparado a posição prona, não devido ao menor V_{Lr} (como ocorreu em supino), mas sim devido ao aumento considerado do V_{Lm} ao isolar os pulmões.

Juvenis apresentaram valores significativamente maiores, comparados com adultos, em supino ($37,45 \pm 7,73$ em juvenis; $21,35 \pm 4,15$ em adultos), porém em prona ($56,80 \pm 0,92$ em juvenis; $62,92 \pm 8,86$ em adultos) e para os pulmões isolados ($22,29 \pm 14,78$ em juvenis; $18,24 \pm 1,54$ em adultos) não foram observadas mudanças significativas. O valor maior apresentado para juvenis comparado com adultos na posição supino faz sentido ao constatar que o V_{Lr} foi significativamente menor em juvenis.

Tabela 12. Volumes pulmonares em supino, prona e para os pulmões em Juvenis e adultos de *Chelonoidis carbonarius*

	<i>Juvenis (n=4)</i>			<i>Adultos (n=4)</i>		
	<i>Supino</i>	<i>Prona</i>	<i>Pulmões</i>	<i>Supino</i>	<i>Prona</i>	<i>Pulmões</i>
<i>Massa (kg)</i>		0,08±0,01			2,31±0,15	
<i>Volume máximo (ml)</i>	8,80±0,59	8,45±1,08	19,20±4,37	235±14,72	195±10	365±13,23
<i>Volume máximo (ml.kg⁻¹)</i>	109,12±10,64	104,61±13,35	234,49±29,30	101,70±3,57	84,48±4,29	157,36±16,18
<i>Volume de repouso (ml)</i>	3,28±0,59	4,80±0,63	3,95±2,32	50±9,13	122,50±17,08	66,67±7,64
<i>Volume de repouso (ml.kg⁻¹)</i>	41,15±11,01	59,45±7,97	50,57±31,93	21,61±3,52	53,39±9,64	28,86±5,37
<i>V_{LR}/V_{LM} (%)</i>	37,45±7,73	56,80±0,92	22,29±14,78	21,35±4,15	62,92±8,86	18,24±1,54

Figura 32. Volumes pulmonares de repouso (a,b), máximo (c,d) e a relação entre volume de repouso e máximo (e,f) padronizados pelo peso em juvenis (a,c,e) e adultos (b,d,f) para *Chelonoidis carbonarius* na posição supino (branco), prona (cinza) e para os pulmões isolados (preto). Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p < 0,05$ comparado com supino; # $p < 0,05$, comparado com prona. † $p < 0,05$ comparando juvenis com adultos.

Os dados de volumes pulmonares encontrados na literatura juntamente com os obtidos nesse trabalho (apêndice G) foram utilizados para a obtenção das regressões lineares a fim de verificar a correlação existente entre massa corpórea e volumes pulmonares, em Testudines.

A figura 33 mostra as regressões obtidas para o V_{Lr} . Obteve-se fortes correlações nas posições supino ($r^2=0,94$; $P<0,0001$; $F=131,5$), prona ($r^2=0,79$; $P<0,0001$; $F=42,80$) e para os pulmões livres ($r^2=0,91$; $P<0,001$; $F=48,75$). Para os pulmões livres, os dados obtidos nesse trabalho são os únicos adquiridos para Testudines.

Figura 33. Relações alométricas log-log em Testudines para o volume pulmonar de repouso nas posições supino (azul), prona (vermelho) e para os pulmões livres (bege).

As equações alométricas obtidas das regressões para o V_{Lr} estão descritas na tabela 13. As regressões faltantes indicam que não foram encontrados dados para esta posição na literatura. A inclinação encontrada para *Chelonoidis carbonarius* na posição supino (0,84) foi semelhante ao valor encontrado para répteis (0,84) do que exclusivamente para Testudines (0,92). Na posição prona, posição natural dos animais, *Chelonoidis carbonarius* apresentou inclinação quase isométrica (0,95), valor maior que o encontrado para *Mauremys caspica* (0,74) nessa posição (PAGES; FUSTER; PALACIOS, 1990). *C. carbonarius* apresentou maior inclinação comparado aos demais Testudines (0,84). Para pulmões livres, a inclinação de *Chelonoidis carbonarius* (0,87), foi menor do que apresentado ao incluir demais répteis (0,95).

Tabela 13. Regressão linear da relação $\log_{10}$ -volume de repouso (V_{Lr}) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) nas posições supino, prona e para os pulmões isolados. O valor do intercepto é representado pelo antilog_{10} , enquanto a inclinação pelo valor de $\log_{10}$.

	V_{Lr} (ml)		
	Supino	Prona	Pulmões
<i>Chelonoidis carbonarius</i>	$24,9459M^{0,84}$	$54,0754M^{0,95}$	$31,1172M^{0,87}$
Testudines	$33,4195M^{0,92}$	$74,1310M^{0,84}$	-
Répteis	$35,3997M^{0,84}$	-	$30,9742M^{0,95}$

Uma forte correlação foi apresentada para o V_{Lm} na posição supino ($r^2=0,99$; $P<0,0001$; $F=1167$), prona ($r^2=0,71$; $P<0,001$; $F=26,76$) e para os pulmões livres ($r^2=0,99$;

$P < 0,0001$; $F = 1167$), embora esses últimos foram representados apenas pelos dados extraídos desse trabalho (figura 34).

Figura 34. Relações alométricas log-log em Testudines para o volume pulmonar máximo nas posições supino (a), prona (b) e para os pulmões livres (c).

A tabela 15 indica os valores obtidos das regressões para V_{Lm} . As inclinações encontradas para *Chelonoidis carbonarius* (0,97) são próximas dos valores que englobam os demais Testudines (0,98) e ao inserir dados para répteis, a inclinação diminuiu (0,90). Na posição prona, *C. carbonarius* apresentou valores próximos de uma relação isométrica (0,91), valor maior do encontrado para *Mauremys caspica* (0,88) (PAGES; FUSTER; PALACIOS, 1990). Com a inclusão de demais Testudines a inclinação diminuiu consideravelmente (0,79). O V_{Lm} para os pulmões isolados em *C. carbonarius* obtiveram inclinação de 0,88. Pages e colaboradores (1990) citam que de acordo com os estudos de Tenney e Tenney (1970), o volume pulmonar máximo, para répteis, aumenta em relação a taxa metabólica ($V_{Lm} = Bw^{0,75}$), já Perry (1978) indica para *Pseudemys scripta* a equação $V_{Lm} = 0,019 BW^{1,38}$.

Tabela 14. Regressão linear da relação $\log_{10}$ -volume pulmonar máximo (V_{Lm}) e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) nas posições supino, prona e para os pulmões isolados. O valor do intercepto é representado pelo antilog_{10} , enquanto a inclinação pelo valor de $\log_{10}$.

	V_{Lm} (ml)		
	Supino	Prona	Pulmões
<i>Chelonoidis carbonarius</i>	$102,3293M^{0,97}$	$84,5279M^{0,91}$	$173,3804M^{0,88}$
Testudines	$110,6624M^{0,98}$	$127,3503M^{0,79}$	-
Répteis	$149,2794M^{0,90}$	-	-

4.2 Complacência estática

A tabela 16, mostra os dados obtidos para a complacência estática, padronizados pela massa corpórea ($\text{ml.cmH}_2\text{O.kg}^{-1}$), pelo V_{Lm} ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1} - V_{Lm}$) e pelo V_{Lr} ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1} - V_{Lr}$). A padronização da complacência pela massa corpórea, volume de repouso e pelo volume pulmonar máximo busca anular o efeito do tamanho sobre as variáveis. A padronização pelo V_{Lr} ao invés da massa, foi defendida por PAGES; FUSTER; PALACIOS (1990), pois o volume pulmonar de repouso não é afetado por fatores fisiológicos ou nutricionais, estes que por sua vez podem influenciar a massa corporal, desse modo sendo uma constante mais adequada para se medir essas grandezas pulmonares. Nesse trabalho, optamos por demonstrar e discutir os valores padronizados pela massa e pelos volumes pulmonares, a fim de verificar se a diferença na padronização interfere nos resultados.

Tabela 15. Valores de complacência estática nas posições supino, prona e para os pulmões isolados em *Chelonoidis carbonarius*. Os valores são dados pela média e o desvio padrão.

	<i>Juvenis (n=4)</i>			<i>Adultos (n=4)</i>		
	<i>Supino</i>	<i>Prona</i>	<i>Pulmões</i>	<i>Supino</i>	<i>Prona</i>	<i>Pulmões</i>
<i>Massa (kg)</i>	0,08±0,01			2,31±0,15		
$C_{est}(ml.cmH_2O^{-1})$	0,55±0,20	0,28±0,06	15,34±17,59	15,03±6,29	12,35±5,78	124,04±29,63
$C_{est}(ml.cmH_2O.kg^{-1})$	6,80±2,02	3,50±0,87	178,53±190,53	6,55±2,87	5,46±2,69	53,41±13,70
$C_{est}(ml.cmH_2O^{-1})/V_{Lm}$	0,06±0,02	0,03±0,005	1,20±0,91	0,06±0,03	0,06±0,03	0,34±0,07
$C_{est}(ml.cmH_2O^{-1})/V_{Lr}$	0,18±0,09	0,06±0,01	10,40±14,36	0,33±0,19	0,10±0,04	1,87±0,45

A figura 35 mostra que para a C_{est} ($\text{ml.cmH}_2\text{O.kg}^{-1}$), não houveram diferenças significativas ao comparar a posição supino e prona para juvenis ($6,80 \pm 2,02$ em supino; $3,50 \pm 0,87$ em prona; $178,53 \pm 190,53$ para os pulmões) e adultos ($6,55 \pm 2,87$ em supino; $5,46 \pm 2,69$ em prona; $53,41 \pm 13,70$ para os pulmões), porém para juvenis mostrou aumento de 51 vezes comparando os pulmões isolados com a posição prona, em adultos os maiores valores para pulmões isolados, não acarretou em diferenças significativas. A C_{est} ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1} - V_{Lr}$) também não indicou diferenças significativas ao comparar a posição supino e prona para juvenis ($0,18 \pm 0,09$ em supino; $0,06 \pm 0,01$ em prona; $10,40 \pm 14,36$ para os pulmões) e adultos ($0,33 \pm 0,19$ em supino; $0,10 \pm 0,04$ em prona; $1,87 \pm 0,45$ para os pulmões), porém ao isolar os pulmões houveram diferenças de 173 vezes para juvenis e 18,7 para adultos comparados a posição prona. A C_{est} ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1} - V_{Lm}$) mostrou diferenças significativas de 40 vezes para juvenis ($0,06 \pm 0,02$ em supino; $0,03 \pm 0,005$ em prona; $1,20 \pm 0,91$ para os pulmões) comparando prona com os pulmões isolados, para adultos embora as diferenças entre supino e prona para os pulmões isolados fosse de quase 6 vezes, diferenças não foram percebidas ($0,06 \pm 0,03$ em supino; $0,06 \pm 0,03$ em prona; $0,34 \pm 0,07$ para os pulmões). Adultos e juvenis não diferiram na C_{est} ($\text{ml.cmH}_2\text{O.kg}^{-1}$) (juvenis $6,80 \pm 2,02$ e adultos $6,55 \pm 2,87$ em supino; juvenis $3,50 \pm 0,87$ e adultos $5,46 \pm 2,69$ em prona; juvenis $178,53 \pm 190,53$ e adultos $53,41 \pm 13,70$ para pulmões livres). A C_{est} ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1} - V_{Lr}$) também não indicou diferenças entre os grupos (juvenis $0,18 \pm 0,09$ e adultos $0,33 \pm 0,19$ em supino; juvenis $0,06 \pm 0,01$ e adultos $0,10 \pm 0,04$ em prona; juvenis $10,40 \pm 14,36$ e adultos $1,87 \pm 0,45$ para pulmões livres), embora juvenis apresentaram mais de 5 vezes valores para os pulmões isolados comparados aos adultos. Não houve diferenças para a C_{est} ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1} - V_{Lm}$) (juvenis $0,06 \pm 0,02$ e adultos $0,06 \pm 0,03$ em supino; juvenis $0,03 \pm 0,005$ e adultos $0,06 \pm 0,03$ em prona; juvenis $1,20 \pm 0,91$ e adultos $0,34 \pm 0,07$ para os pulmões livres).

Entre as posições supino e prona, não houveram diferenças em nenhuma das padronizações, observação esperada para a espécie (BAÚ, 2016), indicando que o septo pós pulmonar (SPP) bem desenvolvido nessa espécie exerceu efeito de garantir a complacência em ambas posições, separando completamente os pulmões do restante da cavidade celômica (LAMBERTZ; BÖHME; PERRY, 2010; BAÚ, 2016), porém valores maiores encontrados na posição supino, podem também indicar que embora as vísceras atuem contra a inflação do sistema, facilitam a deflação, tornando o sistema mais complacente. A remoção das vísceras tornou o sistema mais complacente comparado a posição prona, devido ao maior espaço na cavidade, assim permitindo maior expansão dos pulmões.

Figura 35. Complacência estática padronizados pelo peso (a,b), pelo V_{Lr} (c,d) e pelo V_{Lm} (e,f) em juvenis (a,c,e) e adultos (b,d,f) para *Chelonoidis carbonarius* na posição supino (branco), prona (cinza) e para os pulmões isolados (preto). Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p < 0,05$ comparado com supino; # $p < 0,05$, comparado com prona.

Dados da C_{est} para Testudines foram obtidos da literatura (tabela 17) a fim de averiguar como a C_{est} ($ml.cmH_2O^{-1}$), C_{est} ($ml.cmH_2O^{-1}.kg^{-1}$) e a C_{est} ($ml.cmH_2O^{-1} - V_{Lr}$ e V_{Lm}) se comportam mediante mudanças de escala. Para a C_{est} ($ml.cmH_2O^{-1}$) obteve-se forte correlação nas posições supino ($r^2 = 0,96$; $P < 0,0001$; $F = 389,5$), prona ($r^2 = 0,80$; $P < 0,0001$; $F = 39,36$) e para os pulmões isolados ($r^2 = 0,86$; $P < 0,0001$; $F = 94,31$). A C_{est} ($ml.cmH_2O^{-1}.kg^{-1}$) indicou baixa correlação para supino ($r^2 = 0,03$; $P > 0,1$; $F = 0,33$), prona ($r^2 = 0,001$; $P > 0,1$;

$F=0,01$) e para os pulmões isolados ($r^2=0,31$; $P<0,1$; $F=6,88$). Para a C_{est} ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1} - V_{\text{Lr}}$), houve baixa correlação com a massa corpórea na posição supino ($r^2=0,09$; $P>0,1$; $F=1,46$), prona ($r^2=0,17$; $P>0,1$; $F=1,99$) e para os pulmões isolados ($r^2=0,21$; $P>0,1$; $F=3,78$). Para a C_{est} ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1} - V_{\text{Lm}}$), posição supino ($r^2=0,07$; $P>0,1$; $F=1,07$), prona ($r^2=0,07$; $P>0,1$; $F=1,07$) e para os pulmões isolados ($r^2=0,57$; $P<0,1$; $F=6,75$) também mostraram baixa correlação (figura 36).

Tabela 16. Complacência estática total (C_T) e dos pulmões (C_L) em Testudines (ml.cmH₂O⁻¹).

<i>Espécie</i>	<i>Massa (kg)</i>	C_T (ml.cmH ₂ O ⁻¹)	C_L (ml.cmH ₂ O ⁻¹)	<i>Referência</i>
<i>Caretta caretta</i>	30,15±23,40	10,7±4,9	41,7±22,9	(LUTCAVAGE; LUTZ; BAIER, 1989)
<i>Chelonoidis carbonarius</i>	0,08±0,01	0,55±0,20	15,34±17,59	Este estudo
<i>Chelonoidis carbonarius</i>	2,31±0,15	15,03±6,29	124,04±29,63	Este estudo
<i>Chelonoidis carbonarius</i>	3,88±0,48	16,70	59,04	(BAÚ, 2016)
<i>Mauremys caspica</i>	0,28±0,15	3,56±0,32	-	(PAGES; FUSTER; PALACIOS, 1990)
<i>Trachemys scripta</i>	0,73±0,11	5,18±1,97	21,42±5,05	(VITALIS; MILSOM, 1986b)

Figura 36. Relações alométricas log-log em Testudines para a C_{est} (a), C_{est} padronizada pela massa corpórea (b), C_{est} padronizada pelo V_{Lr} (c), e C_{est} padronizada pelo V_{Lm} (d) nas posições supino (azul), prona (vermelho) e para os pulmões isolados (bege).

As equações alométricas obtidas para a C_{est} ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$) C_{est} ($\text{ml.cmH}_2\text{O.kg}^{-1}$) e para a C_{est} ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1} - V_{Lr}$ e V_{Lm}) estão descritas na tabela 18. As inclinações encontradas para a C_{est} ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$) se aproximaram de uma relação isométrica nas posições supino (1,03) e prona (0,98), enquanto pulmões indicaram uma inclinação menor (0,79). Embora a correlação entre C_{est} ($\text{ml.cmH}_2\text{O.kg}^{-1}$) e tamanho corporal foi baixa, a inclinação negativa em prona também foi encontrada para *Mauremys caspica* (PAGES; FUSTER; PALACIOS, 1990) e *Caretta caretta* (LUTCAVAGE; LUTZ; BAIER, 1989), indicando uma vantagem pois animais grandes apresentariam menor tempo para esvaziar seus pulmões (PAGES; FUSTER; PALACIOS, 1990). Em Testudines, a C_{est} padronizada pelos volumes pulmonares apresentou inclinações semelhantes nas posições supino ($0,08 - V_{Lr}$ e $0,06 - V_{Lm}$) e prona ($0,11 - V_{Lr}$ e $0,10 - V_{Lm}$), contrariando o encontrado para *Mauremys caspica* (PAGES; FUSTER; PALACIOS, 1990) no qual a inclinação se deu de modo negativo, em prona. A padronização pelos volumes pulmonares apresentou inclinações negativas para a complacência dos pulmões ($-0,24 - V_{Lr}$ e $-0,32 - V_{Lm}$).

Tabela 17. Regressão linear da relação $\log_{10} C_{\text{est}}$ e $\log_{10}$ -massa corpórea (M) em Testudines nas posições supino, prona e para os pulmões isolados. O valor do intercepto é representado pelo antilog₁₀, enquanto a inclinação pelo valor de log₁₀.

	Supino	Prona	Pulmões
$C_{\text{est}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1})$	$7,4748M^{1,03}$	$5,8925M^{0,98}$	$55,9757M^{0,79}$
$C_{\text{est}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1})$	$7,4748M^{0,03}$	$5,8925M^{0,02}$	$55,9757M^{0,21}$
$C_{\text{est}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1})/V_{\text{Lr}}$	$0,1830M^{0,08}$	$0,0746M^{0,11}$	$1,6118M^{-0,24}$
$C_{\text{est}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1})/V_{\text{Lm}}$	$0,0667M^{0,06}$	$0,0403M^{0,10}$	$0,4417M^{-0,32}$

4.3 Complacência dinâmica

As mudanças em todas as padronizações da complacência dinâmica em juvenis (figura 37), indicam que o volume foi fator determinante para os maiores valores encontrados. O aumento da frequência apresentou uma tendência em diminuir a complacência em supino, prona e para os pulmões isolados (VITALIS; MILSOM, 1986b). Na posição supino, o sistema mostrou-se mais complacente para todos as padronizações utilizados, tendência observada na C_{est} . Ao retirar as vísceras, os valores de complacência dinâmica aumentaram consideravelmente. As diferenças encontradas na C_{din} para as combinações de volume e frequência são informadas nos apêndices H ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$), apêndice I ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$), apêndice J ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1} - V_{\text{Lr}}$) e apêndice K ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1} - V_{\text{Lm}}$).

Não foram encontradas diferenças significativas em comparações entre supino e prona, para a $C_{\text{din}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1})$, $C_{\text{din}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1})$ e $C_{\text{din}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1} - V_{\text{Lm}})$, apenas para a $C_{\text{din}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1} - V_{\text{Lr}})$ ocorreram diferenças em 32% das combinações de volume e frequência. Comparando a posição supino com os pulmões isolados, as diferenças foram significativas para 58% da $C_{\text{din}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1})$, 40% da $C_{\text{din}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1})$, 12,5% da $C_{\text{din}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1} - V_{\text{Lm}})$, das combinações de volume e frequência. Para a $C_{\text{din}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1} - V_{\text{Lr}})$ não constatarem-se diferenças. As comparações entre prona e pulmões isolados apresentaram diferenças de 58% da $C_{\text{din}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1})$, supino e pulmões isolados. Para a $C_{\text{din}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1})$, ocorreram mudanças em 43%, para a $C_{\text{din}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1} - V_{\text{Lm}})$ houveram 18% e para a $C_{\text{din}} (\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1} - V_{\text{Lr}})$ 32% das combinações de volume e frequência.

Figura 37. Complacência dinâmica para juvenis em *Chelonoidis carbonarius* nas posições supino (a,d,g,j), prona (b,e,h,k) e para os pulmões livres (c,f,i,l). Os valores para os dados brutos (a,b,c), padronizados pela massa corpórea (d,e,f), pelo V_{Lr} (g,h,i) e pelo V_{Lm} (j,k,l) são representados pela média sendo que as barras denotando o desvio padrão da média foram removidas para melhor visualização dos dados.

As tendências encontradas em juvenis também se confirmam para adultos, exceto para os pulmões isolados (em todas as padronizações) onde a frequência de 15 rpm em 30 ml foi menor comparada a 15 rpm em 25ml (figura 38).

Em adultos, a comparação da C_{din} em todas as padronizações e entre as condições testadas encontram-se nos apêndices (L-O). Para as posições supino e prona, ocorreram 15% das combinações de volume e frequência apenas para a C_{din} ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1} - V_{Lr}$). As comparações entre supino com pulmões isolados e prona com pulmões isolados, apresentaram diferenças em 96% das combinações de volume e frequência para todas as padronizações da C_{din} . Chama a atenção, a observação de que as posições supino e prona comportaram-se de modo semelhante em adultos em todas as padronizações, enquanto em juvenis, a posição

supino apresentou menor % de diferença com os pulmões isolados em comparação com a posição prona, isso ocorreu porque o sistema foi mais complacente em supino do que em prona, aproximando-se mais dos valores encontrados para os pulmões isolados (mais complacente de todos).

Figura 38. Complacência dinâmica para adultos em *Chelonoidis carbonarius* nas posições supino (a,d,g,j), prona (b,e,h,k) e para os pulmões livres (c,f,i,l). Os valores para os dados brutos (a,b,c), padronizados pela massa corpórea (d,e,f), pelo V_{Lr} (g,h,i) e pelo V_{Lm} (j,k,l) são representados pela média sendo que as barras denotando o desvio padrão da média foram removidas para melhor visualização dos dados.

Nossos resultados indicam uma diferença mais pronunciada para mudanças de volume do que a frequência, porém em *Pseudemys scripta* (VITALIS; MILSOM, 1986b) observou-se

uma dependência da frequência e pouca dependência do volume bombeado. Tal fato, segundo os autores, deve-se a mudanças na rigidez dos pulmões mediante as mudanças na frequência, pois para a cavidade corporal dos animais estudados, não obteve-se essa relação dependente das mudanças de frequência.

Para realizar comparações entre juvenis e adultos, o volume utilizado na bomba foi padronizado pelo V_{Lm} dos animais testados, os valores (%) que não excederam uma diferença menor de 0,8 foram utilizados para comparação. As comparações entre juvenis e adultos foram realizadas para o maior e menor valor de volume padronizado.

Na posição supino (figura 39), os volumes correspondentes a 3,42% (juvenis) e 4,26% (adultos) apresentaram diferenças na frequência de 5rpm para os valores padronizados pela massa corpórea e padronizado pelo V_{Lm} . Comparando os volumes de 13,68% (juvenis) e 12,80% (adultos) observou-se diferenças C_{din} (ml.cmH₂O.kg⁻¹) apenas na frequência de 5rpm. Todas as diferenças encontradas indicaram maiores valores para juvenis.

Figura 39. Complacência dinâmica na posição supino para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 3,42% e 4,26% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 13,68% e 12,80%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p < 0,05$; * $p < 0,01$; * $p < 0,001$.

Na posição prona, para os volumes correspondentes a 7,19% (juvenis) e 7,71% (adultos) e 17,97% (juvenis) e 15,42% (adultos) apresentaram diferenças C_{din} (ml.cmH₂O.kg⁻¹) em todas as frequências analisadas, apontando os maiores valores para juvenis (Figura 40).

Figura 40. Complacência dinâmica na posição prona para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e), e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 7,19% e 7,71% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 17,97% e 15,42%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p < 0,05$; * $p < 0,01$; * $p < 0,001$.

Para os pulmões isolados, não houveram diferenças significativas nos volumes de 1,62% (juvenis) e 1,37% (adultos) e para os volumes de 8,11% (juvenis) e 8,22% (adultos) (Figura 41).

Figura 41. Complacência dinâmica dos pulmões isolados para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 1,62% e 1,37% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os

gráficos “d”, “e” e “f” representam 8,11% e 8,22%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p<0,05$; * $p<0,01$; * $p<0,001$.

4.4 Resistência

Para as tartarugas, os locais que apresentam maior resistência ao fluxo ventilatório são os brônquios intrapulmonares e a traqueia (VITALIS; MILSOM, 1986b). A figura 42 demonstra a relação da resistência com as diferentes combinações de volume e frequência. Nas comparações entre supino e prona, R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$), R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) e R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lr}$) indicaram diferenças apenas na combinação de 0,1mlx5rpm. Para a R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lr}$) ocorreram 4% de diferenças para as combinações de volume e frequência. Para as comparações entre supino com pulmões isolados foram encontradas diferenças para 17% na R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$), 14% R ($\text{ml} \cdot \text{cmH}_2\text{O}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) e R ($\text{ml} \cdot \text{cmH}_2\text{O}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lr}$) na R ($\text{ml} \cdot \text{cmH}_2\text{O}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lm}$) ocorreram 11% de diferenças entre as combinações de volume e frequência. Em prona comparado com os pulmões isolados, 12% da R ($\text{ml} \cdot \text{cmH}_2\text{O}^{-1}$), 12,5% da R ($\text{ml} \cdot \text{cmH}_2\text{O}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$), 7% da R ($\text{ml} \cdot \text{cmH}_2\text{O}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lr}$) e 11% R ($\text{ml} \cdot \text{cmH}_2\text{O}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lm}$) para as combinações de volume e frequência. As diferenças encontradas, para todas as padronizações da resistência, estão disponíveis nos apêndice P-S (juvenis) e T-W (adultos).

Figura 42. Resistência ventilatória para juvenis em *Chelonoidis carbonarius* nas posições supino (a,d,g,j), prona (b,e,h,k) e para os pulmões livres (c,f,i,j). Os valores para os dados brutos (a,b,c), padronizados pela massa corpórea (d,e,f), pelo V_{Lr} (g,h,i) e pelo V_{Lm} (j,k,l) são representados pela média sendo que as barras denotando o desvio padrão da média foram removidas para melhor visualização dos dados.

A figura 43 demonstra que para comparações entre supino e prona não foram encontradas diferenças para a resistência R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$), R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$). Para a R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lr}$) ocorreram diferenças em 54% das combinações de volume e frequência, para a R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lm}$) em 11,5%. Comparando a posição supino com os pulmões isolados, as diferenças foram significativas para 77% da R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$), 70% da R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) e R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lr}$) e 81% para a R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lm}$). As comparações entre prona e pulmões isolados apresentaram diferenças de 85% da R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$), da R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$), nenhuma diferença encontrada para a

R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lr}$) e houve diferenças em todas as combinações de volume e frequência para a resistência R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lm}$).

Figura 43. Resistência ventilatória para adultos em *Chelonoidis carbonarius* nas posições supino (a,d,g,j), prona (b,e,h,k) e para os pulmões livres (c,f,i,j). Os valores para os dados brutos (a,b,c), padronizados pela massa corpórea (d,e,f), pelo V_{Lr} (g,h,i) e pelo V_{Lm} (j,k,l) são representados pela média sendo que as barras denotando o desvio padrão da média foram removidas para melhor visualização dos dados.

Na posição supino, comparações de 3,42% (juvenis) e 4,26% (adultos), indicaram valores maiores para juvenis nas frequências de 5rpm, 10rpm e 15 rpm para R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$), 5rpm e 10 rpm para R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lr}$) e 5rpm, 10rpm e 15rpm para R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lm}$). As comparações entre 13,68% (juvenis) e 12,80% (adultos),

valores maiores para juvenis foram constatados em 5 rpm e 10 rpm para todas as padronizações da resistência, como mostra na figura 44.

Figura 44. Resistência ventilatória, na posição supino para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 3,42% e 4,26% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 13,68% e 12,80%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$.

Em prona, como mostra a figura 45, comparações de 7,19% (juvenis) e 7,71% (adultos), indicaram valores maiores para juvenis nas frequências de 5rpm, 10rpm e 15 rpm para R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$), 5rpm e 10 rpm para R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lr}$) e 5rpm e 10rpm para R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lm}$). As comparações entre 17,97% (juvenis) e 15,42% (adultos), juvenis obtiveram maiores valores em 5 rpm e 10 rpm para todas as padronizações da resistência.

Para os pulmões isolados, comparações em 1,62% (juvenis) e 1,37% (adultos), indicaram valores maiores para juvenis nas frequências de 5rpm e 10rpm para R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$), 5rpm para R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lr}$) e 5rpm, 10rpm e 15rpm para R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lm}$). As comparações entre 8,11% (juvenis) e 8,22% (adultos), juvenis obtiveram maiores valores em 5 rpm e 10 rpm para R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$), 5rpm para R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lr}$) e 5rpm e 10rpm para R ($\text{cmH}_2\text{O} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1} - V_{Lm}$), figura 46.

Figura 45. Resistência ventilatória, na posição prona para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 7,19% e 7,71% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 17,97% e 15,42%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$.

Figura 46. Resistência ventilatória dos pulmões isolados para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 1,62% e 1,37% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 8,11% e 8,22%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$.

4.5 Trabalho mecânico

O trabalho mecânico foi padronizado pela massa corpórea e os valores de volume e frequência foram multiplicados a fim de observar como o trabalho mecânico se comporta mediante diferentes valores de ventilação da bomba (V_P).

As diferenças encontradas para o trabalho mecânico, para todas as padronizações estão descritas nos apêndice X-AA (juvenis) e AB-AE (adultos). Em juvenis e adultos, não foram encontradas diferenças significativas nas comparações entre supino e prona, para o W ($\text{ml. cmH}_2\text{O}^{-1} \cdot \text{ventilação}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$). Nas comparações entre supino com pulmões isolados e prona com pulmões isolados, ocorreram diferenças em 33% (juvenis) e 50% (adultos) para as combinações de volume e frequência. Não foram encontradas diferenças significativas em comparações entre supino e prona para o W ($\text{ml. cmH}_2\text{O}^{-1} \cdot \text{ventilação}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) nos adultos, mas nas comparações entre supino com pulmões isolados e prona com pulmões isolados, ocorreram diferenças em 50% das combinações de volume e frequência.

Ao comparar o trabalho com a ventilação, a figura 47 demonstra que o acréscimo do volume (ml) acarretou em aumento do trabalho total da ventilação em todas as condições testadas. O aumento da frequência pouco alterou o trabalho da ventilação nos volumes maiores, exceto em 0,3 ml (supino e prona) que o aumento da frequência indicou menor trabalho.

Figura 47. Relação entre o trabalho total da ventilação (W) e a ventilação total da bomba (V_p em ml.min⁻¹) para diferentes combinações de volume da bomba (V_p em ml) e frequência da bomba (f em ciclos.min⁻¹) para juvenis (a,c,e) e adultos (b,d,f) em *Chelonoidis carbonarius*, na posição supino (a,b), prona (c,d) e para os pulmões isolados (e,f). Repare nas escalas diferentes entre juvenis e adultos.

Ao analisar a relação do trabalho com a frequência da bomba (figura 48), observa-se que os valores encontrados (W), diminuíram com a redução da ventilação. A figura indica que para cada frequência, a redução no trabalho ocorreu devido a diminuição do volume (ml), dessa maneira diminuindo também a ventilação da bomba (ml.min⁻¹) em todas as condições testadas. Portanto, para manter determinado nível de ventilação, com menor trabalho mecânico, o animal pode aumentar a frequência e diminuir o volume corrente (ml), obtendo menor gasto com a ventilação. Nossas observações são confirmadas em *Trachemys scripta*, no qual observou-se que mantendo a frequência e aumentando o volume da bomba, ocorreu aumento do trabalho (VITALIS; MILSOM, 1986b).

Figura 48. A relação entre a taxa de trabalho (W) e a frequência ventilatória (ciclos por minuto), para vários níveis de ventilação por minuto ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) na posição supino(a,b), prona (c,d) e para pulmões isolados (e,f) em juvenis (a,c,e) e adultos (b,d,f) de *Chelonoidis carbonarius*. Repare nas escalas diferentes entre juvenis e adultos.

O trabalho mecânico da ventilação se dá através da relação entre as forças não elásticas e a resistência ao fluxo. Essas últimas devendo ser superadas durante a ventilação (OTIS, 1964; VITALIS; MILSOM, 1986b). A figura 49 mostra que em todas as condições testadas, o aumento do fluxo levou ao aumento do trabalho total, do trabalho para superar as forças elásticas (E) e o trabalho para superar a resistência ao fluxo, representando as forças não elásticas (N_e). O trabalho para superar as forças elásticas foi maior do que o encontrado para superar a resistência ao fluxo. Pode-se perceber na figura abaixo, que aumentando a frequência, mas mantendo o volume não indicou mudanças no trabalho total na posição supino e prona, porém ao isolar os pulmões, a frequência influenciou o trabalho total do pulmão. Vale ressaltar que ao retirar as vísceras, o trabalho para superar as forças elásticas diminuiu com a frequência.

Figura 49. Contribuição do trabalho elástico (E) e não elástico (Ne) e o trabalho total (T) para os volumes de 0,6ml (verde) e 4ml (azul) em juvenis (a,c,e) e os volumes de 10ml (vermelho) e 20ml (azul) em adultos (b,d,f) com mudanças nos níveis da ventilação da bomba por minuto (V_P) na posição supino (a,b), prona (c,d) e para os pulmões isolados (e,f).

O trabalho da ventilação, em Testudines, não deve ser visto apenas como a atuação de inflar os pulmões, visto que também deve ser levado em consideração o trabalho necessário para movimentar o compartimento corporal. A pressão que atua dentro do sistema respiratório, caracteriza-se pela soma das pressões do pulmão e da cavidade torácica (VITALIS; MILSOM, 1986b). Dessa maneira, os autores indicam que a complacência do sistema total se dá entre a soma da complacência pulmonar e a complacência da cavidade torácica. Partindo desse pressuposto e dos valores obtidos do trabalho mecânico na posição supino e para os pulmões livres, obtivemos o trabalho da cavidade torácica através:

$$\frac{1}{W(total)} = \frac{1}{W(cavidade)} + \frac{1}{W(pulmão)} \quad (9)$$

A figura 50 demonstra a contribuição do trabalho da cavidade torácica e dos pulmões para o trabalho total do sistema em *Chelonoidis carbonarius*. Em *Trachemys scripta*, (VITALIS; MILSOM, 1986b), a complacência do sistema respiratório é determinada principalmente pela complacência da caixa torácica, e ao comparar os valores de complacência dos pulmões, da parede corpórea e do sistema por inteiro, observou-se que Testudines apresentam um sistema respiratório rígido, comparando-se a outros répteis. Essa característica está sendo atribuída à presença do casco fundido com as costelas, tornando-as imóveis, enquanto para outros répteis, as costelas se apresentam livres e capazes de movimentar-se durante a inflação pulmonar. Os dados obtidos para o trabalho mecânico em *C. carbonarius* corrobora com a ideia proposta pelos autores. Para juvenis, o trabalho da caixa torácica correspondeu a 69,15% (0,3ml) e 75,16% (4ml) do trabalho total. Em adultos: 77,73% (5ml) e 84,70% (20ml). Ao padronizar os volumes pelo V_{Lm} , observou-se que os valores para juvenis de 0,3ml (3,42%) e 4ml (45,61%) foram menores ao comparar com 5ml (2,13%) e 20ml (8,54%) para adultos.

Figura 50. Proporção relativa do trabalho requerido para inflar os pulmões (azul), a caixa torácica (vermelho) comparado com o trabalho total da ventilação (verde), para os volumes de 0,3ml e 4ml em juvenis (a) e os volumes de 5ml e 20ml em adultos (b) de *Chelonoidis carbonarius*. Os valores estão representados pela média, os valores do desvio padrão da média foram ocultados para melhor visualização.

Para juvenis e adultos na posição supino (figura 51), a comparação pelos volumes 3,42% (juvenis) e 4,26% (adultos) indicaram maiores valores para juvenis em 5 rpm, 10 rpm e 15rpm para o W (ml.cmH₂O⁻¹.kg⁻¹), em 5 rpm (ml.cmH₂O⁻¹.ml⁻¹ - V_{Lm}), já para 30 rpm e 40 rpm (ml.cmH₂O⁻¹.ml⁻¹ - V_{Lr}) os maiores valores foram encontrados para adultos. Os volumes

13,68% (juvenis) e 12,80% (adultos) indicaram valores significativamente maiores para adultos apenas em 10 rpm ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1} - V_{Lr}$).

Figura 51. Trabalho mecânico na posição supino para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 3,42% e 4,26% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 13,68% e 12,80%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * p<0,05; * p<0,01; * p<0,001.

Em prona, a comparação pelos volumes 7,19% (juvenis) e 7,71% (adultos) indicaram um aumento para juvenis comparado a adultos em 5 rpm para o W ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$) e W ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1} - V_{Lr}$), para W ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1} - V_{Lm}$) juvenis apresentaram maiores valores em 5 rpm, 10 rpm e 15rpm. Os volumes 17,97% (juvenis) e 15,42% (adultos) indicaram diferenças em 5rpm e 10 rpm para o W ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$) e ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1} - V_{Lr}$), não apresentando mudanças para W ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1} - V_{Lm}$), figura 52.

Figura 52. Trabalho mecânico na posição prona para juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 7,19% e 7,71% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 17,97% e 15,42%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p<0,05$; * $p<0,01$; * $p<0,001$.

Os pulmões isolados, na figura 53, comparados pelos volumes 1,62% (juvenis) e 1,37% (adultos) indicaram um aumento para juvenis comparado a adultos apenas em 5 rpm e 10rpm para o $W(\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1})$, não havendo diferenças nas demais padronizações. Os volumes 8,11% (juvenis) e 8,22% (adultos) não apresentaram diferenças no W em nenhuma padronização.

Figura 53. Trabalho mecânico para os pulmões isolados em juvenis (branco) e adultos (cinza) de *Chelonoidis carbonarius*, padronizados pela massa corpórea (a,d), pelo V_{Lr} (b,e) e pelo V_{Lm} (c,f). Os gráficos “a”, “b” e “c” representam 1,62% e 1,37% do volume pulmonar máximo para juvenis e adultos respectivamente, enquanto os gráficos “d”, “e” e “f” representam 8,11% e 8,22%. Os valores são representados pela média com as barras denotando o desvio padrão da média. * $p<0,05$; * $p<0,01$; * $p<0,001$.

5. Conclusões

Baseado nos dados encontrados, as posições supino e prona apresentaram poucas diferenças na mecânica ventilatória. Isso pode ocorrer devido a presença de um septo pós-pulmonar bem desenvolvido na espécie (BAÚ, 2016; LAMBERTZ; BÖHME; PERRY, 2010), fato reforçado após a remoção das vísceras e isolamento dos pulmões, levando as variáveis estudadas apresentarem maiores diferenças entre os pulmões isolados e as posições estudadas. Nas comparações entre os grupos, os valores de complacência e do trabalho mecânico foram maiores em juvenis.

O trabalho mecânico foi mais dependente da mudança dos volumes ao invés da frequência. Portanto de acordo com os dados ventilatórios, faz sentido os animais terem modificado os valores de frequência em detrimento do volume corrente, aumentando a ventilação.

Considerações finais

O volume corrente (ml) exibido pelos animais, juntamente com a frequência instantânea (min^{-1}) foram utilizados para obter a ventilação para juvenis ($5,38 \pm 0,55$ em 15°C ; $6,79 \pm 0,86$ em 25°C e $9,71 \pm 2,95$ em 35°C), adultos ($274,52 \pm 38,63$ em 15°C ; $233,06 \pm 11,19$ em 25°C e $436,75 \pm 17,22$ em 35°C). Ao comparar a ventilação dos animais com a obtida pela bomba (prona), podem-se encontrar os valores de trabalho mecânico ($\text{ml.cmH}_2\text{O.kg}^{-1}$) para juvenis (33,11 em 15°C ; e 30,00 em 35°C) e adultos (35,65 em 25°C). De acordo com os valores apresentados, podemos observar que *Chelonoidis carbonarius* respondeu ao aumento da temperatura, aumentando a ventilação e mantendo o trabalho mecânico.

A manutenção do trabalho, mediante ao aumento da ventilação, ocorreu devido ao aumento da frequência, optando por não apresentar diferenças significativas nos volumes correntes. O aumento do volume corrente em relação a frequência é metabolicamente mais dispendioso (YORK, 2017) pois há necessidade de superar forças elásticas, que mostraram ser a parte mais significativa do trabalho total.

As diferenças encontradas em juvenis e adultos fazem sentido ao verificar a influência do tamanho e da fase de vida. Embora a determinação do metabolismo não é exclusivamente realizada pelas diferenças de tamanho, juvenis apresentaram valores maiores para a troca

gasosa (padronizada pela massa corpórea), resultado esperado para animais menores. Ao comparar o trabalho mecânico, embora juvenis apresentaram valores maiores, ao observar a participação do trabalho da caixa torácica, juvenis mostraram menor porcentagem de participação, fato este, podendo ser atribuído a menor ossificação da carapaça, tornando o esqueleto mais flexível e permitindo maior mobilidade ao sistema respiratório ou então devido ao maior trabalho mecânico dos pulmões, fato este podendo ser verificado através de comparações morfológicas.

Este trabalho analisou a relação intrínseca entre ventilação e mecânica ventilatória, comparando diferentes fases de vida, e como essas podem influenciar as variáveis respiratórias em répteis.

Referências bibliográficas

- ANDRADE DV; ABE, A. Gas exchange and ventilation during dormancy in the tegu lizard *tupinambis merianae*. **The Journal of experimental biology**, v. 202 Pt 24, p. 3677–85, 1999. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10574745>>.
- ANDREWS, R. M.; POUGH, F. H. Metabolism of Squamate Reptiles: Allometric and Ecological Relationships. **Physiological Zoology**, v. 58, n. 2, p. 214–231, 1985.
- BAGATTO, B.; HENRY, R. P. Exercise and forced submergence in the pond slider (*Trachemys scripta*) and softshell turtle (*apalone ferox*): influence on bimodal gas exchange, diving behaviour and blood acid-base status. **The Journal of Experimental Biology**, v. 202, p. 267–278, 1999.
- BAGATTO, B. P.; HENRY, R. P. Bimodal respiration and ventilatory behavior in two species of central American turtles: effects of forced submergence. **Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology**, v. 126, n. 1, p. 57–63, 2000. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10908852>>.
- BARBOSA, L. A. **Leis de Escala Alométricas para as Taxas Metabólicas Interespecíficas e para Cadeias Alimentares**. 2007. 2007.
- BENCHETRIT, G.; DEJOURS, P. Ventilatory CO₂ drive in the tortoise *Testudo horsfieldi*. **The Journal of experimental biology**, v. 87, p. 229–36, 1980. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/6775036>>.
- BENNETT, A. F.; DAWSON, W. R. Metabolism. In: **Biology of the Reptilia**. 5. ed. [s.l: s.n.].p. 556.
- BOUTILIER, R. G.; DONOHOE, P. H.; TATTERSALL, G. J.; WEST, T. G. Hypometabolic homeostasis in overwintering aquatic amphibians. **J Exp Biol**, v. 200, n. Pt 2, p. 387–400, 1997. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9050248>>.
- BOYER, D. R. Hypoxia: Effects on Heart Rate and Respiration in the Snapping Turtle. **Science**, v. 1963, n. May, p. 4–5, 1963.

- BRAINERD, E. L. New perspectives on the evolution of lung ventilation mechanisms in vertebrates. **Experimental Biology Online**, v. 4, n. 2, p. 1–28, 1999.
- BURGGREN, W. W.; GLASS, M. L.; JOHANSEN, K. Pulmonary Ventilation Perfusion Relationships in Terrestrial and Aquatic Chelonian Reptiles. **Canadian journal of zoology**, v. 55, n. 12, p. 2024-2034, 1977a.
- BURGGREN, W. W.; GLASS, M. L.; JOHANSEN, K. Pulmonary ventilation: perfusion relationships in terrestrial and aquatic chelonian reptiles. **Canadian journal of zoology**, v. 55, p. 2024–2034, 1977b.
- BURGGREN, W. W.; PINDER, A. W. Ontogeny of cardiovascular and respiratory physiology in lower vertebrates. *Annu. Rev. Physiol.*, v. 53, p. 107-135, 1991.
- BUTLER, P. J.; MILSOM, W. K.; WOAKES, a J. Respiratory , cardiovascular and metabolic adjustments during steady state swimming in the green turtle, *Chelonia mydas*. **Journal of Comparative Physiology B**, v. 154, p. 167–174, 1984.
- BUYTENDIJK, F. J. J. About exchange of gasses in cold-blooded animals in connection with their size. **Proceedings of the Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences**, n. 13, p. 48–53, 1910.
- CORDEIRO, T. E. F.; ABE, A. S.; KLEIN, W. Ventilation and gas exchange in two turtles: *Podocnemis unifilis* and *Phrynops geoffroanus* (Testudines: Pleurodira). **Respiratory Physiology and Neurobiology**, v. 224, p. 125–131, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.resp.2014.12.010>>.
- CRAWFORD JR., E. C.; GATZ, R. N.; MAGNUSSEN, H.; PERRY, S. F.; PIIPER, J. Lung volumes, pulmonary blood flow and carbon monoxide diffusing capacity of turtles. **Journal of Comparative Physiology**, v. 107, p. 169–178, 1976.
- DE SOUZA, S. C. R. Seasonal metabolic depression, substrate utilisation and changes in scaling patterns during the first year cycle of tegu lizards (*Tupinambis merianae*). **Journal**

of **Experimental Biology**, v. 207, n. 2, p. 307–318, 2004. Disponível em: <<http://jeb.biologists.org/cgi/doi/10.1242/jeb.00756>>.

DONTCHEFF, L.; KAYSER, C. **Les effets des variations de la température ambiante sur le quotient respiratoire et la réserve alcaline de la tortue.**, 1937.

ENSTIPP, M. R.; CICCIONE, S.; GINESTE, B.; MILBERGUE, M.; BALLORAIN, K.; ROBERT-COUDERT, Y.; KATO, A.; PLOT, V.; GEORGES, J.-Y. Energy expenditure of freely swimming adult green turtles (*Chelonia mydas*) and its link with body acceleration. **Journal of Experimental Biology**, v. 214, n. 23, p. 4010–4020, 2011. Disponível em: <<http://jeb.biologists.org/cgi/doi/10.1242/jeb.062943>>.

FRISCHE, S.; FAGO, A.; ALTIMIRAS, J. Respiratory responses to short term hypoxia in the snapping turtle, *Chelydra serpentina*. **Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology**, v. 126, n. 2, p. 223–231, 2000.

GATTEN, R. E. Effects of temperature and activity on aerobic and anaerobic metabolism and heart rate in the turtles *Pseudemys scripta* and *Terrapene ornata*. **Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology**, v. 48, n. 4, p. 619–648, 1974.

GLASS, M.; BURGGREN, W. W.; JOHANSEN, K. Ventilation in an aquatic and a terrestrial chelonian reptile. **The Journal of experimental biology**, v. 72, p. 165–179, 1978. Disponível em: <<http://jeb.biologists.org/content/72/1/165.1.full.pdf>>.

GLASS, M. L.; BOUTILIER, R. G.; HEISLER, N. Effects of body temperature on respiration, blood gases and acid-base status in the turtle *Chrysemys picta bellii*. **Journal of experimental biology**, v. 114, n. jan, p. 37–51, 1985.

GLASS, M. L.; HICKS, J. W.; RIEDESEL, M. L. Respiratory responses to long-term temperature exposure in the box turtle, *Terrapene ornata*. **Journal of Comparative Physiology**, v. 131, n. 4, p. 353–359, 1979. Disponível em: <http://glass_et_al_jcompphysiolb_1979456984320/Glass_et_al_JCompPhysiolB_1979.pdf> <<http://dx.doi.org/10.1007/BF00688811>>.

GLASS, M. L.; WOOD, S. C. Gas-Exchange and Control of Breathing in Reptiles. **Physiological Reviews**, v. 63, n. 1, p. 232–260, 1983.

HITZIG, B. M. Temperature-induced changes in turtle CSF pH and central control of ventilation. **Respiration Physiology**, v. 49, n. 2, p. 205–222, 1982.

HITZIG, B. M.; NATTIE, E. E. Acid-base stress and central chemical control of ventilation in turtles. **J Appl Physiol**, v. 53, n. 6, p. 1365–1370, 1982. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&dopt=Citation&list_uids=6818207>.

HOPKINS, S. R.; WANG, T.; HICKS, J. W. The effect of altering pulmonary blood flow on pulmonary gas exchange in the turtle *Trachemys (Pseudemys) scripta*. **The Journal of experimental biology**, v. 199, n. Pt 10, p. 2207–2214, 1996.

HUGHES, G.; GAYMER, R.; MOORE, M.; WOAKES, A. J. Respiratory exchange and body size in the Aldabra giant tortoise. **Journal of Experimental ...**, v. 55, p. 651–665, 1971. Disponível em: <<http://jeb.biologists.org/content/55/3/651.short>>.

HUGHES, G. M.; VERGARA, G. a. Static pressure-volume curves for the lung of the frog (*Rana pipiens*). **The Journal of experimental biology**, v. 76, p. 149–165, 1978.

JACKSON, C. Ventilatory response to hypoxia in turtles at various temperatures donald c. jackson'. p. 178–187, 1973.

JACKSON, D. C. the Effect of Temperature on Ventilation in the Turtle, *Pseudemys Scripta Elegans*. **Respiration Physiology**, v. 12, n. February, p. 131–140, 1971.

JACKSON, D. C.; KRAUS, D. R.; PRANGE, H. D. Ventilatory responde to inspired CO₂ IN THE SEA TURTLE: EFFECTS OF BODY SIZE AND TEMPERATURE*. v. 24443, n. April, p. 71–81, 1979.

JACKSON, D. C.; PALMER, S. E.; MEADOW, W. L. The effects of temperature and carbon dioxide breathing on ventilation and acid-base status of turtles. **Respiration Physiology**, v.

- 20, n. 2, p. 131–146, 1974.
- JACKSON, D. C.; SINGER, J. H.; DOWNEY, P. T. Oxidative cost of breathing in the turtle *Chrysemys picta bellii*. **The American journal of physiology**, v. 261, n. 5 Pt 2, p. R1325–8, 1991. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1951782>>.
- JOHNSON, S. M.; KRISP, A. R.; BARTMAN, M. E. Hypoxia switches episodic breathing to singlet breathing in red-eared slider turtles (*Trachemys scripta*) via a tropisetron-sensitive mechanism. **Respiratory Physiology and Neurobiology**, v. 207, p. 48–57, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.resp.2014.12.015>>.
- JR, R. E. G. Aerobic and anaerobic metabolism of freely-diving loggerhead musk turtles (*Sternotherus minor*). **Herpetologica**, v. 40, 1984.
- KINNEY, J. L.; MATSUURA, D. T.; WHIT. Cardiorespiratory effects of temperature in the turtle, *Pseudemys floridana*. **Respiration Physiology**, v. 31, n. 3, p. 309–325, 1977.
- KINNEY, J. L.; WHITE, F. N. Oxidative cost of ventilation in a turtle, *Pseudemys floridana*. **Respiration Physiology**, v. 31, p. 327–332, 1977.
- KLEIN, W.; ABE, A. S.; PERRY, S. F. Static lung compliance and body pressures in *Tupinambis merianae* with and without post-hepatic septum. **Respiratory Physiology and Neurobiology**, v. 135, n. 1, p. 73–86, 2003.
- KLEIN, W.; ANDRADE, D. V.; WANG, T.; TAYLOR, E. W. Effects of temperature and hypercapnia on ventilation and breathing pattern in the lizard *Uromastix aegyptius microlepis*. **Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology**, v. 132, n. 4, p. 847–859, 2002.
- KLEIN, W.; CODD, J. R. Breathing and locomotion: Comparative anatomy, morphology and function. **Respiratory Physiology and Neurobiology**, v. 173, n. SUPPL., p. S26–S32, 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.resp.2010.04.019>>.
- LAMBERTZ, M.; BÖHME, W.; PERRY, S. F. The anatomy of the respiratory system in *Platysternon megacephalum* Gray, 1831 (Testudines: Cryptodira) and related species, and

- its phylogenetic implications. **Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology**, v. 156, n. 3, p. 330–336, 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.12.016>>.
- LAMBERTZ, M.; GROMMES, K.; KOHLSDORF, T.; PERRY, S. F. Lungs of the first amniotes: why simple if they can be complex? **Biology Letters**, v. 11, n. 1, p. 20140848–20140848, 2015. Disponível em: <<http://rsbl.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rsbl.2014.0848>>.
- LANDBERG, T. Lung ventilation during treadmill locomotion in a terrestrial turtle, *Terrapene carolina*. **Journal of Experimental Biology**, v. 206, n. 19, p. 3391–3404, 2003. Disponível em: <<http://jeb.biologists.org/cgi/doi/10.1242/jeb.00553>>.
- LANDBERG, T.; MAILHOT, J. D.; BRAINERD, E. L. Lung ventilation during treadmill locomotion in a semi-aquatic turtle, *Trachemys scripta*. **Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology**, v. 311, n. 8, p. 551–562, 2009.
- LEE, S. Y.; MILSOM, W. K. The metabolic cost of breathing in red-eared sliders: An attempt to resolve an old controversy. **Respiratory Physiology & Neurobiology**, v. 224, p. 114–124, abr. 2016. Disponível em: <<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1569904815300653>>.
- LITZGUS, J. D.; HOPKINS, W. A. Effect of temperature on metabolic rate of the mud turtle (*Kinosternon subrubrum*). **Journal of Thermal Biology**, v. 28, n. 8, p. 595–600, 2003.
- LUTCAVAGE, M. E.; BUSHNELL, P. G.; JONES, D. R. in the Leatherback Sea Turtle Transport Oxygen coriacea Dermochelys. **Physiological Zoology**, v. 63, n. 5, p. 1012–1024, 1990.
- LUTCAVAGE, M. E.; LUTZ, P. L.; BAIER, H. Respiratory Mechanics of the Loggerhead Sea Turtle, *Caretta caretta*. **Respiration Physiology**, v. 76, p. 10, 1989.
- LYSON, T. R.; SCHACHNER, E. R.; BOTHA-BRINK, J.; SCHEYER, T. M.; LAMBERTZ, M.; BEVER, G. S.; RUBIDGE, B. S.; DE QUEIROZ, K. Origin of the unique ventilatory apparatus of turtles. **Nature Communications**, v. 5, p. 5211, 2014. Disponível em:

<<http://www.nature.com/doi/10.1038/ncomms6211>>.

MACIEL, C.; CARVALHO, G. C.; ABE, A. S. Ventilation and buoyancy control in two semi-aquatic turtles, *Trachemys scripta elegans* and *Podocnemis unifilis*. 2011.

MILSOM, B. Y. W. K.; VITALIS, T. Z. Pulmonary Mechanics and the Work of Breathing in the Lizard, Gekko Gecko. **Journal of Experimental Biology**, v. 113, n. 1, p. 187–202, 1984. Disponível em: <<http://jeb.biologists.org/content/113/1/187.short>>.

MILSOM, W. K.; CHAN, P. The relationship between lung volume, respiratory drive and breathing pattern in the turtle, *Chrysemys picta*. **Journal of Experimental Biology**, v. 120, p. 233–247, 1986.

MILSOM, W. K.; JONES, D. R. the Role of Vagal Afferent Information and Hypercapnia in Control of the Breathing Pattern in Chelonia. **exp. Biol**, v. 87, p. 53–63, 1980.

OTIS, B. **The work of Breathing Handbook of Physiology**, 1964.

OVERGAARD, J.; GESSER, H. Force development, energy state and ATP production of cardiac muscle from turtles and trout during normoxia and severe hypoxia. **The Journal of experimental biology**, v. 207, n. Pt 11, p. 1915–24, 2004. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15107445>>.

PAGES, T.; FUSTER, J. F.; PALACIOS, L. Some Mechanical Characteristics of the Respiratory System of the Fresh-Water Turtle *Ma Ur* ~ Ys Caspka. v. 97, n. 3, 1990.

PERRY, S. F. Mainstreams in the evolution of vertebrate respiratory structures. In: **Form and Function of Birds. Vol. 4**. [s.l: s.n.]p. 1–67.

PERRY, S. F. Lungs: Comparative Anatomy, Functional Morphology, and Evolution. In: GANS, C.; GAUNT, A. (Ed.). **Biology of the Reptilia**. [s.l: s.n.]p. 1–92.

PERRY, S. F.; DUNCKER, H. R. Lung architecture, volume and static mechanics in five species of lizards. **Respiration Physiology**, v. 34, n. 1, p. 61–81, 1978.

- PERRY, S. F.; DUNCKER, H. R. Interrelationship of static mechanical factors and anatomical structure in lung evolution. **Journal of Comparative Physiology B**, v. 138, n. 4, p. 321–334, 1980.
- PLATZACK, B.; HICKS, J. W. Reductions in systemic oxygen delivery induce a hypometabolic state in the turtle *Trachemys scripta*. **American journal of physiology. Regulatory, integrative and comparative physiology**, v. 281, n. 4, p. R1295-301, 2001. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11557639>>.
- PRANGE, H. D.; JACKSON, D. C. Ventilation, gas exchange and metabolic scaling of a sea turtle. **Respiration Physiology**, v. 27, n. 3, p. 369–377, 1976.
- RAPATZ, G. L.; MUSACCHIA, X. J. Metabolism of *Chrysemys picta* during fasting and during cold torpor. **The American Journal of Physiology**, v. 188, n. 3, p. 456–60, 1957. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/13411235>>.
- SANTOS, E. A.; LAITANO, Y. T.; GENOFRE, G. C. DIVING PHYSIOLOGY OF *CHRYSEMYS DORBIGNYI* Dum e Bibr., 1835 (REPTILIA: CHELONIA). **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 95, n. 2, p. 229–236, 1990.
- SILVER, B. Y. R. B.; JACKSON, D. C. Ventilatory and Acid-Base Responses To Long-Term Hypercapnia in the Freshwater Turtle , *Chrysemys Picta Belli* ! v. 672, p. 661–672, 1985.
- SMATRESK, N. J. Chemoreceptor modulation of endogenous respiratory rhythms in vertebrates. **The American Physiological Society**, v. 259, n. 5, p. R887–R897, 1990.
- STINNER, J. N.; HARTZLER, L. K. Effect of temperature on pH and electrolyte concentration in air-breathing ectotherms. **The Journal of experimental biology**, v. 203, n. Pt 13, p. 2065–2074, 2000.
- TAYLOR, E. W.; LEITE, C. A. C.; MCKENZIE, D. J.; WANG, T. Control of respiration in fish, amphibians and reptiles. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, v. 43, n. 5, p. 409–424, 2010.

- TOLEDO, L. F.; BRITO, S. P.; MILSOM, W. K.; ABE, A. S.; ANDRADE, D. V. Effects of Season, Temperature, and Body Mass on the Standard Metabolic Rate of Tegu Lizards (*Tupinambis merianae*). **Physiological and Biochemical Zoology**, v. 81, n. 2, p. 158–164, 2008. Disponível em: <<http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/524147>>.
- ULTSCH, G. R. Metabolic scaling in turtles. **Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology**, v. 164, n. 4, p. 590–597, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.01.012>>.
- ULTSCH, G. R.; ANDERSON, J. F. Gas Exchange during Hypoxia and Hypercarbia of Terrestrial Turtles : A Comparison of a Fossorial Species (*Gopherus polyphemus*) with a Sympatric Nonfoss. 1988.
- UYEDA, J. C.; PENNELL, M. W.; MILLER, E. T.; MAIA, R.; MCCLAIN, C. R. The Evolution of Energetic Scaling across the Vertebrate Tree of Life. **The American Naturalist**, v. 190, n. 2, p. 185–199, 2017. Disponível em: <<http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/692326>>.
- VITALIS, B. Y. T. Z.; MILSOM, W. K. Pulmonary Mechanics and the Work of Breathing in the Semi-Aquatic Turtle , *Pseudemys Scripta*. **Most**, v. 155, p. 137–155, 1986a.
- VITALIS, B. Y. T. Z.; MILSOM, W. K. Mechanical Analysis of Spontaneous Breathing in the Semi-Aquatic Turtle , *Pseudemys Scripta*. **East**, v. 171, p. 157–171, 1986b.
- VITALIS, T. Z.; MILSOM, W. K. Mechanical analysis of spontaneous breathing in the semi-aquatic turtle, *Pseudemys scripta*. **Journal of Experimental Biology**, v. 125, p. 157–171, 1986c.
- WALLACE, B. P.; JONES, T. T. What makes marine turtles go: A review of metabolic rates and their consequences. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 356, n. 1–2, p. 8–24, 2008.
- WASSER, J. S.; JACKSON, D. C. Acid-base balance and the control of respiration during

anoxic and anoxic-hypercapnic gas breathing in turtles. **Respiration Physiology**, v. 71, n. 2, p. 213–226, 1988.

WEST, N. H.; BURGGREN, W. W. Gill and lung ventilatory responses to steady-state aquatic hypoxia and hyperoxia in the bullfrog tadpole. **Respiration Physiology**, v. 47, n. 2, p. 165–176, 1982.

WEST, N. H.; SMITS, A. W.; BURGGREN, W. W. Factors terminating nonventilatory periods in the turtle, *Chelydra serpentina*. **Respiration Physiology**, v. 77, n. 3, p. 337–349, 1989.

WIESER, W. Cost of growth in cells and organisms: general rules and comparative aspects. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 69, n. 1, p. 1–33, 1994.

Apêndices

Apêndice A - Regressão linear realizada para a calibração do sistema em relação ao volume corrente durante a inspiração (1), expiração (2), consumo de oxigênio (3), e liberação de gás carbônico (4) para a máscara nº1 utilizada em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*.

Apêndice B - Regressão linear realizada para a calibração do sistema em relação ao volume corrente durante a inspiração (1), expiração (2), consumo de oxigênio (3), e liberação de gás carbônico (4) para a máscara n°2 utilizada em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*.

Apêndice C - Regressão linear realizada para a calibração do sistema em relação ao volume corrente durante a inspiração (1), expiração (2), consumo de oxigênio (3), e liberação de gás carbônico (4) para a máscara n°3 utilizada em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*.

Apêndice D - Regressão linear realizada para a calibração do sistema em relação ao volume corrente durante a inspiração (1), expiração (2), consumo de oxigênio (3), e liberação de gás carbônico (4) para as máscaras utilizadas em adultos de *Chelonoidis carbonarius*.

Apêndice E. Dados de ventilação obtidos de juvenis e adultos em *Chelonoidis carbonarius* nas seguintes temperaturas: 15°C, 25°C e 35°C.

	<i>Juvenis (n=5)</i>			<i>Adultos (n=4)</i>		
	15°C	25°C	35°C	15°C	25°C	35°C
<i>Massa (kg)</i>		0,05±0,02			2,14±0,34	
$T_{INSP}(s)$	5,28±1,14	3,51±0,83	3,11±0,96	5,90±0,52	4,26±0,27	3,70±0,48
$T_{EXP}(s)$	2,64±0,97	1,39±0,20	1,58±0,79	3,35±1,39	1,68±0,36	1,24±0,22
$T_{VENT}(s)$	7,92±2,02	4,90±0,91	4,69±1,64	9,24±1,81	5,94±0,40	4,94±0,51
$T_{PNV}(s)$	801,52±597,71	190,57±104,77	107,35±22,39	509,36±657,33	48,26±28,85	42,88±30,00
$f_R(min^{-1})$	0,22±0,20	0,95±0,72	1,09±0,75	0,72±0,80	2,32±0,39	4,07±0,61
f_E	0,11±0,08	0,37±0,14	0,61±0,25	0,42±0,53	1,24±0,73	0,90±0,36
$f_{Repisódio}$	2,10±0,96	2,48±1,30	2,23±0,95	2,59±1,71	2,33±1,27	5,18±2,14
$T_{episódio}(s)$	18,43±9,44	11,71±3,91	10,21±2,97	27,76±20,12	16,28±9,22	33,62±12,39
$f'(min^{-1})$	8,41±2,03	13,85±3,06	15,92±5,67	6,92±1,56	10,85±1,07	13,83±1,86
$V_C(ml)$	0,64±0,27	0,49±0,28	0,61±0,52	39,67±24,76	21,48±10,46	31,58±9,26
$V_C(ml.kg^{-1})$	14,10±10,24	9,91±5,91	12,21±10,73	17,53±9,72	10,07±4,76	14,81±3,78
$V_D(ml.kg^{-1})$		1,77±0,25			1,50±0,22	
$\dot{V}_A(ml.kg^{-1}.min^{-1})$	0,85±0,02	2,95±0,19	5,13±3,85	2,63±1,83	6,49±2,82	11,06±7,93
$\dot{V}_E(ml.Kg^{-1}.min^{-1})$	1,92±0,57	6,23±1,62	9,44±6,14	7,79±3,26	22,68±9,06	59,86±15,74
$\dot{V}O_2(ml.Kg^{-1}.min^{-1})$	0,21±0,03	0,61±0,13	1,18±0,37	0,07±0,03	0,23±0,09	0,29±0,07
$\dot{V}_E / \dot{V}O_2$	8,98±2,69	10,30±2,47	7,31±2,74	129,80±58,59	123,61±81,62	207,15±18,20
$\dot{V}CO_2(ml.Kg^{-1}.min^{-1})$	0,14±0,03	0,67±0,10	1,33±0,46	0,03±0,02	0,19±0,09	0,30±0,09
$\dot{V}_E / \dot{V}CO_2$	13,97±1,83	9,36±1,96	6,50±2,30	226,14±11,51	153,26±111,25	205,11±14,95
R_E	0,64±0,12	1,11±0,17	1,12±0,07	0,57±0,25	0,85±0,25	1,01±0,12
$FeO_2(\%)$	9,15±2,80	10,86±1,97	5,56±5,79	20,01±0,51	19,74±0,81	20,46±0,04
$EO_2(\%)$	56,31±13,36	48,14±9,42	73,45±27,63	4,47±2,43	5,75±3,85	2,32±0,20

Apêndice F – Tabela comparativa dos dados ventilatórios em Testudines

<i>Espécie</i>	Massa (kg)	f_R (min^{-1})	V_C (ml.kg^{-1})	V_E ($\text{ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$)	VO_2 ($\text{ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$)	VCO_2 ($\text{ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$)	T (°C)	Citação
<i>Apalone ferox</i>	1,02±0,35	-	-	-	0,87±0,60	1,07±1,00	22-25	(BAGATTO; HENRY, 1999)
<i>Apalone spinifera</i>	2,20±0,62	-	-	-	0,36±0,03	0,48±0,05	22-25	(BAGATTO; HENRY, 1999)
<i>Chelodina longicollis</i>	0,50	-	-	-	-	0,89	19	(BUYTENDIJK, 1910)
<i>Chelodina longicollis</i>	0,80	-	-	-	-	0,65	20	(BUYTENDIJK, 1910)
<i>Chelonia mydas</i>	1,15±0,07	0,80±0,07	-	21,20±1,52	1,98±0,16	-	28,8±0,45	(BUTLER; MILSOM; WOAKES, 1984)
<i>Chelonia mydas</i>	120,90±0,30	0,06±0,01	-	-	0,18±0,01	-	25,8±0,6	(ENSTIPP et al., 2011)
<i>Chelonia mydas</i>	170,20±0,50	0,09±0,01	-	-	0,21±0,03	-	25,0±0,3	(ENSTIPP et al., 2011)
<i>Chelonia mydas</i>	156,10±0,40	0,06±0,01	-	-	0,20±0,03	-	24,5±0,4	(ENSTIPP et al., 2011)
<i>Chelonia mydas</i>	156,10±1,20	0,10±0,03	-	-	0,23±0,05	-	25,7±0,9	(ENSTIPP et al., 2011)
<i>Chelonia mydas</i>	151	0,05±0,01	-	-	0,16±0,01	-	26,6±0,9	(ENSTIPP et al., 2011)
<i>Chelonia mydas</i>	98,40±1,50	0,08±0,01	-	-	0,29±0,03	-	27,0±1,0	(ENSTIPP et al., 2011)
<i>Chelonia mydas</i>	114,70±0,30	0,14±0,02	-	-	0,37±0,03	-	30,2±0,4	(ENSTIPP et al., 2011)
<i>Chelonia mydas</i>	163,60±1,60	0,12±0,03	-	-	0,27±0,03	-	29,2±0,9	(ENSTIPP et al., 2011)
<i>Chelonia mydas</i>	160,20	0,09±0,02	-	-	0,29±0,03	-	29,9±0,7	(ENSTIPP et al., 2011)
<i>Chelonia mydas</i>	148,30±0,70	0,08±0,01	-	-	0,22±0,03	-	29,2±0,5	(ENSTIPP et al., 2011)
<i>Chelonia mydas</i>	1,13	0,56±0,08	15,60±0,50	9,60±1,20	-	-	15	(JACKSON; KRAUS; PRANGE, 1979)
<i>Chelonia mydas</i>	1,13	0,74±0,06	26,10±2,70	17,80±2,90	-	-	25	(JACKSON; KRAUS; PRANGE, 1979)
<i>Chelonia mydas</i>	1,13	1,07±0,20	31,90±3,60	36,30±5,40	-	-	35	(JACKSON; KRAUS; PRANGE, 1979)
<i>Chelonia mydas</i>	142	0,20	28,87	5,77	0,38	-	23-27	(PRANGE; JACKSON, 1976)
<i>Chelydra serpentina</i>	3,20	-	-	-	0,48±0,015	0,36±0,04	25±1	(BAGATTO; HENRY, 1999)
<i>Chelydra serpentina</i>	0,08-1,43	-	-	-	0,282	-	25	(BOYER, 1963)
<i>Chelydra serpentina</i>	3,40-4,40	0,49	19,90	-	-	-	25	(FRISCHE; FAGO; ALTIMIRAS, 2000)
<i>Chelydra serpentina</i>	3,40-4,40	0,19	32,90	-	-	-	25	(FRISCHE; FAGO; ALTIMIRAS, 2000)
<i>Chelydra serpentina</i>	1,49	-	-	-	0,325	-	20	(BALDWIN, 1926)
<i>Chelydra serpentina</i>	3,40-4,40	0,10	59,10	-	-	-	25	(FRISCHE; FAGO; ALTIMIRAS, 2000)
<i>Chrysemys picta</i>	0,60	0,47±0,05	12,70±1,70	5,85	0,192	-	10	(GLASS; BOUTILIER; HEISLER, 1985)
<i>Chrysemys picta</i>	0,71	1,90±0,27	10,70±1,20	17,35	0,61	-	20	(GLASS; BOUTILIER; HEISLER, 1985)

<i>Espécie</i>	Massa (kg)	f_R (min ⁻¹)	V_C (ml.kg ⁻¹)	V_E (ml.kg ⁻¹ .min ⁻¹)	VO_2 (ml.kg ⁻¹ .min ⁻¹)	VCO_2 (ml.kg ⁻¹ .min ⁻¹)	T (°C)	Citação
<i>Chrysemys picta</i>	0,58	1,47±0,11	18,30±1,90	25,64	1,28	-	30	(GLASS; BOUTILIER; HEISLER, 1985)
<i>Chrysemys picta</i>	0,67	-	-	-	0,34	0,18	11	(HALL, 1924)
<i>Chrysemys picta</i>	0,70	-	-	-	0,70	0,36	14,8	(HALL, 1924)
<i>Chrysemys picta</i>	0,67	-	-	-	0,53	0,29	18	(HALL, 1924)
<i>Chrysemys picta</i>	0,64	-	-	-	0,49	0,28	18	(HALL, 1924)
<i>Chrysemys picta</i>	0,78	-	-	-	1,02	0,65	20	(HALL, 1924)
<i>Chrysemys picta</i>	0,56	-	-	-	0,73	0,45	20	(HALL, 1924)
<i>Chrysemys picta</i>	0,78	-	-	-	0,68	0,43	22	(HALL, 1924)
<i>Chrysemys picta</i>	0,64	-	-	-	0,80	0,55	25	(HALL, 1924)
<i>Chrysemys picta</i>	0,63	-	-	-	0,91	0,68	29	(HALL, 1924)
<i>Chrysemys picta</i>	0,40-0,90	1,90±0,30	9,40±3,10	16,70±4,00	0,58±0,10	-	25	(SILVER; JACKSON, 1985)
<i>Chrysemys picta</i>	0,30-0,50	-	-	8,70±3,60	0,25±0,04	-	25	(JACKSON; SINGER; DOWNEY, 1991)
<i>Chrysemys picta</i>	0,30-1,10	2,70	6,00-8,00	15	-	-	22-23	(MILSOM; CHAN, 1986)
<i>Chrysemys picta</i>	0,60-1,20	1,80±0,20	13,50±0,90	24,80±3,40	-	-	22-23	(MILSOM; JONES, 1980)
<i>Chrysemys picta</i>	0,45	-	-	-	1,03	0,83	22±4	(RAPATZ; MUSACCHIA, 1957)
<i>Chrysemys picta</i>	0,21	-	-	-	0,50±0,31	-	25	(STOCKARD; GATTEN, 1983)
<i>Chrysemys picta</i>	1,28	-	-	-	0,43	-	20	(BALDWIN, 1926)
<i>Chrysemys picta</i>	0,40-0,90	1,70±0,50	10,70±0,80	17,20±4,90	0,55±0,17	0,31±0,06	20	(WASSER; JACKSON, 1988)
<i>Chrysemys picta</i>	0,40-0,90	1,70±0,20	16,70±2,90	27,60±7,10	0,76±0,08	0,42±0,06	20	(WASSER; JACKSON, 1988)
<i>Dermochelys coriácea</i>	280	2,40	2,90	7,30	0,23	0,14	29,2	(LUTCAVAGE; BUSHNELL; JONES, 1990)
<i>Dermochelys coriácea</i>	306	2,40	4,20	9,90	0,23	0,23	28,8	(LUTCAVAGE; BUSHNELL; JONES, 1990)
<i>Dermochelys coriácea</i>	328	2,10	5	10,45	0,29	0,21	28,7	(LUTCAVAGE; BUSHNELL; JONES, 1990)
<i>Emys orbicularis</i>	0,07	-	-	-	-	3,67	19	(BUYTENDIJK, 1910)
<i>Emys orbicularis</i>	0,13	-	-	-	-	74	19	(BUYTENDIJK, 1910)
<i>Emys orbicularis</i>	0,59	-	-	-	-	33	19	(BUYTENDIJK, 1910)

<i>Espécie</i>	Massa (kg)	f_R (min^{-1})	V_C (ml.kg^{-1})	V_E ($\text{ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$)	VO_2 ($\text{ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$)	VCO_2 ($\text{ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$)	T (°C)	Citação
<i>Emys orbicularis</i>	1,19	-	-	-	-	18	19	(BUYTENDIJK, 1910)
<i>Emys orbicularis</i>	1,10	-	-	-	0,21	-	18-20	(ISSEKUTZ; VOGH, 1928)
<i>Geochelone denticulata</i>	4,20	-	-	-	0,23	-	20	(BENEDICT, 1932)
<i>Geochelone denticulata</i>	4,20	-	-	-	0,58	-	30	(BENEDICT, 1932)
<i>Geochelone elephantopus</i>	69	-	-	-	0,24	-	20	(BENEDICT, 1932)
<i>Geochelone elephantopus</i>	132	-	-	-	0,23	-	20	(BENEDICT, 1932)
<i>Geochelone gigantea</i>	80	-	-	-	0,25	-	20	(BENEDICT, 1932)
<i>Gopherus polyphemus</i>	5,45	-	-	-	0,26	-	20	(BENEDICT, 1932)
<i>Gopherus polyphemus</i>	5,43	-	-	-	0,50	-	30	(BENEDICT, 1932)
<i>Gopherus polyphemus</i>	2,02±0,25	-	-	-	0,28±0,02	0,20±0,02	22	(ULTSCH; ANDERSON, 1988)
<i>Gopherus polyphemus</i>	4,44±0,49	-	-	-	0,32±0,03	0,22±0,02	22	(ULTSCH; ANDERSON, 1988)
<i>Kinosternon leucostomum</i>	0,24	-	-	-	0,38±0,10	0,17±0,02	22-25	(BAGATTO; HENRY, 2000)
<i>Kinosternon subrubrum</i>	0,17±0,02	-	-	-	0,21±0,03	0,19±0,02	20	(LITZGUS; HOPKINS, 2003)
<i>Kinosternon subrubrum</i>	0,17±0,02	-	-	-	0,91±0,17	0,62±0,10	30	(LITZGUS; HOPKINS, 2003)
<i>Pelomedusa subrufa</i>	0,57±0,23	1,60	33±26	39,82±18,58	-	-	25	(BURGGREN; GLASS; JOHANSEN, 1977)
<i>Pelomedusa subrufa</i>	0,60±0,10	1,40±0,20	15,50±2,40	22,40±5,60	-	-	25	(GLASS; BURGGREN; JOHANSEN, 1978)
<i>Phrynops geoffroanus</i>	1,87±0,29	0,60±0,27	3,10±1,10	1,70±0,60	0,07±0,03	-	25±1	(CORDEIRO; ABE; KLEIN, 2016)
<i>Podocnemis unifilis</i>	0,87±0,08	2,40±1,00	9,90±1,40	26,00±7,60	1,13±0,70	-	25±1	(CORDEIRO; ABE; KLEIN, 2016)
<i>Podocnemis unifilis</i>	0,94±0,15	2,36±1,44	4,84±1,90	13,35±12,32	2,69±2,13	-	25±2	(MACIEL; CARVALHO; ABE, 2011)
<i>Pseudemys floridana</i>	1,65	-	-	28,50	0,90	-	22	(KINNEY; WHITE, 1977)

Espécie	Massa (kg)	f _R (min ⁻¹)	V _C (ml.kg ⁻¹)	V _E (ml.kg ⁻¹ .min ⁻¹)	VO ₂ (ml.kg ⁻¹ .min ⁻¹)	VCO ₂ (ml.kg ⁻¹ .min ⁻¹)	T (°C)	Citação
<i>Pseudemys mobilensis</i>	1,70	-	-	-	-	-	16-21	(CHAPMAN; BRUBAKER, 1891)
<i>Staurotypus triporcatus</i>	0,19	-	-	-	0,41±0,06	0,13±0,02	22-25	(BAGATTO; HENRY, 2000)
<i>Sternotherus minor</i>	0,12	-	-	-	0,39	-	22	(BELKIN, 1968)
<i>Sternotherus minor</i>	0,15	-	-	-	0,447±0,16	-	22	(JR, 1984)
<i>Terrapene carolina</i>	0,30	12,77	6,58	272,96	-	-	30	(LANDBERG, 2003)
<i>Terrapene carolina</i>	0,42	0,64	18,29	27,50	-	-	30	(LANDBERG, 2003)
<i>Terrapene carolina</i>	0,30	6,98	1,27	79,10	-	-	30	(LANDBERG, 2003)
<i>Terrapene carolina</i>	0,46±0,03	-	-	-	0,39±0,03	0,27±0,02	22	(ULTSCH; ANDERSON, 1988)
<i>Terrapene ornata</i>	0,35	-	-	-	0,01	-	10	(GATTEN, 1974)
<i>Terrapene ornata</i>	0,35	-	-	-	0,15	-	20	(GATTEN, 1974)
<i>Terrapene ornata</i>	0,35	-	-	-	0,25	-	30	(GATTEN, 1974)
<i>Terrapene ornata</i>	0,35	-	-	-	1,52	-	40	(GATTEN, 1974)
<i>Terrapene ornata</i>	0,32	0,27	0,18	2,84	0,13	0,12	10	(GLASS; HICKS; RIEDESEL, 1979)
<i>Terrapene ornata</i>	0,32	1,01	0,21	10,11	0,21	0,18	15	(GLASS; HICKS; RIEDESEL, 1979)
<i>Terrapene ornata</i>	0,32	1,54	0,15	13,16	0,50	0,44	25	(GLASS; HICKS; RIEDESEL, 1979)
<i>Testudo gigantea</i>	0,12	-	-	-	1,71	-	27,3	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	0,32	-	-	-	0,79	-	25,4	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	0,53	-	-	-	0,45	-	22,9	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	0,56	-	-	-	1,22	-	25,7	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	0,61	-	-	-	1,15	-	25,3	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	0,74	-	-	-	1,33	-	25	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	0,77	-	-	-	0,78	-	28,2	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	0,09	-	-	-	1,35	-	26,9	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	1,36	-	-	-	1,17	-	26,9	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	1,37	-	-	-	1,01	-	28,4	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	1,38	-	-	-	0,81	-	26,2	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	1,81	-	-	-	0,77	-	27,5	(HUGHES et al., 1971)

Espécie	Massa (kg)	f _R (min ⁻¹)	V _C (ml.kg ⁻¹)	V _E (ml.kg ⁻¹ .min ⁻¹)	VO ₂ (ml.kg ⁻¹ .min ⁻¹)	VCO ₂ (ml.kg ⁻¹ .min ⁻¹)	T (°C)	Citação
<i>Testudo gigantea</i>	1,66	-	-	-	0,94	-	26,2	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	1,73	-	-	-	1,34	-	26,2	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	19,55	-	-	-	0,28	-	24	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	28,40	-	-	-	1,14	-	26	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	28,40	-	-	-	0,81	-	25,3	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo gigantea</i>	28,40	-	-	-	0,50	-	26	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo graeca</i>	0,64	-	-	-	-	1,92	19	(BUYTENDIJK, 1910)
<i>Testudo graeca</i>	0,98	-	-	-	1,54±0,15	-	20-23	(CRAWFORD JR. et al., 1976)
<i>Testudo graeca</i>	0,22	-	-	-	0,10	0,08	18	(DONTCHEFF; KAYSER, 1937)
<i>Testudo hermanni</i>	0,67	-	-	-	0,50	-	24,6	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo hermanni</i>	2,16	-	-	-	0,21	-	23,4	(HUGHES et al., 1971)
<i>Testudo horsfieldii</i>	0,55	1,25	18,73	-	-	-	23	(BENCHETRIT; DEJOURS, 1980)
<i>Testudo horsfieldii</i>	0,57	1,40	14,21	20,17	-	-	23-25	(BENCHETRIT; DEJOURS, 1980)
<i>Testudo pardalis</i>	2,87±0,67	2,92±2,42	11±6	25,72±12,45	-	-	25	(BURGGREN; GLASS; JOHANSEN, 1977)
<i>Testudo pardalis</i>	2,90±0,30	1,20±0,90	10,70±2,70	13,40±3,60	-	-	25	(GLASS; BURGGREN; JOHANSEN, 1978)
<i>Testudo tabulata</i>	1,10	-	-	-	-	1,03	20	(BUYTENDIJK, 1910)
<i>Testudo tabulata</i>	1,65	-	-	-	-	1,13	23	(BUYTENDIJK, 1910)
<i>Trachemys scripta</i>	0,99±0,05	-	-	-	1,04±0,13	0,75±0,08	22-25	(BAGATTO; HENRY, 1999)
<i>Trachemys scripta</i>	1,55	-	-	-	0,90±0,07	-	20-23	(CRAWFORD JR. et al., 1976)
<i>Trachemys scripta</i>	1,00-2,00	0,82±0,20	38,00±8,00	31,00±4,00	-	-	20	(HITZIG; NATTIE, 1982)
<i>Trachemys scripta</i>	1,00-2,00	0,95±0,10	20,00±3,00	19,00±4,00	-	-	20	(HITZIG; NATTIE, 1982)
<i>Trachemys scripta</i>	1,00-2,00	1,03±0,20	23,00±5,00	24,00±6,00	-	-	20	(HITZIG; NATTIE, 1982)
<i>Trachemys scripta</i>	1,95±0,18	-	-	142,00±23,00	0,52±0,11	0,22±0,08	22	(HOPKINS; WANG; HICKS, 1996)
<i>Trachemys scripta</i>	0,50-0,70	1,40±0,60	14,20±6,00	18,00±6,70	0,24±0,09	-	10	(JACKSON, 1971)
<i>Trachemys scripta</i>	0,50-0,70	1,60±0,80	18,50±7,00	25,60±12,90	0,65±0,28	-	20	(JACKSON, 1971)
<i>Trachemys scripta</i>	0,50-0,70	1,90±1,00	10,80±6,40	17,60±8,60	1,04±0,30	-	30	(JACKSON, 1971)
<i>Trachemys scripta</i>	0,50-0,70	1,20±0,30	8,50±3,60	9,50±1,90	0,88±0,14	-	35	(JACKSON, 1971)

Espécie	Massa (kg)	f _R (min ⁻¹)	V _C (ml.kg ⁻¹)	V _E (ml.kg ⁻¹ .min ⁻¹)	VO ₂ (ml.kg ⁻¹ .min ⁻¹)	VCO ₂ (ml.kg ⁻¹ .min ⁻¹)	T (°C)	Citação
<i>Trachemys scripta</i>	0,40-1,00	-	-	-	0,47±0,02	-	10	(JACKSON, 1973)
<i>Trachemys scripta</i>	0,40-1,00	1,40±0,15	-	-	0,69±0,08	-	20	(JACKSON, 1973)
<i>Trachemys scripta</i>	0,40-1,00	-	-	-	1,64±0,18	-	30	(JACKSON, 1973)
<i>Trachemys scripta</i>	0,40-1,20	1,80±0,20	16,20±1,50	29,80±4,10	0,38±0,04	-	10	(JACKSON; PALMER; MEADOW, 1974)
<i>Trachemys scripta</i>	0,40-1,20	1,60±0,20	15,70±2,10	23,80±3,40	0,70±0,08	-	20	(JACKSON; PALMER; MEADOW, 1974)
<i>Trachemys scripta</i>	0,40-1,20	1,90±0,20	16,60±1,70	30,60±4,40	1,30±0,14	-	30	(JACKSON; PALMER; MEADOW, 1974)
<i>Trachemys scripta</i>	0,22-0,30	6,40	7,93	28,85	-	-	30	(LANDBERG; MAILHOT; BRAINERD, 2009)
<i>Trachemys scripta</i>	0,74±0,11	7,31±5,23	3,90±3,09	24,39±16,07	4,59±2,21	-	25±2	(MACIEL; CARVALHO; ABE, 2011)
<i>Trachemys scripta</i>	0,26±0,04	-	-	-	0,11	-	20	(OVERGAARD; GESSER, 2004)
<i>Trachemys scripta</i>	1,55	-	-	-	1,28±0,11	1,03±0,14	25±2	(PLATZACK; HICKS, 2001)
<i>Trachemys scripta</i>	0,54±0,041	2,00±0,70	6,90±1,20	13,80	-	-	20-22	(VITALIS; MILSOM, 1986a,b)
<i>Trachemys scripta</i>	0,30	-	-	-	0,06	-	10	(GATTEN, 1974)
<i>Trachemys scripta</i>	0,30	-	-	-	0,18	-	20	(GATTEN, 1974)
<i>Trachemys scripta</i>	0,30	-	-	-	0,52	-	30	(GATTEN, 1974)
<i>Trachemys scripta</i>	0,30	-	-	-	1,50	-	40	(GATTEN, 1974)
<i>Trachemys scripta</i>	1,00-2,00	-	-	33±5	-	-	10	(HITZIG, 1982)
<i>Trachemys scripta</i>	1,00-2,00	-	-	36±4	-	-	20	(HITZIG, 1982)
<i>Trachemys scripta</i>	1,00-2,00	-	-	37±4	-	-	30	(HITZIG, 1982)
<i>Trachemys scripta</i>	0,79	1,40	7,50	9,40	-	-	23	(JOHNSON; KRISP; BARTMAN, 2015)
<i>Trachemys scripta</i>	0,97	-	-	-	0,35	-	20	(HUTTON, 1960)
<i>Trachemys scripta</i>	0,97	-	-	-	0,70	-	30	(HUTTON, 1960)

Apêndice G – Volumes pulmonares para Répteis

Espécie	Massa (kg)	Supino			Prona			Pulmões			Citação
		V _{Lr} (ml)	V _{Lm} (ml)	V _{Lr} / V _{Lm} (%)	V _{Lr} (ml)	V _{Lm} (ml)	V _{Lr} / V _{Lm} (%)	V _{Lr} (ml)	V _{Lm} (ml)	V _{Lr} / V _{Lm} (%)	
<i>Ameiva ameiva</i>	0,070		16,80								(KLEIN 2001)
<i>Ameiva ameiva</i>	0,037		5,10								(KLEIN 2001)
<i>Ameiva ameiva</i>	0,106		10								(KLEIN 2001)
<i>Ameiva ameiva</i>	0,176		28								(KLEIN 2001)
<i>Ameiva ameiva</i>	0,045		6,70								(KLEIN 2001)
<i>Ameiva ameiva</i>	0,041		5,70								(KLEIN 2001)
<i>Caretta caretta</i>	9,500		1615								(LUTCAVAGE;LUTZ;BAIER, 1989)
<i>Caretta caretta</i>	23,000		3243								(LUTCAVAGE;LUTZ;BAIER, 1989)
<i>Caretta caretta</i>	26,000		3770								(LUTCAVAGE;LUTZ;BAIER, 1989)
<i>Caretta caretta</i>	32,000		2080								(LUTCAVAGE;LUTZ;BAIER, 1989)
<i>Caretta caretta</i>	52,000		3952								(LUTCAVAGE;LUTZ;BAIER, 1989)
<i>Caretta caretta</i>	68,000		5848								(LUTCAVAGE;LUTZ;BAIER, 1989)
<i>Caretta caretta</i>	0,530		90,10								(LUTCAVAGE;LUTZ;BAIER, 1989)
<i>Caretta caretta</i>	30.140	1145									(LUTCAVAGE;LUTZ;BAIER, 1989)
<i>Chamaeleo chamaeleon</i>	0,019	4,40	22	20							(PERRY; DUNCKER, 1978)
<i>Chelonoidis carbonarius</i>	0,064	3,50	8	43,75	4,40	7,70	57,14	5,2	14,50	35,86	Este estudo
<i>Chelonoidis carbonarius</i>	0,084	2,80	8,80	31,82	4,20	7,40	56,76	2	18	11,11	Este estudo
<i>Chelonoidis carbonarius</i>	0,090	2,80	9,40	29,79	5,60	9,70	57,73	2	25	8	Este estudo
<i>Chelonoidis carbonarius</i>	0,088	4	9	44,45	5	9	55,55	6,60	19,30	34,20	Este estudo

Apêndice H – Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volumexfrequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores brutos da complacência dinâmica ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$).

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)
	0,1mlx5rpm - **	0,1mlx5rpm - ***
	0,1mlx10rpm - *	0,1mlx10rpm - *
	0,3mlx5rpm - ***	0,3mlx5rpm - ***
	0,3mlx10rpm - *	0,3mlx10rpm - *
	0,6mlx5rpm - ***	0,6mlx5rpm - ***
	0,6mlx10rpm - **	0,6mlx10rpm - **
	0,6mlx15rpm - *	0,6mlx15rpm - *
	0,6mlx20rpm - *	0,6mlx20rpm - *
	0,9mlx5rpm - ***	0,9mlx5rpm - ***
	0,9mlx10rpm - **	0,9mlx10rpm - **
	0,9mlx15rpm - **	0,9mlx15rpm - **
	0,9mlx20rpm - **	0,9mlx20rpm - **
	0,9mlx25rpm - *	0,9mlx25rpm - *
	1,2mlx5rpm - ***	1,2mlx5rpm - ***
	1,2mlx10rpm - ***	1,2mlx10rpm - ***
	1,2mlx15rpm - ***	1,2mlx15rpm - ***
	1,2mlx20rpm - *	1,2mlx20rpm - **
	1,2mlx25rpm - *	1,2mlx25rpm - *
	1,5mlx5rpm - ***	1,5mlx5rpm - ***
	1,5mlx10rpm - ***	1,5mlx10rpm - ***
	1,5mlx15rpm - **	1,5mlx15rpm - **
	1,5mlx20rpm - **	1,5mlx20rpm - **
	1,5mlx25rpm - **	1,5mlx25rpm - **
	1,5mlx30rpm - *	1,5mlx30rpm - *
	2mlx5rpm - ***	2mlx5rpm - ***
	2mlx10rpm - ***	2mlx10rpm - ***
	2mlx15rpm - ***	2mlx15rpm - ***
	2mlx20rpm - **	2mlx20rpm - **
	2mlx25rpm - *	2mlx25rpm - *
	2mlx30rpm - *	2mlx30rpm - *
	3mlx5rpm - ***	3mlx5rpm - ***
	3mlx10rpm - ***	3mlx10rpm - ***
	3mlx15rpm - **	3mlx15rpm - ***
	3mlx20rpm - *	3mlx20rpm - **
	3mlx25rpm - *	3mlx25rpm - *
	4mlx5rpm - ***	4mlx5rpm - ***
	4mlx10rpm - ***	4mlx10rpm - ***
	4mlx15rpm - ***	4mlx15rpm - ***
	4mlx20rpm - ***	4mlx20rpm - ***
	4mlx25rpm - ***	4mlx25rpm - ***
	4mlx30rpm - ***	4mlx30rpm - ***
	4mlx40rpm - *	4mlx40rpm - *

Apêndice I - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores de complacência dinâmica padronizados pela massa corpórea ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$).

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)
	0,1mlx5rpm - **	0,1mlx5rpm - **
		0,1mlx10rpm - *
	0,3mlx5rpm - ***	0,3mlx5rpm - ***
	0,6mlx5rpm - **	0,6mlx5rpm - **
	0,6mlx10rpm - *	0,6mlx10rpm - *
		0,6mlx15rpm - *
	0,9mlx5rpm - ***	0,9mlx5rpm - ***
	0,9mlx10rpm - **	0,9mlx10rpm - **
	0,9mlx15rpm - **	0,9mlx15rpm - **
	0,9mlx20rpm - *	0,9mlx20rpm - *
	1,2mlx5rpm - ***	1,2mlx5rpm - ***
	1,2mlx10rpm - **	1,2mlx10rpm - **
	1,2mlx15rpm - **	1,2mlx15rpm - **
	1,2mlx20rpm - *	1,2mlx20rpm - *
	1,5mlx5rpm - ***	1,5mlx5rpm - ***
	1,5mlx10rpm - **	1,5mlx10rpm - ***
	1,5mlx15rpm - *	1,5mlx15rpm - *
	1,5mlx20rpm - *	1,5mlx20rpm - *
	1,5mlx25rpm - *	1,5mlx25rpm - *
	2mlx5rpm - ***	2mlx5rpm - ***
	2mlx10rpm - ***	2mlx10rpm - ***
	2mlx15rpm - ***	2mlx15rpm - ***
	3mlx5rpm - ***	3mlx5rpm - ***
	3mlx10rpm - *	3mlx10rpm - **
	3mlx15rpm - *	3mlx15rpm - *
	4mlx5rpm - ***	4mlx5rpm - ***
	4mlx10rpm - ***	4mlx10rpm - ***
	4mlx15rpm - ***	4mlx15rpm - ***
	4mlx20rpm - ***	4mlx20rpm - ***
	4mlx25rpm - ***	4mlx25rpm - ***
	4mlx30rpm - **	4mlx30rpm - ***

Apêndice J - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores de complacência dinâmica padronizados pelo V_{Lr} (ml.cmH₂O⁻¹.ml⁻¹).

Supino vs Prona (ml.cmH ₂ O ⁻¹ .ml ⁻¹)	Supino vs Pulmões (ml.cmH ₂ O ⁻¹ .ml ⁻¹)	Prona vs Pulmões (ml.cmH ₂ O ⁻¹ .ml ⁻¹)
0,1mlx5rpm - ***		0,1mlx5rpm - ***
0,3mlx5rpm - ***		0,3mlx5rpm - ***
0,6mlx5rpm - **		0,6mlx5rpm - **
0,9mlx5rpm - ***		0,9mlx5rpm - ***
1,2mlx5rpm - ***		1,2mlx5rpm - ***
1,5mlx5rpm - ***		1,5mlx5rpm - ***
1,5mlx10rpm - **		1,5mlx10rpm - **
2mlx5rpm - ***		2mlx5rpm - ***
2mlx10rpm - **		2mlx10rpm - **
2mlx15rpm - **		2mlx15rpm - **
3mlx5rpm - ***		3mlx5rpm - ***
3mlx10rpm - ***		3mlx10rpm - ***
3mlx15rpm - ***		3mlx15rpm - ***
3mlx20rpm - ***		3mlx20rpm - ***
3mlx25rpm - **		3mlx25rpm - **
3mlx30rpm - *		3mlx30rpm - *
4mlx5rpm - ***		4mlx5rpm - ***
4mlx10rpm - ***		4mlx10rpm - ***
4mlx15rpm - ***		4mlx15rpm - ***
4mlx20rpm - ***		4mlx20rpm - ***
4mlx25rpm - ***		4mlx25rpm - ***
4mlx30rpm - **		4mlx30rpm - **
4mlx40rpm - **		4mlx40rpm - **

Apêndice K - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volumexfrequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores de complacência dinâmica padronizados pelo $V_{Lm}(\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1})$.

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)
		0,3mlx5rpm - *
		0,9mlx5rpm - *
	1,2mlx5rpm - **	1,2mlx5rpm - ***
	1,5mlx5rpm - *	1,5mlx5rpm - *
	2mlx5rpm - ***	2mlx5rpm - ***
	2mlx10rpm - ***	2mlx10rpm - ***
	2mlx15rpm - *	2mlx15rpm - *
		3mlx5rpm - *
	4mlx5rpm - ***	4mlx5rpm - ***
	4mlx10rpm - ***	4mlx10rpm - ***
	4mlx15rpm - ***	4mlx15rpm - ***
	4mlx20rpm - **	4mlx20rpm - ***
		4mlx25rpm - *

Apêndice L - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em adultos de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volumexfrequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores brutos da complacência dinâmica ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$).

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)
	5mlx5rpm - ***	5mlx5rpm - ***
	5mlx10rpm - ***	5mlx10rpm - ***
	5mlx15rpm - ***	5mlx15rpm - ***
	5mlx20rpm - ***	5mlx20rpm - ***
	5mlx30rpm - ***	5mlx30rpm - ***
	5mlx40rpm - ***	5mlx40rpm - ***
	5mlx50rpm - **	5mlx50rpm - ***
	10mlx5rpm - ***	10mlx5rpm - ***
	10mlx10rpm - ***	10mlx10rpm - ***
	10mlx15rpm - ***	10mlx15rpm - ***
	10mlx20rpm - ***	10mlx20rpm - ***
	10mlx30rpm - ***	10mlx30rpm - ***
	15mlx5rpm - ***	15mlx5rpm - ***
	15mlx10rpm - ***	15mlx10rpm - ***
	15mlx15rpm - ***	15mlx15rpm - ***
	15mlx20rpm - ***	15mlx20rpm - ***
	20mlx5rpm - ***	20mlx5rpm - ***
	20mlx10rpm - ***	20mlx10rpm - ***
	20mlx15rpm - ***	20mlx15rpm - ***
	20mlx20rpm - ***	20mlx20rpm - ***
	25mlx5rpm - ***	25mlx5rpm - ***
	25mlx10rpm - ***	25mlx10rpm - ***
	25mlx15rpm - ***	25mlx15rpm - ***
	30mlx5rpm - ***	30mlx5rpm - ***
	30mlx10rpm - ***	30mlx10rpm - ***

Apêndice M - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em adultos de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores de complacência dinâmica padronizados pela massa corpórea ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$).

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)
	5mlx5rpm - ***	5mlx5rpm - ***
	5mlx10rpm - ***	5mlx10rpm - ***
	5mlx15rpm - ***	5mlx15rpm - ***
	5mlx20rpm - ***	5mlx20rpm - ***
	5mlx30rpm - ***	5mlx30rpm - ***
	5mlx40rpm - **	5mlx40rpm - ***
	5mlx50rpm - *	5mlx50rpm - *
	10mlx5rpm - ***	10mlx5rpm - ***
	10mlx10rpm - ***	10mlx10rpm - ***
	10mlx15rpm - ***	10mlx15rpm - ***
	10mlx20rpm - ***	10mlx20rpm - ***
	10mlx30rpm - ***	10mlx30rpm - ***
	15mlx5rpm - ***	15mlx5rpm - ***
	15mlx10rpm - ***	15mlx10rpm - ***
	15mlx15rpm - ***	15mlx15rpm - ***
	15mlx20rpm - ***	15mlx20rpm - ***
	20mlx5rpm - ***	20mlx5rpm - ***
	20mlx10rpm - ***	20mlx10rpm - ***
	20mlx15rpm - ***	20mlx15rpm - ***
	20mlx20rpm - ***	20mlx20rpm - ***
	25mlx5rpm - ***	25mlx5rpm - ***
	25mlx10rpm - ***	25mlx10rpm - ***
	25mlx15rpm - ***	25mlx15rpm - ***
	30mlx5rpm - ***	30mlx5rpm - ***
	30mlx10rpm - ***	30mlx10rpm - ***

Apêndice N - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em adultos de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores de complacência dinâmica padronizados pelo V_{Lr} (ml.cmH₂O⁻¹.ml⁻¹).

Supino vs Prona (ml.cmH ₂ O ⁻¹ .ml ⁻¹)	Supino vs Pulmões (ml.cmH ₂ O ⁻¹ .ml ⁻¹)	Prona vs Pulmões (ml.cmH ₂ O ⁻¹ .ml ⁻¹)
	5mlx5rpm - ***	5mlx5rpm - ***
	5mlx10rpm - ***	5mlx10rpm - ***
	5mlx15rpm - ***	5mlx15rpm - ***
	5mlx20rpm - ***	5mlx20rpm - ***
	5mlx30rpm - ***	5mlx30rpm - ***
	5mlx40rpm - ***	5mlx40rpm - ***
	5mlx50rpm - ***	5mlx50rpm - ***
	10mlx5rpm - ***	10mlx5rpm - ***
	10mlx10rpm - ***	10mlx10rpm - ***
	10mlx15rpm - ***	10mlx15rpm - ***
	10mlx20rpm - ***	10mlx20rpm - ***
	10mlx30rpm - ***	10mlx30rpm - ***
	15mlx5rpm - ***	15mlx5rpm - ***
	15mlx10rpm - ***	15mlx10rpm - ***
	15mlx15rpm - ***	15mlx15rpm - ***
	15mlx20rpm - ***	15mlx20rpm - ***
20mlx5rpm - *	20mlx5rpm - ***	20mlx5rpm - ***
	20mlx10rpm - ***	20mlx10rpm - ***
	20mlx15rpm - ***	20mlx15rpm - ***
	20mlx20rpm - ***	20mlx20rpm - ***
25mlx5rpm - *	25mlx5rpm - ***	25mlx5rpm - ***
	25mlx10rpm - ***	25mlx10rpm - ***
	25mlx15rpm - ***	25mlx15rpm - ***
30mlx5rpm - **	30mlx5rpm - ***	30mlx5rpm - ***
30mlx10rpm - **	30mlx10rpm - ***	30mlx10rpm - ***

Apêndice O - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em adultos de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores de complacência dinâmica padronizados pelo $V_{Lm}(\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1})$.

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)
	5mlx5rpm - ***	5mlx5rpm - ***
	5mlx10rpm - ***	5mlx10rpm - ***
	5mlx15rpm - ***	5mlx15rpm - ***
	5mlx20rpm - ***	5mlx20rpm - ***
	5mlx30rpm - ***	5mlx30rpm - ***
	5mlx40rpm - ***	5mlx40rpm - ***
	5mlx50rpm - **	5mlx50rpm - **
	10mlx5rpm - ***	10mlx5rpm - ***
	10mlx10rpm - ***	10mlx10rpm - ***
	10mlx15rpm - ***	10mlx15rpm - ***
	10mlx20rpm - ***	10mlx20rpm - ***
	10mlx30rpm - ***	10mlx30rpm - ***
	15mlx5rpm - ***	15mlx5rpm - ***
	15mlx10rpm - ***	15mlx10rpm - ***
	15mlx15rpm - ***	15mlx15rpm - ***
	15mlx20rpm - ***	15mlx20rpm - ***
	20mlx5rpm - ***	20mlx5rpm - ***
	20mlx10rpm - ***	20mlx10rpm - ***
	20mlx15rpm - ***	20mlx15rpm - ***
	20mlx20rpm - ***	20mlx20rpm - ***
	25mlx5rpm - ***	25mlx5rpm - ***
	25mlx10rpm - ***	25mlx10rpm - ***
	25mlx15rpm - ***	25mlx15rpm - ***
	30mlx5rpm - ***	30mlx5rpm - ***
	30mlx10rpm - ***	30mlx10rpm - ***

Apêndice P - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores brutos da resistência ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$).

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)
0,1mlx5rpm - ***	0,1mlx5rpm - ***	0,1mlx5rpm - ***
	0,1mlx10rpm - ***	0,1mlx10rpm - ***
	0,1mlx15rpm - ***	0,1mlx15rpm - ***
	0,1mlx20rpm - ***	0,1mlx20rpm - ***
	0,1mlx25rpm - *	0,1mlx25rpm - *
	0,3mlx5rpm - ***	0,3mlx5rpm - ***
	0,3mlx10rpm - ***	0,3mlx10rpm - **
	0,6mlx5rpm - ***	0,6mlx5rpm - ***
	0,9mlx5rpm - ***	0,9mlx5rpm - ***
	1,2mlx5rpm - **	1,2mlx5rpm - **
	1,5mlx5rpm - **	1,5mlx5rpm - *
	2mlx5rpm - ***	2mlx5rpm - *

Apêndice Q - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores da resistência padronizados pela massa corpórea ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$).

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)
0,1mlx5rpm - ***	0,1mlx5rpm - ***	0,1mlx5rpm - ***
	0,1mlx10rpm - ***	0,1mlx10rpm - ***
	0,1mlx15rpm - ***	0,1mlx15rpm - ***
	0,1mlx20rpm - ***	0,1mlx20rpm - ***
	0,3mlx5rpm - ***	0,3mlx5rpm - ***
	0,3mlx10rpm - **	0,3mlx10rpm - *
	0,6mlx5rpm - ***	0,6mlx5rpm - ***
	0,9mlx5rpm - ***	0,9mlx5rpm - ***
	1,2mlx5rpm - *	1,2mlx5rpm - *
	1,5mlx5rpm - *	

Apêndice R - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores da resistência ventilatória padronizados pelo $V_{Lr}(\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1})$.

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)
0,1mlx5rpm - ***	0,1mlx5rpm - ***	0,1mlx5rpm - ***
0,1mlx10rpm - *	0,1mlx10rpm - ***	0,1mlx10rpm - ***
	0,1mlx15rpm - ***	0,1mlx15rpm - **
	0,1mlx20rpm - ***	0,3mlx5rpm - ***
0,3mlx5rpm - **	0,3mlx5rpm - ***	
	0,3mlx10rpm - **	
	0,6mlx5rpm - ***	0,6mlx5rpm - ***
	0,9mlx5rpm - ***	
	1,2mlx5rpm - *	
	1,5mlx5rpm - **	

Apêndice S - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volumexfrequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores da resistência ventilatória padronizados pelo $V_{Lm}(\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1})$.

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)
0,1mlx5rpm - ***	0,1mlx5rpm - ***	0,1mlx5rpm - ***
	0,1mlx10rpm - ***	0,1mlx10rpm - ***
	0,1mlx15rpm - ***	0,1mlx15rpm - ***
	0,1mlx20rpm - *	0,1mlx20rpm - **
	0,3mlx5rpm - ***	0,3mlx5rpm - ***
	0,3mlx10rpm - *	0,3mlx10rpm - *
	0,6mlx5rpm - ***	0,6mlx5rpm - ***
	0,9mlx5rpm - **	0,9mlx5rpm - ***

Apêndice T - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em adultos de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores brutos da resistência ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$).

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)
	5mlx5rpm - ***	5mlx5rpm - ***
	5mlx10rpm - ***	5mlx10rpm - ***
	5mlx15rpm - ***	5mlx15rpm - ***
	5mlx20rpm - **	5mlx20rpm - **
		5mlx30rpm - *
	10mlx5rpm - ***	10mlx5rpm - ***
	10mlx10rpm - ***	10mlx10rpm - ***
	10mlx15rpm - **	10mlx15rpm - ***
	10mlx20rpm - *	10mlx20rpm - **
	15mlx5rpm - ***	15mlx5rpm - ***
	15mlx10rpm - ***	15mlx10rpm - ***
	15mlx15rpm - **	15mlx15rpm - ***
	15mlx20rpm - *	15mlx20rpm - **
	20mlx5rpm - ***	20mlx5rpm - ***
	20mlx10rpm - ***	20mlx10rpm - ***
	20mlx15rpm - **	20mlx15rpm - **
		20mlx20rpm - *
	25mlx5rpm - ***	25mlx5rpm - ***
	25mlx10rpm - ***	25mlx10rpm - ***
	25mlx15rpm - **	25mlx15rpm - ***
	30mlx5rpm - ***	30mlx5rpm - ***
	30mlx10rpm - ***	30mlx10rpm - ***

Apêndice U - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em adultos de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores da resistência ventilatória padronizados pela massa corpórea ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$).

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)
	5mlx5rpm - ***	5mlx5rpm - ***
	5mlx10rpm - ***	5mlx10rpm - ***
	5mlx15rpm - ***	5mlx15rpm - ***
	5mlx20rpm - *	5mlx20rpm - **
		5mlx30rpm - *
	10mlx5rpm - ***	10mlx5rpm - ***
	10mlx10rpm - ***	10mlx10rpm - ***
	10mlx15rpm - **	10mlx15rpm - ***
		10mlx20rpm - **
	15mlx5rpm - ***	15mlx5rpm - ***
	15mlx10rpm - ***	15mlx10rpm - ***
	15mlx15rpm - **	15mlx15rpm - ***
		15mlx20rpm - **
	20mlx5rpm - ***	20mlx5rpm - ***
	20mlx10rpm - ***	20mlx10rpm - ***
	20mlx15rpm - *	20mlx15rpm - **
		20mlx20rpm - *
	25mlx5rpm - ***	25mlx5rpm - ***
	25mlx10rpm - ***	25mlx10rpm - ***
	25mlx15rpm - **	25mlx15rpm - ***
	30mlx5rpm - ***	30mlx5rpm - ***
	30mlx10rpm - ***	30mlx10rpm - ***

Apêndice V - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em adultos de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores da resistência ventilatória padronizados pelo V_{Lr} (ml.cmH₂O⁻¹.ml⁻¹).

Supino vs Prona (ml.cmH ₂ O ⁻¹ .ml ⁻¹)	Supino vs Pulmões (ml.cmH ₂ O ⁻¹ .ml ⁻¹)	Prona vs Pulmões (ml.cmH ₂ O ⁻¹ .ml ⁻¹)
5mlx5rpm - ***	5mlx5rpm - ***	
5mlx10rpm - **	5mlx10rpm - ***	
5mlx15rpm - **	5mlx15rpm - ***	
	5mlx20rpm - *	
10mlx5rpm - ***	10mlx5rpm - ***	
10mlx10rpm - **	10mlx10rpm - ***	
	10mlx15rpm - **	
15mlx5rpm - ***	15mlx5rpm - ***	
15mlx10rpm - **	15mlx10rpm - ***	
	15mlx15rpm - **	
20mlx5rpm - ***	20mlx5rpm - ***	
20mlx10rpm - **	20mlx10rpm - ***	
	20mlx15rpm - *	
25mlx5rpm - ***	25mlx5rpm - ***	
25mlx10rpm - **	25mlx10rpm - ***	
25mlx15rpm - *	25mlx15rpm - **	
30mlx5rpm - ***	30mlx5rpm - ***	
30mlx10rpm - **	30mlx10rpm - ***	

Apêndice W - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em adultos de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores da resistência ventilatória padronizados pelo $V_{Lm}(\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1})$.

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)
5mlx5rpm - *	5mlx5rpm - ***	5mlx5rpm - ***
5mlx10rpm - **	5mlx10rpm - ***	5mlx10rpm - ***
	5mlx15rpm - ***	5mlx15rpm - ***
	5mlx20rpm - **	5mlx20rpm - ***
		5mlx30rpm - ***
		5mlx40rpm - **
		5mlx50rpm - *
10mlx5rpm - **	10mlx5rpm - ***	10mlx5rpm - ***
	10mlx10rpm - ***	10mlx10rpm - ***
	10mlx15rpm - **	10mlx15rpm - ***
	10mlx20rpm - *	10mlx20rpm - ***
		10mlx30rpm - **
		10mlx40rpm - **
	15mlx5rpm - ***	15mlx5rpm - ***
	15mlx10rpm - ***	15mlx10rpm - ***
	15mlx15rpm - **	15mlx15rpm - ***
	15mlx20rpm - *	15mlx20rpm - ***
	20mlx5rpm - ***	20mlx5rpm - ***
	20mlx10rpm - ***	20mlx10rpm - ***
	20mlx15rpm - **	20mlx15rpm - ***
	20mlx20rpm - *	20mlx20rpm - ***
	25mlx5rpm - ***	25mlx5rpm - ***
	25mlx10rpm - ***	25mlx10rpm - ***
	25mlx15rpm - **	25mlx15rpm - ***
	30mlx5rpm - ***	30mlx5rpm - ***
	30mlx10rpm - ***	30mlx10rpm - ***

Apêndice X - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores brutos do Trabalho mecânico ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$).

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)
	1,5mlx10rpm - *	
	1,5mlx15rpm - *	
	1,5mlx25rpm - *	
	2mlx5rpm - ***	2mlx5rpm - ***
	2mlx10rpm - ***	2mlx10rpm - ***
	2mlx15rpm - ***	2mlx15rpm - ***
	2mlx20rpm - ***	2mlx20rpm - ***
	2mlx25rpm - ***	2mlx25rpm - ***
	2mlx30rpm - ***	2mlx30rpm - ***
	2mlx40rpm - ***	2mlx40rpm - ***
	2mlx50rpm - *	2mlx50rpm - *
	3mlx5rpm - ***	3mlx5rpm - ***
	3mlx10rpm - ***	3mlx10rpm - ***
	3mlx15rpm - ***	3mlx15rpm - ***
	3mlx20rpm - ***	3mlx20rpm - ***
	3mlx25rpm - ***	3mlx25rpm - ***
	3mlx30rpm - ***	3mlx30rpm - ***
	3mlx40rpm - ***	3mlx40rpm - ***
	3mlx50rpm - ***	3mlx50rpm - ***
	4mlx5rpm - ***	4mlx5rpm - ***
	4mlx10rpm - ***	4mlx10rpm - ***
	4mlx15rpm - ***	4mlx15rpm - ***
	4mlx20rpm - ***	4mlx20rpm - ***
	4mlx25rpm - ***	4mlx25rpm - ***
	4mlx30rpm - ***	4mlx30rpm - ***
	4mlx40rpm - ***	4mlx40rpm - ***
	4mlx50rpm - ***	4mlx50rpm - ***

Apêndice Y - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores do trabalho mecânico padronizados pela massa corpórea ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$).

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)
	1,5mlx10rpm - *	
	2mlx5rpm - ***	2mlx5rpm - ***
	2mlx10rpm - ***	2mlx10rpm - ***
	2mlx15rpm - ***	2mlx15rpm - ***
	2mlx20rpm - **	2mlx20rpm - **
	2mlx25rpm - **	2mlx25rpm - **
	2mlx30rpm - **	2mlx30rpm - **
	2mlx40rpm - **	2mlx40rpm - ***
		2mlx50rpm - *
	3mlx5rpm - ***	3mlx5rpm - ***
	3mlx10rpm - ***	3mlx10rpm - ***
	3mlx15rpm - ***	3mlx15rpm - ***
	3mlx20rpm - ***	3mlx20rpm - ***
	3mlx25rpm - ***	3mlx25rpm - ***
	3mlx30rpm - ***	3mlx30rpm - ***
	3mlx40rpm - ***	3mlx40rpm - ***
	3mlx50rpm - **	3mlx50rpm - ***
	4mlx5rpm - ***	4mlx5rpm - ***
	4mlx10rpm - ***	4mlx10rpm - ***
	4mlx15rpm - ***	4mlx15rpm - ***
	4mlx20rpm - ***	4mlx20rpm - ***
	4mlx25rpm - ***	4mlx25rpm - ***
	4mlx30rpm - ***	4mlx30rpm - ***
	4mlx40rpm - ***	4mlx40rpm - ***
	4mlx50rpm - ***	4mlx50rpm - ***

Apêndice Z - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores do trabalho mecânico padronizados pelo $V_{Lr}(\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1})$.

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)
	2mlx10rpm - *	
	2mlx15rpm - *	
	3mlx5rpm - ***	
	3mlx10rpm - ***	
	3mlx15rpm - ***	
	3mlx20rpm - ***	
	3mlx25rpm - ***	
	3mlx30rpm - ***	
	3mlx40rpm - **	
4mlx5rpm - ***	4mlx5rpm - ***	4mlx5rpm - **
4mlx10rpm - ***	4mlx10rpm - ***	4mlx10rpm - ***
4mlx15rpm - **	4mlx15rpm - ***	4mlx15rpm - ***
4mlx20rpm - ***	4mlx20rpm - ***	4mlx20rpm - ***
4mlx25rpm - **	4mlx25rpm - ***	4mlx25rpm - ***
4mlx30rpm - ***	4mlx30rpm - ***	4mlx30rpm - ***
4mlx40rpm - **	4mlx40rpm - ***	4mlx40rpm - ***
4mlx50rpm - ***	4mlx50rpm - ***	4mlx50rpm - ***

Apêndice AA - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em juvenis de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores do trabalho mecânico padronizados pelo $V_{Lm}(\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1})$.

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)
		1,2mlx5rpm - ***
	1,5mlx5rpm - ***	1,5mlx5rpm - ***
	1,5mlx10rpm - ***	1,5mlx10rpm - ***
	1,5mlx15rpm - ***	1,5mlx15rpm - ***
	1,5mlx20rpm - ***	1,5mlx20rpm - ***
	1,5mlx25rpm - ***	1,5mlx25rpm - ***
	1,5mlx30rpm - ***	1,5mlx30rpm - **
	1,5mlx40rpm - ***	1,5mlx40rpm - ***
	1,5mlx50rpm - **	1,5mlx50rpm - **
	2mlx5rpm - ***	2mlx5rpm - ***
	2mlx10rpm - ***	2mlx10rpm - ***
	2mlx15rpm - ***	2mlx15rpm - ***
	2mlx20rpm - ***	2mlx20rpm - ***
	2mlx25rpm - ***	2mlx25rpm - ***
	2mlx30rpm - ***	2mlx30rpm - ***
	2mlx40rpm - ***	2mlx40rpm - ***
	3mlx5rpm - ***	3mlx5rpm - ***
	3mlx10rpm - ***	3mlx10rpm - ***
	3mlx15rpm - ***	3mlx15rpm - ***
	3mlx20rpm - ***	3mlx20rpm - ***
	3mlx25rpm - ***	3mlx25rpm - ***
	3mlx30rpm - ***	3mlx30rpm - ***
	3mlx40rpm - ***	3mlx40rpm - ***
	3mlx50rpm - ***	3mlx50rpm - ***
	4mlx5rpm - ***	4mlx5rpm - ***
	4mlx10rpm - ***	4mlx10rpm - ***
4mlx15rpm - **	4mlx15rpm - ***	4mlx15rpm - ***
	4mlx20rpm - ***	4mlx20rpm - ***
	4mlx25rpm - ***	4mlx25rpm - ***
	4mlx30rpm - ***	4mlx30rpm - ***
4mlx40rpm - *	4mlx40rpm - ***	4mlx40rpm - ***
	4mlx50rpm - ***	4mlx50rpm - ***

Apêndice AB - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em adultos de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores brutos do trabalho mecânico ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$).

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}$)
	15mlx5rpm - ***	15mlx5rpm - ***
	15mlx10rpm - ***	15mlx10rpm - ***
	15mlx15rpm - ***	15mlx15rpm - ***
	15mlx20rpm - ***	15mlx20rpm - ***
	20mlx5rpm - ***	20mlx5rpm - ***
	20mlx10rpm - ***	20mlx10rpm - ***
	20mlx15rpm - ***	20mlx15rpm - ***
	20mlx20rpm - ***	20mlx20rpm - ***
	25mlx5rpm - ***	25mlx5rpm - ***
	25mlx10rpm - ***	25mlx10rpm - ***
	25mlx15rpm - ***	25mlx15rpm - ***
	30mlx5rpm - ***	30mlx5rpm - ***
	30mlx10rpm - ***	30mlx10rpm - ***

Apêndice AC - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em adultos de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores do trabalho mecânico padronizados pela massa corpórea ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$).

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{kg}^{-1}$)
	15mlx5rpm - ***	15mlx5rpm - ***
	15mlx10rpm - ***	15mlx10rpm - ***
	15mlx15rpm - ***	15mlx15rpm - ***
	15mlx20rpm - ***	15mlx20rpm - ***
	20mlx5rpm - ***	20mlx5rpm - ***
	20mlx10rpm - ***	20mlx10rpm - ***
	20mlx15rpm - ***	20mlx15rpm - ***
	20mlx20rpm - ***	20mlx20rpm - ***
	25mlx5rpm - ***	25mlx5rpm - ***
	25mlx10rpm - ***	25mlx10rpm - ***
	25mlx15rpm - ***	25mlx15rpm - ***
	30mlx5rpm - ***	30mlx5rpm - ***
	30mlx10rpm - ***	30mlx10rpm - ***

Apêndice AD - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em adultos de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores do trabalho mecânico padronizados pelo $V_{Lr}(\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1})$.

Supino vs Prona ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Supino vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)	Prona vs Pulmões ($\text{ml.cmH}_2\text{O}^{-1}.\text{ml}^{-1}$)
15mlx5rpm - **	15mlx5rpm - ***	
15mlx10rpm - **	15mlx10rpm - ***	
15mlx15rpm - *	15mlx15rpm - ***	
15mlx20rpm - *	15mlx20rpm - ***	
20mlx5rpm - ***	20mlx5rpm - ***	
20mlx10rpm - ***	20mlx10rpm - ***	
20mlx15rpm - ***	20mlx15rpm - ***	
20mlx20rpm - ***	20mlx20rpm - ***	
25mlx5rpm - ***	25mlx5rpm - ***	25mlx5rpm - ***
25mlx10rpm - ***	25mlx10rpm - ***	25mlx10rpm - ***
25mlx15rpm - ***	25mlx15rpm - ***	25mlx15rpm - ***
30mlx5rpm - ***	30mlx5rpm - ***	30mlx5rpm - ***
30mlx10rpm - ***	30mlx10rpm - ***	30mlx10rpm - ***

Apêndice AE - Efeito da combinação de volume e frequência para as posições supino e prona e para os pulmões isolados, em adultos de *Chelonoidis carbonarius*. Os dados são apresentados por volume x frequência. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. Para esta análise, foram considerados valores do trabalho mecânico padronizados pelo V_{Lm} (ml.cmH₂O⁻¹.ml⁻¹).

Supino vs Prona (ml.cmH ₂ O ⁻¹ .ml ⁻¹)	Supino vs Pulmões (ml.cmH ₂ O ⁻¹ .ml ⁻¹)	Prona vs Pulmões (ml.cmH ₂ O ⁻¹ .ml ⁻¹)
		10mlx10rpm - *
		10mlx15rpm - *
		10mlx20rpm - *
	15mlx5rpm - ***	15mlx5rpm - ***
	15mlx10rpm - ***	15mlx10rpm - ***
	15mlx15rpm - ***	15mlx15rpm - ***
	15mlx20rpm - ***	15mlx20rpm - ***
	20mlx5rpm - ***	20mlx5rpm - ***
	20mlx10rpm - ***	20mlx10rpm - ***
	20mlx15rpm - ***	20mlx15rpm - ***
	20mlx20rpm - ***	20mlx20rpm - ***
	25mlx5rpm - ***	25mlx5rpm - ***
	25mlx10rpm - ***	25mlx10rpm - ***
	25mlx15rpm - ***	25mlx15rpm - ***
30mlx5rpm - **	30mlx5rpm - ***	30mlx5rpm - ***
	30mlx10rpm - ***	30mlx10rpm - ***