

**METABOLISMO NITROGENADO EM AVES ANTÁRTICAS: ATIVIDADE UREOGÊNICA E
URICOGÊNICA DO FÍGADO E RIM DE *Pygoscellis Papua***
**(Nitrogen metabolism in antarctic birds: ureogenic and uricogenic
activity from the liver and kidney of *Pygoscellis papua*)**

RODRIGUES, E.¹; CARVALHO, C.S.²; BACILA, M.³

Estação Antártica Comandante Ferraz, Ilha Rei George, Sehtlands do Sul.

¹Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade de Taubaté, Taubaté, SP, Brasil; ²Laboratório de Piscicultura, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brasil;

³Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Pontifícia Universidade Católica do Paraná – PUC – PR – Curso de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias - UFPR.

RESUMO – Foi levado a efeito uma pesquisa sobre metabolismo nitrogenado em pingüim *Pygoscellis papua*. A pesquisa foi centralizada no estudo da atividade ureogênica e uricogênica em fatias e homogenados bem como em frações subcelulares de fígado e de rim dessa ave antártica. Foi verificado que fígado e rim apresentam capacidade de uricogênese superior à ureogênese, fato esse que foi demonstrado pela determinação do conteúdo de uréia e de ácido úrico tanto em fatias como em homogenados de ambos os órgãos incubados em Ringer, contendo aspartato e glicina ou CO₂; amônia, contendo aspartato e glicina ou CO₂; glutamina e amônia, contendo aspartato e glicina ou CO₂. Foi verificado ainda o efeito da L-ornitina e da amônia na etapa mitocondrial da síntese da uréia.

Palavras chave: Atividade Ureogênica, Atividade Uricogênica, *Pygoscellis papua*.

ABSTRACT – A research has been carried out on the nitrogen metabolism in the penguin *Pygoscellis papua*. This study has been centered on the ureogenic and uricogenic activities of slices and homogenates as well as in subcellular fractions from the liver and kidney of this Antarctic bird. It has been found that both liver and kidney display an uricogenic activity higher than that one of the ureogenesis. This fact has been demonstrated by the assay of urea and uric acid in both slices and homogenates from both organs incubated in systems containing Ringer solution and aspartate and glycine or CO₂; ammonia with L-aspartate and glycine or CO₂; glutamine and ammonia with L-aspartate and glycine or CO₂. A research has been carried out also on the effect of L-ornithine and ammonia, on the mitochondrial step of the urea synthesis.

Key words: Ureogenic, Uricogenic Activities, *Pygoscellis papua*.

Introdução

A classificação dos animais em amoniotélicos, ureotélicos e uricotélicos baseia-se exclusivamente na predominância do metabolismo excretório de compostos nitrogenados (BALDWIN, 1937). Mamíferos e aves apresentam metabolismo nitrogenado excretório distintos, sendo que as aves excretam o seu nitrogênio, preferencialmente, na forma de ácido úrico, enquanto os mamíferos os fazem na forma de uréia (NEEDHAN e GREEN, 1938; RODRIGUES et al., 1996).

A capacidade ureogênica dos mamíferos e a uricogênica das aves foi estudada por

KATUNUMA et al. (1970), constatando que dietas hiperproteicas acarretam elevação dos níveis de enzimas do ciclo da uréia em ratos (Wistar) e do metabolismo do ácido úrico em galinhas (Leghorn). Neste caso, a indução foi acompanhada pela elevação marcante dos níveis séricos de uréia nos ratos e ácido úrico nas galinhas.

A relação entre a capacidade ureogênica, uricogênica e a atividade gliconeogênica do fígado, tem sido objeto de vários trabalhos. LEMONDE (1959), trabalhando com pintos Leghorn, com idade entre 1 a 30 dias, observou atividade ureogênica máxima de 1,27 µL de CO₂ ureico/mg de fígado seco/hora em pintos com

2 dias de idade, a qual diminuiu progressivamente, atingindo valor de 0,13 µL de CO₂ ureico/mg de fígado seco/hora em pintos com 30 dias.

Estudos interórgãos com fígado, rins e músculo da coxa de aves domésticas, revelaram a elevada capacidade hepática dessas aves em produzir ácido úrico nos estados alimentado e de jejum (100 nmol/ml e 76 nmol/ml, respectivamente). Já o tecido renal, ao contrário do fígado, apresenta papel depurador do ácido úrico sanguíneo (TINKER et al., 1986).

A reduzida capacidade ureogênica das aves domésticas está associada, em parte, à baixa atividade hepática da arginase e ao seu elevado K_M para o substrato L-arginina. Tais observações são consistentes com a reconhecida inoperabilidade fisiológica do ciclo de Krebs-Hanseleit em aves domésticas (TAMIR e RATNER, 1963a,b; MORA et al., 1965a; MORA et al., 1965b).

Répteis e anfíbios apresentam metabolismo nitrogenado excretório espécie dependente. Neste caso, quelônios e anfíbios produzem e mantêm elevados níveis de uréia no sangue, objetivando o controle da osmolaridade e a adaptação às condições do meio ambiente (CAMPBELL, 1961; BAZE e HORNE, 1970; BALINSKY, 1981).

A maioria dos peixes apresenta capacidade de sintetizar e excretar pequenas quantidades de uréia, contudo, algumas espécies conseguem expressar todas as enzimas do ciclo da uréia e a ureogênese ocorre de forma intensa (ANDERSON e WALSH, 1995).

Neste caso, a presença de concentrações elevadas de uréia no sangue de elasmobrânquios está associada à manutenção da osmolaridade interna, e são mantidas através de intensa atividade ureogênica decorrente da presença da alta atividade tecidual de arginase, a qual apresenta propriedades cinéticas semelhantes à dos mamíferos, bem como a mecanismos de reabsorção de uréia e à impermeabilidade dos epitélios das guelras a uréia (CAMPBELL, 1961).

Por outro lado, o comportamento uricotélico das aves tem sido associado à baixa

capacidade dos tecidos produzirem uréia e às vantagens do metabolismo excretório uricotélico frente às necessidades adaptativas desses animais ao meio ambiente. Contudo, FERRER et al. (1987) e POLO et al. (1994) encontraram níveis elevados de uréia no sangue de aves de rapina, com valores médios de uréia sérica de 2,6±1,4mmol/L e 3,5 ± 0,58mmol/L para *Glossy ibis* e *Buteo buteo*, respectivamente.

ROSA et al. (1993), descreveram níveis elevados de uréia no sangue das aves antárticas *Pygoscelis antarctica* e *Catharacta maccormicki* em estado nativo, da ordem de 2,31±0,39mMol/L e 9,12mMol/L, respectivamente. RODRIGUES et al. (1996), estudando a arginase hepática de *Pygoscelis papua*, descreveram níveis elevados da enzima com baixo K_M para o substrato L-arginina, semelhante às arginases de mamíferos.

As aves antárticas *P. antarctica*, *P. adeliae* e *P. papua* tiveram o seu metabolismo excretório estudado por RODRIGUES et al. (1999), que constataram valores médios de concentração de uréia sérica seja superior à concentração de ácido úrico. Contudo, o metabolismo excretório de compostos nitrogenados prioriza a excreção de ácido úrico, de forma semelhante aos demais animais uricotélicos.

Assim, o presente trabalho objetiva esclarecer importantes aspectos referentes à capacidade ureogênica e uricogênica do tecido renal e do hepático de *P. papua*, através da incubação de fatias desses tecidos em meios adequados para síntese desses compostos nitrogenados, bem como estudos de ureogênese utilizando mitocôndrias isoladas e com a fração citosólica.

Materiais e Métodos

Quatro exemplares *P. papua* adultos foram capturados durante o verão antártico, no período de 17 de janeiro a 3 de março de 2000, próximo à Estação Antártica Comandante Ferraz – Brasil, Ilha Rei George, Shetlands do Sul, Antártica. As aves foram mantidas em jejum por 12h e decapitadas para obtenção do fígado e rins. Os órgãos foram imediatamente lavados e mantidos em solução fisiológica gelada contendo KCl 3,1mMol/L e CaCl₂ 2,2mMol/L, até

Metabolismo nitrogenado em aves antárticas: atividade ureogênica e uricogênica do fígado e rim de *Pygoscelis papua*

o momento de uso.

Fatias de fígado e de rins, com peso seco estimado de 30mg, foram obtidas como descrito por LEMONDE (1959), lavadas três vezes com solução fisiológica e distribuídas em frascos de Warburg contendo meio de incubação adequado. Os frascos foram fechados e mantidos em agitação a 37°C por 1 hora, quando então as fatias de fígado e de rim foram removidas de cada frasco e secas em estufa a 120°C, até atingirem peso constante, e o meio de incubação foi utilizado para determinação de uréia e de ácido úrico, após desproteinização com ácido perclórico até concentração final de 1N e neutralização com carbonato de potássio 6N. A uréia foi determinada como descrito por GEYER e DABICH (1971) e o ácido úrico pelo método da uricase, como descrito por BERGMEYER (1985).

A solução de incubação foi composta de solução fisiológica Krebs-Ringer-bicarbonato, contendo tampão fosfato 12,0mM, pH 7,48; NaHCO₃ 18,0mM; NaCl 90,0mM; KCl 2,7mM; CaCl₂ 0,74mM; MgSO₄ 0,52mM; lactato de sódio 14,0mM, como descrito por LEMONDE (1959), acrescida de substratos ureogênicos e uricogênicos.

Parte dos experimentos foi conduzida em meios gaseificados com CO₂, obtidos pelo borbulhamento do gás durante 30 segundos no instante imediatamente anterior ao fechamento dos frascos de Warburg.

Homogenados livres de células foram obtidos em tampão Tris 10,0mM pH 7,48 contendo manitol 210,0mM e EDTA 1,0mM, como descrito por VILLELA *et al.* (1973). Amostras dos tecidos foram homogenizadas em Potter-Elvehjem na proporção de 1:5 (p/v), centrifugadas 1.000xg durante 10 minutos. Alíquotas do homogenizado, contendo aproximadamente 10mg de proteína e concentrações adequadas de substratos ureogênicos e uricogênicos, foram incubadas em 4mL de meio de reação contendo Ringer. O sistema foi mantido sob agitação durante 2 horas a 37°C e a atividade metabólica foi interrompida pela adição de 1mL de ácido perclórico 1N, neutralizado com carbonato de

potássio 6N, mantido em banho de gelo por 1 hora e centrifugado a 12.000xg por 15 minutos. Alíquotas do desproteinizado foram utilizadas para determinação de uréia pelo método da glutamato desidrogenase e do ácido úrico pelo método da uricase.

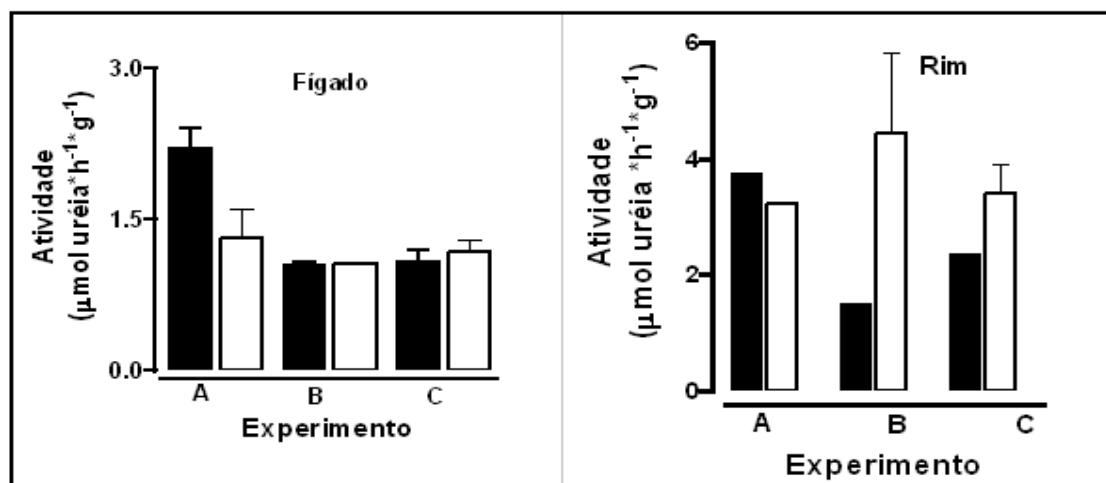
Parte dos homogenados livres de células foi centrifugado a 12.000xg durante 10 minutos para obtenção da fração mitocondrial, a qual foi lavada duas vezes com o tampão Tris-manitol. O sedimento mitocondrial proveniente da ultima lavagem foi ressuspenso em tampão KRB. Alíquotas da suspensão mitocondrial, com aproximadamente 10mg de proteína, foram incubadas em meios contendo HEPES 54mM; K₂HP₄ 4mM; succinato de sódio 8mM; MgCl₂ 2,4mM; manitol 50mM; trimetilamina-N-óxido 30mM; EDTA 0,4mM; K₂CO₃ 6mM; KCl 75mM, concentrações adequadas de NH₄Cl e L-ornitina e mantidos sob agitação durante 2 horas à temperatura de 37°C, adaptado dos experimentos descritos por ANDERSON e CASEY (1984). A atividade metabólica foi interrompida com ácido perclórico, como descrito acima, e alíquotas do desproteinizado utilizadas para dosagem de citrulina como descrito por BERGMAYER (1983). As dosagens de proteína foram levadas a efeito pelo método de LOWRY *et al.* (1951).

Resultados e Discussão

O gráfico da FIGURA 1 reúne os valores médios das atividades ureogênicas observadas de fatias de fígados e rins coletados de dois exemplares de *P. papua*. Os resultados estão expressos em µmol de uréia produzida, por hora, por grama de tecido seco.

Analizando os dados do experimento A com B e C, observa-se que na ausência de amônia, a atividade ureogênica hepática foi sensivelmente superior aos valores de atividade ureogênica na presença de amônia. Neste caso, efeito inibitório observado na presença de amônia pode estar relacionado à inibição da gliconeogênese, como postulado por KREBS *et al.* (1976).

FIGURA 1 – ATIVIDADE UREOGÊNICA EM FATIAS DE FÍGADO E RIM DE *P. papua*. FATIAS COM PESO SECO ESTIMADO EM 30MG FORAM INCUBADAS EM MEIOS CONTENDO: (A) RINGER; (B) RINGER + CLORETO DE AMÔNIO 7,0mM; (C) Ringer + NH₄Cl e L-glutamina 7,0mM E 2,0mM, RESPECTIVAMENTE. OS EXPERIMENTOS FORAM GASEIFICADOS COM CO₂ (BARRAS CLARAS) OU, ALTERNATIVAMENTE, ACRESCIDOS COM L-Aspartato E GLICINA DE 2,0mM (BARRAS ESCURAS). O SISTEMA FOI MANTIDO SOB AGITAÇÃO À 37°C POR 1HORA. A ATIVIDADE UREOGÊNICA, EXPRESSA EM µMOL DE URÉIA FORMADA POR HORA E POR GRAMA DE TECIDO SECO, REPRESENTA A MÉDIA DE DOIS EXPERIMENTOS.



Como a ureogênese e a gliconeogênese compartilham diversos intermediários metabólicos e ocupam o mesmo território orgânico, o efeito inibitório da mistura com amônia pode estar relacionado ao acoplamento da atividade ureogênica e às necessidades gliconeogênicas do hepatócito. Neste sentido, MEIJER *et al.* (1978), estudando as interrelações entre gliconeogênese e ureogênese em hepatócitos isolados de rato, postularam que a inibição da ureogênese em meios contendo níveis elevados de amônia, está relacionada a disponibilidade de oxaloacetato para manter a atividade da enzima gliconeogênica fosfoenolpiruvato carboxiquinase e o processo de transaminação, envolvendo a aspartato aminotransferase.

Ainda com relação ao fígado, observa-se que na ausência de amônia e L-glutamina/amônia, a solução incubadora enriquecida com L-aspartato/glicina foi mais eficiente em promover a ureogênese do que a solução incubadora enriquecida com CO₂.

Analizando o comportamento do tecido renal, incubado na presença de L-aspartato/glicina e na ausência de amônia e L-glutamina (FIGURA 1), verifica-se que a atividade ureogênica foi superior àquela observada em meio enriquecido

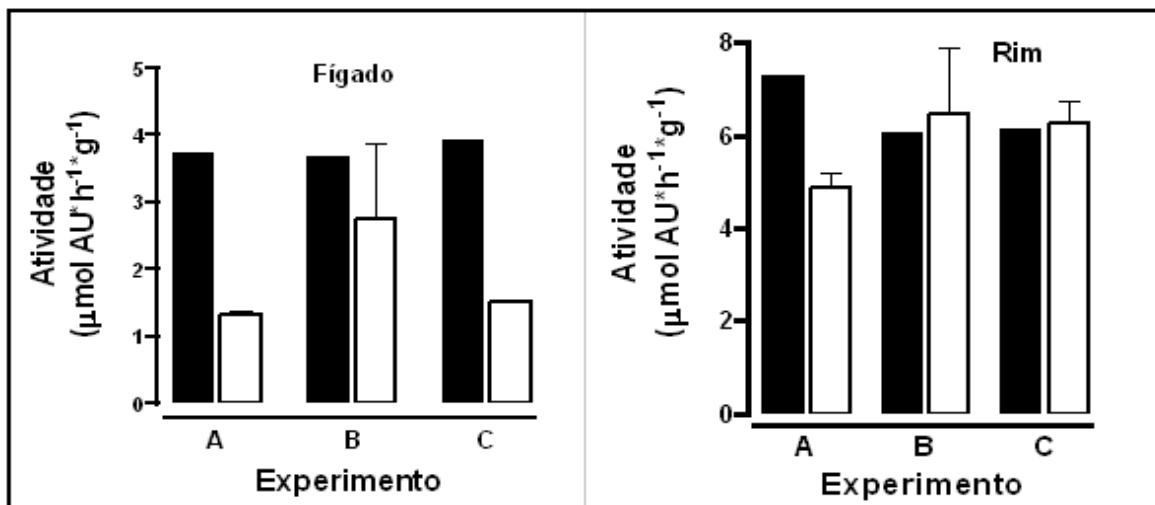
com CO₂. O efeito inibitório da amônia sobre a ureogênese ficou evidente nas incubações com L-aspartato/glicina, sendo mais pronunciado em meios contendo apenas amônia do que em meios contendo a mistura amônia/L-glutamina. Por outro lado, comparando as atividades ureogênicas na presença de amônia e de CO₂, com a atividade do meio sem amônia mas enriquecido com CO₂, observa-se que o aumento da concentração de CO₂ no meio evitou a inibição da ureogênese.

Assim, as diferenças metabólicas entre fígado e rins, no que diz respeito à inibição da ureogênese, podem estar relacionadas ao metabolismo da glutamina, o qual atende as necessidades específicas do metabolismo intermediário desses tecidos. Cabe lembrar, que o tecido renal utiliza a glutamina com propósitos de manutenção do equilíbrio ácido-base, hidrolisando esse aminoácido e alimentando o metabolismo intermediário com L-glutamato, o qual participa de importantes processos metabólicos.

A FIGURA 2 reúne valores médios das atividades uricogênicas observadas a partir da incubação de fatias de fígado e rim coletadas de dois exemplares de *P. papua*. Os resultados estão expressos em µmol de ácido úrico produzido, por hora, por grama de tecido seco.

Metabolismo nitrogenado em aves antárticas: atividade ureogênica e uricogênica do fígado e rim de *Pygoscellis papua*

FIGURA 2 – URICOGÊNESE EM FATIAS DE FÍGADO E RIM DE *P. papua*. FATIAS COM PESO SECO ESTIMADO EM 30MG FORAM INCUBADAS EM MEIOS CONTENDO: (A) RINGER; (B) RINGER + CLORETO DE AMÔNIO 7,0mM; (C) RINGER + NH₄CL E L-glutamina 7,0mM E 2,0mM, RESPECTIVAMENTE. OS EXPERIMENTOS FORAM GASEIFICADOS COM CO₂ (BARRAS CLARAS) OU, ALTERNATIVAMENTE, ACRESCIDOS COM L-Aspartato E GLICINA DE 2,0mM (BARRAS ESCURAS). O SISTEMA FOI MANTIDO SOB AGITAÇÃO À 37°C POR 1HORA. A ATIVIDADE URICOGÊNICA, EXPRESSA EM µMOL DE ÁCIDO ÚRICO (AU) FORMADO POR HORA E POR GRAMA DE TECIDO SECO, REPRESENTADA MÉDIA DE DOIS EXPERIMENTOS.



Comparando os valores de atividade ureogênica e uricogênica registrados nos gráficos das FIGURAS 1 e 2, verifica-se que a atividade uricogênica tanto do fígado como do rim é superior à atividade ureogênica desses tecidos. Por outro lado, RODRIGUES *et al.* (1998) encontraram valores elevados de uréia no sangue de pingüins Pygoscellidae em estado nativo e de jejum, quando comparados aos níveis de ácido úrico nas mesmas condições. Os autores também descreveram atividade específica elevada para a arginase hepática, a qual apresenta baixo K_M para o substrato L-arginina, semelhante as arginases de mamíferos.

Por outro lado, RODRIGUES *et al.* (1999), estudando o perfil excretório de compostos nitrogenados em pingüins Pygoscellidae, evidenciaram o caráter uricotélico dessas espécies, em especial do *P. papua*, que excreta cerca de 85% do seu nitrogênio na forma de ácido úrico.

Assim, a constatação de atividade uricogênica em fígado e em rim de *P. papua*, superior à atividade ureogênica, acrescenta nova evidência a esse conjunto de informações e contribui para o entendimento dos mecanismos bioquímicos envolvidos na adaptação das aves antárticas às condições

ambientais e à necessidade de metabolizar sobrecargas proteicas decorrentes da ingestão de grandes quantidades de Krill e outros alimentos de origem animal.

Comparando as atividades uricogênicas das fatias de fígado e de rim incubados em Ringer sem amônia e L-glutamina, verifica-se que o tecido renal apresenta maior capacidade de produzir ácido úrico por grama de tecido, e o efeito do CO₂ sobre a uricogênese foi menos acentuado do que o efeito determinado pela mistura L-aspartato/glicina em ambos os tecidos (FIGURA 2 – experimento A).

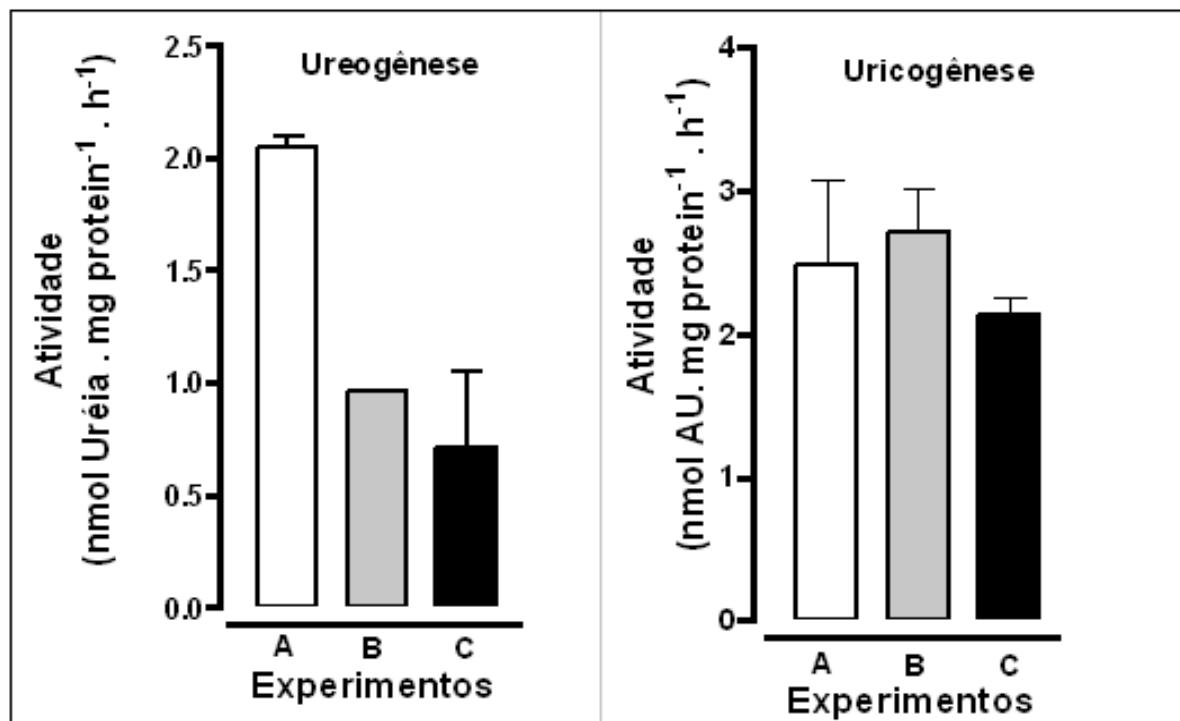
Os dados da FIGURA 2 também revelam que a amônia não exerceu efeito inibitório sobre a uricogênese do fígado e do rim de *P. papua*. Comparando os valores de atividade uricogênica do fígado incubado com Ringer sem amônia e as respectivas incubações na presença de amônia e da mistura amônia/L-glutamina, verifica-se que a atividade uricogênica foi praticamente a mesma. Desta forma, a uricogênese de *P. papua* diverge do comportamento uricogênico de hepatócitos isolados de rato, onde concentrações de amônia acima de 1mMol/L apresentam efeito inibitório sobre a gliconeogênese e, indiretamente, sobre a uricogênese (MAPES e

KREBS, 1978).

O efeito da amônia e da mistura amônia/L-glutamina sobre a uricogênese renal revelou níveis de atividade uricogênica muito próximos, tanto em meios enriquecidos com CO_2 quanto em meios acrescidos da mistura L-aspartato/glicina, refletindo a capacidade renal de incorporar o nitrogênio amoniacal no processo de síntese de ácido úrico.

Contudo, o efeito da amônia e da mistura amônia/L-glutamina sobre a atividade uricogênica do tecido hepático revelou menor atividade no meio de incubação enriquecido com CO_2 do que no meio acrescido com a mistura L-aspartato/glicina. Assim, o tecido hepático apresenta maior dependência de CO_2 para sustentar o processo uricogênico do que o tecido renal.

FIGURA 3 – UREOGÊNESE E URICOGÊNESE EM HOMOGENADOS DE FÍGADO DE *P. papua*. ALÍQUOTAS DE HOMOGENADO, COM APROXIMADAMENTE 1MG DE PROTEÍNA, FORAM INCUBADAS EM MEIOS CONTENDO: (A) RINGER; (B) RINGER + CLORETO DE AMÔNIO 7,0mM; (C) RINGER + NH_4Cl E L-glutamina 7,0mM E 2,0mM, RESPECTIVAMENTE. O SISTEMA FOI MANTIDO SOB AGITAÇÃO À 37°C POR 2 HORAS E OS VALORES EXPRESSOS COMO A MÉDIA DE DOIS EXPERIMENTOS.



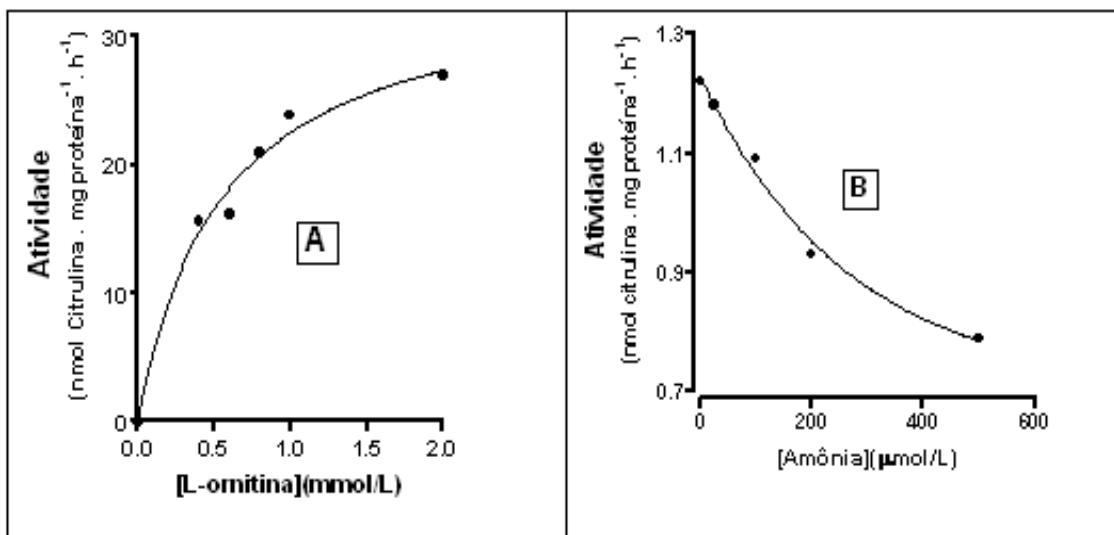
A capacidade ureogênica e uricogênica do fígado de *P. papua* foi avaliada em homogenados livres de células (FIGURA 3). De forma semelhante ao constatado com fatias de fígado, observa-se que em homogenados contendo amônia a atividade ureogênica é expressivamente menor do que em homogenados incubados na presença de Ringer.

Como o ciclo da uréia envolve dois compartimentos subcelulares, foram levados a

efeitos experimentos com mitocôndrias isoladas e com a fração citosólica do tecido hepático. Os gráficos da FIGURA 4 reúnem dados referentes ao efeito da L-ornitina e da amônia sobre a formação de citrulina, como forma de avaliar a etapa mitocondrial do ciclo da uréia. Da análise da figura 4A, verifica-se que a fase mitocondrial do ciclo da uréia segue cinética Michaeliana com valores de K_m e $V_{\text{Máx}}$ para L-ornitina de $0,54 \pm 0,13\text{mMol/L}$ e $V_{\text{Máx}} = 34,84 \pm 3,07\text{nmol} \times \text{mg proteína}^{-1} \times \text{h}^{-1}$, respectivamente.

Metabolismo nitrogenado em aves antárticas: atividade ureogênica e uricogênica do fígado e rim de *Pygoscelis papua*

FIGURA 4 – EFEITO DA L-ORNITINA E AMÔNIA SOBRE A FORMAÇÃO DE CITRULINA EM MITOCÔNDRIAS ISOLADAS DE FÍGADO DE *P. papua*. ALÍQUOTAS DE SUSPENSÃO MITOCONDRIAL, CONTENDO APROXIMADAMENTE 10mg DE PROTEÍNA, FORAM ADICIONADAS AO MEIO DE INCUBAÇÃO EM PRESENÇA DE NH₄CL 1,0MM E CONCENTRAÇÕES VARIÁVEIS DE L-ORNITINA (A) E NA PRESENÇA DE L-ORNITINA 50mM E CONCENTRAÇÕES VARIÁVEIS DE CLORETO DE AMÔNIO (B).



O efeito da amônia sobre a etapa mitocondrial do ciclo da uréia encontra-se registrado na figura 4B. O efeito da amônia sobre a formação de citrulina, em meios de reação contendo mitocôndrias isoladas, evidencia o efeito inibitório desse composto sobre o segmento mitocondrial do ciclo da uréia. Embora a amônia possa estar interferindo na atividade de outros segmentos do metabolismo nitrogenado ou mesmo da gliconeogênese (MEIJER *et al.*, 1978 e KREBS *et al.*, 1976), ficam evidentes os reflexos sobre a fase mitocondrial do ciclo da uréia.

Concluindo, o metabolismo de compostos nitrogenado em *P. papua* apresenta maior capacidade de produzir ácido úrico em relação à capacidade ureogênica dos tecidos renal e hepático. A presença da uréia no sangue dessas aves é marcante e aparece como o principal composto nitrogenado não proteico, atingindo concentrações acima daquelas observadas para o ácido úrico. Contudo, o perfil uricotélico dessas aves é evidente e sustentado pela elevada capacidade uricogênica dessas aves em relação a ureogênese.

Neste caso, a síntese de uréia em fígado e rim de *P. papua* pode estar associada às necessidades metabólicas decorrentes da dieta

hiperproteica a base de Krill, a qual envolve a eliminação de grande quantidade de nitrogênio aminico na forma de ácido úrico, sobrecarregando a uricogênese e o metabolismo excretório de compostos nitrogenados.

A baixa solubilidade do ácido úrico em meios aquosos talvez seja fator limitante à manutenção de concentrações elevadas desse composto no sangue de pingüins, sob o risco de precipitação na forma de urato monosódico, sendo que o mesmo não acontece com a uréia, que apresenta elevada solubilidade em meios aquosos. Assim, a elevada capacidade ureogênica dos pingüins em relação às aves domésticas deve estar relacionada às necessidades metabólicas de promover a desaminação e eliminação de uma massa considerável nitrogênio amínico de forma não tóxica.

A importância da ureogênese em pingüins fica evidente quando compararmos às concentrações de uréia e ácido úrico no sangue dessas aves no estado nativo e de jejum (RODRIGUES *et al.*, 1996), onde a concentração média da uréia sérica de *P. papua* em estado nativo, é cerca de 4 vezes superior a concentração média observada no sangue

dessas aves em jejum. Desta forma, a ureogênese em pingüins Pygoscellidae pode estar viabilizando o metabolismo nitrogenado dessas aves em momentos de sobrecarga proteica, conferindo alternativa metabólica à detoxicação da amônia.

Bibliografia

- ANDERSON, P.M.; CASEY, C.A. Glutamine-dependent Synthesis of Citrulline by Isolated Hepatic Mitochondria from *Squalus acanthias*. **Journal of Biological Chemistry**, Bethesda, v.259, n.1, p.456-462, 1984.
- ANDERSON, P.M.; WALSH, P. Subcellular localization and biochemical properties of the enzymes of carbamoyl phosphate and urea synthesis in the Batrachoidid fishes *Opsanus beta*, *Opsanus tau* and *Porichthys notatus*. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v.198, p.755-766, 1995.
- BALDWIN, E. **An Introduction to Comparative Biochemistry**. Cambridge Univ. Press, Cambridge, England, 1937.
- BALINSKY, J.B. Adaptation of nitrogen metabolism to hypertonic environments in Amphibia. **Journal of Experimental Zoology**, New York, v.215, p.335-350, 1981.
- BAZE, W.B.; HORNE, F.R. Ureogenesis in chelonia. **Comparative Biochemistry and Physiology**, Oxford, v.34, p.91-100, 1970.
- BERGMAYER, H.U. Methods of enzymatic analysis. 3rd ed., Vol. VII. Florida, VCH Publ., 1985.
- CAMPBELL, J.W. Studies on tissues arginase and ureogenesis in the elasmobranch, *Mustelus canis*. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, v.93, p.448-455, 1961.
- FERRER, M. GARCÍA-RODRIGUEZ, T.; CARRILLO, J.C.; CASTROVIEJO, J. Hematocrit and blood chemistry values in captive raptors (*Gyps fulvus*, *Buteo buteo*, *Milvus migrans*, *Aquila heliaca*). **Comparative Biochemistry and Physiology**, Oxford, v.87^A, n.4, p.1123-1127, 1987.
- GEYER, J.W.; DABICH, D. Rapid method for determination of arginase activity in tissue homogenates. **Analytical Biochemistry**, New York, v.39, p.412-417, 1971.
- KATUNUMA, N.; MATSUDA, Y.; KURODA, Y. Phylogenetic Aspects of Different Regulatory Mechanisms of Glutamine. **Advances in Enzyme Regulation**, Oxon, v.8, p.73-81, 1970.
- KREBS, H.A.; LUND, P.; STUBBS, M. **Glucconeogenesis**, New York: John Wiley & Sons, 1976. p.269-291.
- LEMONDE, A. Urea production in chick liver slices. **Canadian Journal of Biochemistry and Physiology**, Ontario, v.37, p.1187-1190, 1959.
- LOWRY, O.H., ROSEBROUGH, N.J.; FARR, A.L.; RANDALL, A.J. Protein Measurement with the Folin Phenol Reagent. **Journal of Biological Chemistry**, Bethesda, v.193, p.265-275, 1951.
- MAPES, J.P.; KREBS, H.A. Rate-limiting factors in urate synthesis and gluconeogenesis in avian liver. **Biochemical Journal**, Essex, v.172, p.193-203, 1978.
- MEIJER, A.J.; GIMPEL, J.A.; DELEEUW, G.; TISCHELER, M.E.; TAGER, J.M.; WILLIAMSON, J.R. Interrelationships between gluconeogenesis and ureogenesis in isolated hepatocytes. **Journal of Biological Chemistry**, Bethesda, v.253, n.7, p.2308-2320, 1978.
- MORA, J.; MARTUSCELLI, J.; ORTIZ-PINEDA, J.; SOBERÓN, G. The Regulation of Urea-Biosynthesis Enzymes in Vertebrates. **Biochemical Journal**, Essex, v.96, p.28-35, 1965a.
- MORA, J.; TARRAB, R.; MARTUSCELLI, J.; SOBERÓN, G. Characteristics of Arginases from Ureotelic and Non-Ureotelic Animals. **Biochemical Journal**, Essex, v.96, p.588-594, 1965b.
- NEEDHAN, J.; GREEN, D.E. **Perspectives in Biochemistry**, Cambridge, University Press, 1938.
- POLO, F.J.; CELDRÁN, J.; VISCOR, G.; PALOMEQUE, J. Blood chemistry of captive herons, egrets, spoonbill, ibis and gallinule. **Comparative Biochemistry and Physiology**, Oxford, v.107A, n.2, p.343-347, 1994.
- RODRIGUES, E.; ROSA, R.; BACILA, M. Comparative aspects of the nitrogen metabolism in antarctic birds. **Trends Comp. Biochem. Physiol.** v.2, p.447-463, 1996.
- RODRIGUES, E.; ROSA, R.; BACILA, M. Ureogenesis in Antarctic birds – Blood levels of nitrogen compounds and liver and kidney arginase in penguins. **Antarctic Record**, Tokyo, v.42, n.1, p.111-119, 1998.
- RODRIGUES, E.; CARVALHO, C.S.; SALVO, L.M.; BACILA, M. Urinary excretion of urea, uric acid and ammonia in Pygoscellidae penguins. **Archives of Veterinary Science**, Curitiba, v.4, n.1, p.95-98, 1999.

Metabolismo nitrogenado em aves antárticas: atividade ureogênica e uricogênica do fígado e rim de *Pygoscelis papua*

ROSA, C.D.; ROSA, R.; RODRIGUES, E.; BACILA, M. Blood constituents and electrophoretic patterns in Antarctic birds: penguins and skuas. **Comparative Biochemistry and Physiology**, Oxford, v.104A, p.117-123, 1993.

TAMIR, H.; RATNER, S. Enzymes of arginine metabolism in chicks. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, New York, v.102, p.249-258, 1963a.

TAMIR, H.; RATNER, S. A study of ornithine citrulline and arginine synthesis in growing chicks. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, New York, v.102, p.259-269, 1963b.

TINKER, D.A., BROSNAN, J.T.; HERZBERG, G.R. Interorgan metabolism of amino acids, glucose, lactate, glycerol, and uric acid in the domestic fowl (*Gallus domesticus*). **Biochemical Journal**, Essex, v.240, p.829-836, 1986.

VILLELA, G.G.; BACILA, M.; TASTALDI, H. **Técnicas e Experimentos de Bioquímica**. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 1973.

Recebido: 30/06/2003

Aprovado: 03/11/2003