

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Zoologia

Júlia Guimarães Mendes Alves

**ESTUDOS SOBRE A BIOLOGIA CARDÍACA DE TRÊS ESPÉCIES DE
MORCEGOS NEOTROPICAIS**

Belo Horizonte

2020

Júlia Guimarães Mendes Alves

**ESTUDOS SOBRE A BIOLOGIA CARDÍACA DE TRÊS ESPÉCIES DE
MORCEGOS NEOTROPICAIS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial para a obtenção do título de Mestra em Zoologia.

Orientador: Adriano Pereira Paglia

Coorientador: Jader Cruz

Belo Horizonte

2020

Ficha catalográfica

043

Alves, Júlia Guimarães Mendes.

Estudos sobre a biologia cardíaca de três espécies de morcegos neotropicais [manuscrito] / Júlia Guimarães Mendes Alves. – 2020.
96 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Adriano Pereira Paglia. Coorientador: Jader Cruz.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Zoologia. 2. Quirópteros. 3. Anatomia. 4. Coração. I. Paglia, Adriano Pereira. II. Cruz, Jader. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU: 591

Ata da Defesa de Dissertação



Programa de Pós-graduação em Zoologia
Instituto de Ciências Biológicas
Universidade Federal de Minas Gerais



ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE Mestrado

Júlia Guimarães Mendes Alves

Ao vigésimo oitavo dia do mês de maio do ano de dois mil e vinte, às nove horas, ocorreu a defesa de Mestrado da Pós-Graduação em Zoologia, de autoria da Mestranda Júlia Guimarães Mendes Alves intitulada: "**Estudos sobre a biologia cardíaca de três espécies de morcegos neotropicais**". Abrindo a sessão, o Presidente da Comissão, Prof. Dr. Adriano Pereira Paglia, após dar a conhecer aos presentes o teor das Normas Regulamentares do Trabalho Final, passou a palavra para a candidata para apresentação de seu trabalho.

Esteve presente a Banca Examinadora composta pelos membros: Mario Alberto Cozzuol, Mariella Bontempo Duca de Freitas, e demais convidados. Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa da candidata.

Após a arguição, apenas os Srs. Examinadores permaneceram na sala para avaliação e deliberação acerca do resultado final, a saber: a dissertação foi:

- Aprovada sem alterações
 Aprovada com alterações (observações em anexo)
 Reprovada

Nada mais havendo a tratar, o Presidente da Comissão encerrou a reunião e lavrou a presente ata, que será assinada por todos os membros participantes da Comissão Examinadora.

Belo Horizonte, 28 de maio de 2020.

Comissão Examinadora	Assinatura
Prof. Dr. Adriano Pereira Paglia (orientador)	
Profa. Dra. Mariella Bontempo Duca de Freitas	
Prof. Dr. Mario Alberto Cozzuol	

Dedico este trabalho à minha família, que sempre me apoiou em todos os momentos, mesmo os mais difíceis. E aos meus amigos, pelo apoio e amor verdadeiros.

AGRADECIMENTOS

Meus sinceros agradecimentos aos professores Adriano Pereira Paglia e Jader Cruz, pela orientação e oportunidade no trabalho com morcegos.

À professora Valéria da Cunha Tavares, pelo apoio e ensino sobre a biologia de quirópteros.

Ao Departamento de Bioquímica e Imunologia, pela estrutura e fornecimento de material de pesquisa.

Aos meus colegas de mestrado, pelo companheirismo, apoio e amizade inabaláveis.

À Andreza, Daniela, Gilbert, João Vítor e Luiz pela imprescindível ajuda nas coletas e amizade.

Ao Pedro Henrique Tunes, por permitir o uso de suas belíssimas fotos dos morcegos nesse trabalho.

Ao pessoal do LAMEX, pelo companheirismo e apoio.

À diretoria e funcionários da Estação Ecológica – UFMG.

À diretoria e funcionários do Parque Ecológico Promotor Francisco Lins do Rego.

À Ester, por nos receber de braços abertos em seu sítio em Vista Alegre.

À CAPES, pelo financiamento.

Ao Klefus, por estar ao meu lado em todos os momentos, em qualquer situação.

À minha família, Lindalva, Waldir, Raquel e Yzara pelo apoio e amor incessantes.

RESUMO

Os morcegos são a única ordem de mamíferos capazes do voo ativo, apresentando diversas adaptações que permitem esse energeticamente dispendioso estilo de vida. Os neotrópicos possuem uma grande diversidade de morcegos, podendo ser encontrada uma variedade de formas, dietas, hábitos de forrageio e comportamentos, classificados nas guildas alimentares. Com tamanha diversidade, espera-se que as demandas energéticas entre morcegos de diferentes guildas também sejam diferentes, uma variedade que deve se refletir em seu coração, órgão de importância central no metabolismo dos vertebrados. O objetivo deste trabalho foi descrever e comparar características anatômicas e fisiológicas do coração de três espécies de morcegos neotropicais de diferentes hábitos alimentares. Para tal foram investigados aspectos da anatomia interna e externa do coração e do eletrocardiograma de 25 indivíduos do frugívoro *Artibeus lituratus*, cinco do nectarívoro *Glossophaga soricina* e um do sanguívoro *Desmodus rotundus*. O coração desses morcegos apresenta as características anatômicas e fisiológicas gerais do coração dos mamíferos, com algumas diferenças pontuais entre essas três espécies, em relação a outros morcegos e em relação outros mamíferos descritos na literatura. As diferenças entre as três espécies estão ligadas ao peso corporal e à anatomia cardíaca. Dentre as características anatômicas estão o extenso conjunto de ligamentos pericardiais, a presença da válvula de Thebesius, o número variável de folhetos da válvula atrioventricular direita e o número variável de músculos papilares do ventrículo direito. Dentre as características do eletrocardiograma estão as altas frequências cardíacas, as diferenças na duração dos intervalos PR e QT, as diferenças nas amplitudes das ondas R e T e a ausência do segmento ST. O As três espécies contempladas nesse estudo não apresentam diferenças relacionadas com seus estilos de vida, o que indica a eficiência do coração dos mamíferos, um órgão evolutivamente conservado, em promover a circulação sanguínea de animais com alta taxa metabólica e com uma gama muito diversa de estilos de vida.

Palavras-chave: coração; anatomia; eletrocardiograma; quirópteros; Stenodermatinae; Glossophaginae; Desmodontinae.

ABSTRACT

Bats are the only mammalian order capable of active flight, with several adaptations that permit this energetically expensive lifestyle. The Neotropics have a great diversity of bats and a variety of forms, diets, foraging habits and behaviors can be found, classified in feeding guilds. With such diversity, it is expected that the energy demands between bats of different guilds will also be different, a variety that should be reflected in their heart, an organ of central importance in vertebrate metabolism. The objective of this work was to describe and compare anatomical and physiological characteristics of the heart of three neotropical bat species with different feeding habits. To this end, aspects of the internal and external anatomy of the heart and the electrocardiogram of 25 individuals of the frugivore *Artibeus lituratus*, five individuals of the nectarivore *Glossophaga soricina* and one individual of the sanguivore *Desmodus rotundus* were investigated. The heart of these bats have the general anatomical and physiological characteristics of the mammal heart, with some specific differences between these three species, in relation to other bats and in relation to other mammals described in the literature. The differences between the three species are linked to body weight and cardiac anatomy. Among the anatomical features are the extensive set of pericardial ligaments, the presence of the valve of Thebesius, the variable number of leaflets of the right atrioventricular valve and the variable number of papillary muscles in the right ventricle. Among the characteristics of the electrocardiogram are the high heart rates, the differences in the duration of the PR and QT intervals, the differences in the amplitudes of the R and T waves and the absence of the ST segment. The three species included in this study do not present differences related to their lifestyles, which indicates the efficiency of the mammalian heart, an evolutionarily conserved organ, in promoting the blood circulation of animals with a high metabolic rate and with a very diverse range of life styles.

Keywords: heart; anatomy; electrocardiogram; Chiroptera; Stenodermatinae; Glossophaginae; Desmodontinae.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1: <i>Artibeus lituratus</i> .	19
Figura 2: <i>Desmodus rotundus</i>	20
Figura 3: <i>Glossophaga soricina</i> .	21
Figura 4: indivíduo macho de <i>Artibeus lituratus</i> anestesiado com os eletrodos posicionados .	24
Figura 5: elementos do eletrocardiograma do ser humano, em um ciclo cardíaco completo .	26
Figura 6: esquema dos eixos de orientação do eixo elétrico e suas respectivas derivações dos membros sobre o plano ventral do corpo de um morcego	28
Figura 7: perfil eletrocardiográfico de um indivíduo de <i>Artibeus lituratus</i>	31
Figura 8: perfil eletrocardiográfico do indivíduo de <i>Desmodus rotundus</i>	31
Figura 9: perfil eletrocardiográfico de um indivíduo de <i>Glossophaga soricina</i> . D1, D2, D3, aVR, aVL e aVF correspondem às seis derivações dos membros.....	32
Figura 10: trechos do perfil eletrocardiográfico das três espécies de morcegos, na derivação D2	33
Figura 11: percentagens de indivíduos de <i>Artibeus lituratus</i> que apresentaram cada uma das orientações de eixo elétrico do coração	35
Figura 12: percentagens de indivíduos de <i>Glossophaga soricina</i> que apresentaram cada uma das orientações de eixo elétrico do coração	36
Figura 13: desenho esquemático das áreas opacas do pericárdio parietal de <i>Artibeus lituratus</i> e fotografia exibindo as regiões de tecido esbranquiçado do pericárdio parietal de <i>Glossophaga soricina</i>	38
Figura 14: desenho esquemático do aspecto ventral da cavidade torácica de <i>Artibeus lituratus</i>	39
Figura 15: desenho esquemático dos aspectos laterais da cavidade torácica de <i>Artibeus lituratus</i> , exibindo seus órgãos e estruturas	40
Figura 16: fotografias dos aspectos laterais da cavidade torácica de <i>Artibeus lituratus</i>	41
Figura 17: aspecto microscópico das linhas pericardiais	42
Figura 18: desenho esquemático das vistas ventral e dorsal do coração de <i>Artibeus lituratus</i>	43
Figura 19: desenho esquemático das vistas laterais do coração de <i>Artibeus lituratus</i>	44
Figura 20: desenho esquemático da vista apical dos átrios esquerdo e direito, em um corte transversal ao nível das válvulas atrioventriculares	49

Figura 21: desenho esquemático do átrio e ventrículo direitos de <i>Artibeus lituratus</i>	50
Figura 22: desenho esquemático do caminho e localização do orifício da veia cardíaca magna	52
Figura 23: estruturas vestigiais e anômalas no coração de <i>Artibeus lituratus</i>	54
Figura 24: fotografias de cortes longitudinais dos ventrículos esquerdo e direito de <i>Artibeus lituratus</i>	55
Figura 25: fotografias das válvulas atrioventricular esquerda e aórtica de <i>Artibeus lituratus</i> e <i>Glossophaga soricina</i>	56
Tabela 1: valores da média e desvio padrão para a frequência cardíaca (FC) e duração e amplitude de ondas e duração de intervalos dos eletrocardiogramas.....	34
Tabela 2: média e desvio padrão do peso das regiões do coração e a Razão Cardíaca das três espécies de morcegos.....	59

LISTA DE EQUAÇÕES

Equação 1: Fórmula de Fridericia (QT_c): $QT_c = \frac{QT}{\sqrt[3]{RR}}$, em que QT é o valor observado da duração do intervalo QT em ms e RR o valor do intervalo RR em ms.	25
Equação 2: Razão Cardíaca (RC): $RC = 100 \left(\frac{PCr}{PC} \right)$, em que PCr é o peso do coração em gramas e PC o peso corporal em gramas.	29

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

E. E. UFMG: Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais

a.: artéria

a.v.: atrioventricular

ECG: eletrocardiograma

EEM: eixo elétrico médio

FC: frequência cardíaca

ms: milissegundos

mV: milivolts

p.d.: pulmão direito

p.e.: pulmão esquerdo

PC: peso corporal

PCr: peso do coração

RC: razão cardíaca

v.: veia

v.c.: veia cava

v.c.a.: veia cava anterior

v.d.: ventrículo direito

v.e.: ventrículo esquerdo

SUMÁRIO

1- INTRODUÇÃO	13
2 – MATERIAIS E MÉTODOS	18
2.1 - Captura e Coleta	21
2.3 - Eletrocardiograma	23
2.4 - Dissecção e descrição anatômica do coração	28
2.5 – Análises estatísticas	30
3 – RESULTADOS	30
3.1 – Eletrocardiograma.....	30
3.2 - Descrição anatômica e medidas de peso corporal e do coração	36
3.2.1 - Descrição anatômica do coração.....	36
3.2.2 - Medidas de peso.....	58
4. – DISCUSSÃO	59
4.1 – Eletrocardiograma.....	59
4.2 - Descrição anatômica e medidas de peso corporal e do coração	63
4.2.1 – Descrição anatômica do coração	63
5. – CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	74
6. – BIBLIOGRAFIA	76
7. ANEXOS	82
7.1 - Artigos publicados.....	82

1- INTRODUÇÃO

Os ecossistemas, todas as relações entre os seres vivos e os fatores físico-químicos impõe diferentes desafios que os animais enfrentam para sobreviver e se reproduzir. Precisam obter alimento, se locomover, evitar predadores, buscar um parceiro, acasalar, gerar a prole, competir por território, enfrentar adversidades do clima, etc. Muitos são os obstáculos que devem vencer para permanecer vivos e reproduzir, e as espécies respondem a isso com variadas adaptações morfológicas e fisiológicas. A fisiologia de um organismo engloba todo o seu funcionamento mecânico, físico e bioquímico. Para responder aos desafios externos, o ser vivo necessita de todo um aparato interno adequado a isso. Se um salmão precisa viajar do oceano aos rios para desovar, necessita de um mecanismo osmorregulatório que se adapte níveis de salinidade discrepantes dos dois ambientes. Se uma ave voa a uma altura onde o ar é rarefeito, precisa que seu sangue capte uma concentração maior de oxigênio a cada inspiração. Se um cervo vive em um ambiente junto com predadores velozes, seus músculos devem ser capazes de suportar explosões de velocidade quando o animal precisa escapar da predação.

Uma peça essencial desse funcionamento interno é o transporte de substâncias químicas pelo organismo. Gases e nutrientes precisam chegar às células em uma taxa que garanta sua sobrevivência e a realização de suas funções (BRUSCA; BRUSCA, 2006). Os vertebrados enfrentam o desafio de movimentar essas substâncias por longas distâncias e para tal contam com o sistema circulatório, muito mais eficiente que a difusão por si só, empregada pelos organismos unicelulares e animais basais como a principal forma de transporte interno (BRUSCA; BRUSCA, 2006; KARDONG, 2011). Esse sistema conta com diferenças que refletem na grande variedade de formas e hábitos desses animais, especialmente no que compete ao metabolismo. Hábitos variados resultam em diferentes taxas metabólicas e as células precisam de uma taxa menor ou maior com que recebem as substâncias da circulação interna. Animais muito ativos ou velozes necessitam que a circulação trabalhe mais rapidamente para suprir as altas demandas de suas células, enquanto os sedentários ou mais lentos não enfrentam tal urgência. Ainda há os que precisam variar entre esses dois estados fisiológicos, como répteis e mamíferos mergulhadores, devem diminuir seu metabolismo durante a apneia, baixando a velocidade da circulação momentaneamente para conservar energia (KARDONG, 2011).

O sistema circulatório dos vertebrados é um conjunto fechado de tubos conectados, os vasos, pelo qual circula o fluido circulatório, o sangue (KARDONG, 2011; STEPHENSON; ADAMS; VACCAREZZA, 2017). Esse sistema desempenha funções vitais na fisiologia do

organismo, sendo elas: transporte de oxigênio e gás carbônico entre tecidos e órgãos respiratórios, ajuste de pressões internas ou às pressões externas exercidas sobre o corpo, controle de temperatura, transporte de nutrientes aos tecidos e retirada de restos metabólicos, circulação de moléculas sinalizadoras e a movimentação de moléculas e células do sistema imune para regiões de infecção e para os órgãos relacionados (KARDONG, 2011; STEPHENSON; ADAMS; VACCAREZZA, 2017). Nada disso, no entanto, é possível sem o movimento do sangue pela rede tubular, levando substâncias de um ponto a outro no organismo. A circulação é promovida pelo coração, órgão derivado de um segmento do sistema circulatório com função especializada de bombeamento (KARDONG, 2011; PÉREZ-POMARES; GONZÁLEZ-ROSA; MUÑOZ-CHÁPULI, 2009; SIMÕES-COSTA et al., 2005). Os primeiros órgãos de bombeamento apareceram com o surgimento dos bilaterais, os mais simples e ancestrais são vasos sanguíneos que se contraem por peristalsis (BETTEX; PRÊTRE; CHASSOT, 2014; PÉREZ-POMARES; GONZÁLEZ-ROSA; MUÑOZ-CHÁPULI, 2009; STEPHENSON; ADAMS; VACCAREZZA, 2017). O coração dos vertebrados surgiu trazendo muitas novidades evolutivas em relação a seus ancestrais, a mais notável delas sendo as câmaras cardíacas (JENSEN et al., 2013; PÉREZ-POMARES; GONZÁLEZ-ROSA; MUÑOZ-CHÁPULI, 2009; SIMÕES-COSTA et al., 2005). Ao longo da evolução desse grupo surgiram novidades morfológicas e ecológicas que refletiram em novas demandas fisiológicas, moldando os corações às novas pressões evolutivas (BETTEX; PRÊTRE; CHASSOT, 2014; JENSEN et al., 2013; KARDONG, 2011).

Os Chondrichthyes e Osteichthyes possuem os corações mais simples dos vertebrados, formado por quatro câmaras em sequência pelas quais o sangue passa uma vez por ciclo entre os órgãos respiratórios e os demais tecidos, ou seja, apresentam circulação simples. Peixes pulmonados e tetrápodes desenvolveram respiração aérea, apresentam circulação dupla, o sangue passa duas vezes pelo coração, em uma circulação pulmonar e uma sistêmica (BETTEX; PRÊTRE; CHASSOT, 2014; JENSEN et al., 2013; KARDONG, 2011; SIMÕES-COSTA et al., 2005; STEPHENSON; ADAMS; VACCAREZZA, 2017). Nos tetrápodes observa-se a gradual separação das duas circulações nos dois lados do coração (JENSEN et al., 2013; KARDONG, 2011). Os anfíbios e a maioria dos répteis não aves apresentam um ventrículo único, mas os átrios são completamente separados. Apesar da ausência de separação física das circulações no ventrículo, a conformação anatômica transitória promovida na câmara durante os ciclos de sístole e diástole separa o sangue venoso do arterial. Essa anatomia permite a ocorrência de um fenômeno chamado desvio cardíaco, em que a conformação interna do coração muda, desviando sangue da circulação pulmonar para a

sistêmica durante momentos de apneia, como o mergulho (BETTEX; PRÊTRE; CHASSOT, 2014; KARDONG, 2011; STEPHENSON; ADAMS; VACCAREZZA, 2017). Crocodilos, aves e mamíferos desenvolveram a divisão total dos ventrículos, mas apenas os dois últimos grupos apresentam as circulações pulmonar e sistêmica completamente separadas, característica que surgiu de forma independente entre esses táxons (BETTEX; PRÊTRE; CHASSOT, 2014; JENSEN et al., 2013; KARDONG, 2011; STEPHENSON; ADAMS; VACCAREZZA, 2017). Essa adaptação reflete o aparecimento também independente da endotermia nesses grupos, o que resulta em um metabolismo mais alto e novas demandas fisiológicas que devem ser supridas pelo coração (BETTEX; PRÊTRE; CHASSOT, 2014; STEPHENSON; ADAMS; VACCAREZZA, 2017).

Os mamíferos são vertebrados que desenvolveram a endotermia, adaptação que traz diversos benefícios, como a capacidade de sobreviver em ambientes ou muito frios ou muito quentes e permanecer ativo a qualquer hora do dia, mas exige um metabolismo elevado, os tecidos necessitam de mais oxigênio por unidade de tempo para se manter vivos (BETTEX; PRÊTRE; CHASSOT, 2014; STEPHENSON; ADAMS; VACCAREZZA, 2017). Para tal, seus corações precisam fazer circular um volume maior de sangue por unidade de tempo e com uma maior pressão. Em comparação com os ectotermos, as circulações completamente separadas permitem que o coração de fato exerça uma pressão maior na circulação sistêmica (BETTEX; PRÊTRE; CHASSOT, 2014; KARDONG, 2011; STEPHENSON; ADAMS; VACCAREZZA, 2017). Nos mamíferos, a taxa metabólica se relaciona ao peso corporal: $TM = B_0 \times PC^{3/4}$, em que TM é a taxa metabólica, PC o peso corporal e B_0 o coeficiente de normalização. Quanto menor o animal, maior seu metabolismo e mais alta sua frequência cardíaca (FC) (WEST; WOODRUFF; BROWN, 2002). Mamíferos mais ativos também apresentam taxas metabólicas mais altas e FCs maiores (HOLT; RHODE; KINES, 1968; ROWLATT, 1968). A relação entre o peso do coração e o peso corporal, denominada nesse trabalho como razão cardíaca (RC) segue o mesmo princípio, aqueles mais ativos apresentam corações comparativamente maiores capazes de suportar a grande demanda de sua circulação (CLARK, 1927; ROWLATT, 1968).

O coração de todos os mamíferos possui a estrutura geral conservada: dois átrios e dois ventrículos, duas válvulas atrioventriculares, veias cavas trazendo o sangue desoxigenado dos tecidos para o átrio direito, artérias pulmonares levando o sangue do ventrículo direito aos pulmões, veias pulmonares trazendo o sangue recém oxigenado ao átrio esquerdo, um tronco aórtico direcionando o fluxo para a circulação sistêmica e válvulas guardando o orifício dos troncos pulmonar e aórtico. Existem, no entanto, diferenças nesse padrão geral entre os

grupos, algumas que refletem em seu modo de vida e outras que não tem relação com funcionalidade. Há variações marcantes no formato do coração, no número e conformação dos grandes vasos, na estrutura das paredes internas das câmaras, na estrutura das válvulas e na presença de estruturas vestigiais ou malformações ontogenéticas, diferenças encontradas inclusive entre indivíduos de uma mesma espécie (AMOROSO et al., 1942; BARNETT; HARRISON; TOMLINSON, 1958; HYDE, 1891; NAVARATNAM, 1980; ROWLATT, 1968, 1990; TRUEX; COPENHAVER, 1947; TRUEX; WARSHAW, 1942).

Os morcegos (ordem Chiroptera) são a segunda ordem de mamíferos mais diversa, compreendendo um pouco mais 1300 espécies divididas em 20 famílias. São capazes do voo ativo, apresentando diversas adaptações que permitem esse estilo de vida, sendo a mais evidente as asas (FENTON; SIMMONS, 2015). Essas são formadas pelos membros anteriores com dedos finos e alongados, ligados entre si por membranas de pele que formam a superfície de contato com o ar, os patágios (FENTON; SIMMONS, 2015; HEDENSTRÖM; JOHANSSON, 2015). A ordem é dividida em duas subordens, Yangochiroptera e Yinpterochiroptera. A primeira compreende quatorze famílias da antiga subordem Microchiroptera. A segunda compreende as demais sete famílias de microquirópteros e a família Pteropodidae, a única pertencente à antiga subordem Macrochiroptera, as raposas voadoras (FENTON; SIMMONS, 2015). Para fins de praticidade, no entanto, usaremos nesse trabalho os termos “microquirópteros” para referir a todos os morcegos pequenos e que apresentam ecolocalização laringeal e “Pteropodidae” para todas as raposas voadoras.

Os neotrópicos possuem uma grande diversidade de morcegos, compreendendo 180 espécies divididas em nove famílias e 68 gêneros (DOS REIS et al., 2017). Pode ser encontrada uma variedade de formas, dietas, hábitos de forrageio e comportamentos. A ordem é a mais diversa dentre os mamíferos quanto aos hábitos alimentares, a maioria são insetívoros, mas há frugívoros, folívoros, nectarívoros, carnívoros e sanguívoros, todos esses encontrados nos neotrópicos (DOS REIS et al., 2017; FENTON; SIMMONS, 2015). A dieta é uma característica de grande importância, pois influencia outros aspectos da biologia dos morcegos, especificamente no que compete à forma de locomoção, comportamento e forrageamento. Insetívoros aéreos, por exemplo, caçam sua presa em pleno ar, apresentando asas longas e finas, próprias para voos em alta velocidade (KALKO; HANDLEY; HANDLEY, 1996; MARINELLO; BERNARD, 2014). Morcegos frugívoros como os do gênero *Carollia* voam no sub-bosque denso e cheio de obstáculos, empreendendo voos lentos

e altamente manobráveis (KALKO; HANDLEY; HANDLEY, 1996; MARINELLO; BERNARD, 2014; SWARTZ; FREEMAN; STOCKWELL, 2003).

Com tamanha diversidade, espera-se que as demandas metabólicas entre morcegos de diferentes guildas alimentares sejam diferentes. Tais diferenças devem se refletir nos aspectos anatômicos e eletrofisiológicos de seus corações. O objetivo desse trabalho foi descrever e comparar a biologia cardíaca, incluindo aspectos anatômicos e eletrofisiológicos de três espécies de morcegos neotropicais de diferentes hábitos alimentares, sendo essas *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818), *Desmodus rotundus* Wied, 1826 e *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766) assim como em relação a outros morcegos e mamíferos não voadores descritos na literatura. Embora pertençam à mesma família, essas três espécies apresentam variações morfológicas e comportamentais que refletem seus hábitos alimentares e modos de forrageamento distintos. *Artibeus lituratus* são morcegos predominantemente frugívoros, que forrageiam entre a copa das árvores por meio de voos de alta manobrabilidade (KALKO; HANDLEY; HANDLEY, 1996; MARINELLO; BERNARD, 2014; SWARTZ; FREEMAN; STOCKWELL, 2003). *Desmodus rotundus* consome apenas sangue e possui adaptações para locomoção terrestre (GREENHALL; JOERMANN; SCHMIDT, 1983; SWARTZ; FREEMAN; STOCKWELL, 2003). Já os morcegos da espécie *Glossophaga soricina* se alimentam de néctar e pólen, empregando voos rápidos e sendo capazes de pairar sobre as flores (MARINELLO; BERNARD, 2014). O objetivo desse trabalho é comparar os a anatomia cardíaca e perfil eletrocardiográfico das três espécies de morcegos e contrastar com outros mamíferos descritos na literatura científica. Espera-se encontrar diferenças entre as três espécies no peso, na estrutura anatômica, e na atividade elétrica cardíaca analisada por eletrocardiograma.

2 – MATERIAIS E MÉTODOS

As espécies selecionadas para esse estudo são morcegos relativamente comuns, encontrados tanto em ambientes naturais de diversos biomas quanto em cidades e áreas rurais, assim como em Belo Horizonte e arredores (DIAS, 1995; LIMA, 2008; NUNES; ROCHA; CORDEIRO-ESTRELA, 2017; PERINI; TAVARES; NASCIMENTO, 2003; TAVARES et al., 2010).

Artibeus lituratus (Olfers, 1818), subfamília Stenodermatinae, é uma espécie de maior porte, com massa corporal variando entre 65 a 82g (Figura 1). Apresenta quatro listras brancas faciais bem marcadas, sem listra dorsal. Espécie considerada frugívora, se alimenta principalmente de frutos e eventualmente de insetos, folhas, néctar e pólen (DOS REIS et al., 2013; KALKO; HANDLEY; HANDLEY, 1996; MARINELLO; BERNARD, 2014; SWARTZ; FREEMAN; STOCKWELL, 2003).



Figura 1: *Artibeus lituratus*. Fotografia por Pedro Henrique Tunes.

Desmodus rotundus Wied, 1826, subfamília Desmodontinae, é um morcego de tamanho médio, com massa corporal variando entre 25 a 40g (DOS REIS et al., 2013) (Figura 2). Apresenta rostró curto, sem folha nasal desenvolvida, porém com a presença de dobras de pele sobre o focinho. A espécie se alimenta de sangue de ungulados diversos (gado, equinos, ovelhas, porcos), aves e às vezes do homem (GREENHALL; JOERMANN; SCHMIDT, 1983). É capaz de se locomover por terra sob os quatro membros, que apresentam adaptações específicas para tal, como coxins sobre área do pulso que toca o solo e membros posteriores desenvolvidos e estruturalmente fortes. Essa forma de locomoção é eficiente para se aproximar silenciosamente da presa adormecida, sem acordá-la (GREENHALL; JOERMANN; SCHMIDT, 1983; SWARTZ; FREEMAN; STOCKWELL, 2003).



Figura 2: *Desmodus rotundus*. Fotografia por Júlia Guimarães Mendes Alves.

Glossophaga soricina (Pallas, 1766), subfamília Glossophaginae, é um morcego de tamanho pequeno, cuja massa corporal varia entre 13 e 18 gramas (Figura 3). Possui o lábio inferior fendido de forma a deixar passar a longa língua durante a alimentação, essa apresentando a ponta coberta por papilas finas e longas (“hair-like”), que coletam o néctar, o que é característico da família (ALVAREZ et al., 1991). Se alimenta de néctar e pólen de diversas famílias de plantas e ocasionalmente consome frutos e insetos (DOS REIS et al., 2013; KALKO; HANDLEY; HANDLEY, 1996). Forrageia no sub-bosque e entre copas das árvores, onde emprega voos lentos e manobráveis, sendo capaz de pairar sobre as flores enquanto se alimenta (KALKO; HANDLEY; HANDLEY, 1996; MARINELLO; BERNARD, 2014);



Figura 3: *Glossophaga soricina*. Fotografia por Pedro Henrique Tunes.

2.1 - Captura e Coleta

Foram selecionados quatro locais para a coleta dos indivíduos das espécies contempladas nesse estudo, sendo esses a Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais, a Fazenda Vargem da Pedra, o Bairro Vista Alegre e o Parque Ecológico Promotor Francisco Lins do Rego.

A Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais (E. E. UFMG) (19°87'36.596"S, 43°97'47.364"O) é uma unidade de conservação urbana localizada no interior do campus Pampulha da Universidade Federal de Minas Gerais. Apresenta 114 hectares e é formada por vegetação secundária com elementos típicos de matas semidecíduas (mata atlântica) e de cerrado. É um espaço amplamente utilizado para programas de educação ambiental e atividades de pesquisa de alunos de graduação ou graduados. Esse local foi escolhido para a realização de coletas por ser conhecida a ocorrência de todas as espécies contempladas nesse estudo, além de serem espécies normalmente encontradas em cidades

brasileiras e arredores, principalmente *Artibeus lituratus* e *Glossophaga soricina* (DIAS, 1995; DOS REIS et al., 2013; PERINI; TAVARES; NASCIMENTO, 2003).

A Fazenda Vargem da Pedra (19°32'39.9"S, 44°01'14.7"O) é uma propriedade particular rural localizada no município de Matozinhos, região metropolitana de Belo Horizonte, Minas Gerais. Situa-se a 43 quilômetros a sudeste de Belo Horizonte. É próxima de pastos utilizados por gado e do Monumento Natural Estadual Vargem da Pedra, Unidade de Conservação que abriga formações cársticas e cavernas. Esse local foi escolhido para a realização de coletas por ser conhecida a ocorrência de todas as espécies contempladas e por ser um ambiente atrativo à *Desmodus rotundus*, por ter sua fonte de alimento, o gado, e abrigo, as cavernas (DOS REIS et al., 2013; TAVARES et al., 2010).

O Bairro Vista Alegre é localizado no município de Caio Martins, em Esmeraldas, Minas Gerais. É uma região rural formada por sítios e fazendas de pequeno e grande porte, localizada a 47 quilômetros a leste de Belo Horizonte. Esse local foi escolhido para a realização de coletas por ser um ambiente atrativo à *D. rotundus*, por ter sua fonte de alimento, o gado.

O Parque Ecológico Promotor Francisco Lins do Rego (19°50'58.8"S 43°59'37.6"O), popularmente chamado de Parque Ecológico da Pampulha é um parque urbano de 30 hectares localizado na Região Pampulha de Belo Horizonte, a noroeste do centro da cidade. O ambiente é voltado para o lazer da população, que o utiliza para atividades como caminhada, ciclismo, *slackline*, soltar pipa e piqueniques. Sendo uma área de vegetação dentro da cidade, foi escolhido como local propício para a captura das espécies contempladas nesse estudo, a proximidade com haras e a presença de capivaras próximas aos corpos d'água o torna um local provável para a ocorrência de *D. rotundus*.

Os espécimes foram capturados com o uso de duas a três redes de neblina de 12x6m, estendidas em pontos dos locais de coleta entre 18 e 24h. As redes eram vistoriadas a cada 30 minutos e todos os animais retirados. Para os indivíduos das espécies contempladas nesse estudo foram obtidas as seguintes informações: espécie, sexo, idade (jovem ou adulto), estado reprodutivo, tamanho do antebraço em milímetros e peso em gramas.

Morcegos machos adultos em qualquer fase reprodutiva e fêmeas adultas não reprodutivas das três espécies capturadas nas redes foram coletados. Uma vez que a gravidez pode interferir nos resultados, as fêmeas reprodutivas foram excluídas da amostra pois não é sempre possível determinar se estão grávidas por meio da apalpação do abdômen, principalmente quando os fetos são muito pequenos. Os demais indivíduos capturados que não se enquadraram nesses requerimentos, incluindo de outras espécies, foram libertados na

mesma noite e local em que foram capturados. O número de indivíduos coletados por noite de captura variou entre um e cinco, sendo no máximo cinco. Esse número foi escolhido para que os animais não ficassem muito tempo contidos durante o tempo de experimentos, realizado sempre no dia seguinte à noite de captura, sem exceder 24h de contenção. Todas as atividades descritas foram realizadas sob a licença número 12989-3 do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio).

Os animais selecionados para a coleta foram acondicionados em sacos de pano de algodão individuais de 25x25cm, e esses mantidos em uma caixa de transporte adaptada, constituída de uma caixa plástica com tampa com fechadura de pressão, apresentando buracos nas laterais e na tampa para a passagem de ar. Foi equipada com divisórias de papelão formando nichos retangulares, nas paredes dos quais são pendurados os sacos de contenção de forma que permaneçam na vertical e os animais possam se empoleirar mantendo a posição natural de repouso e separados uns dos outros, evitando que se agridam através do tecido dos sacos. O transporte foi feito de carro até o Instituto de Ciências Biológicas (ICB) da UFMG na mesma noite de captura ou na manhã seguinte. Os morcegos permaneceram em jejum, acondicionados no Laboratório de Membranas Excitáveis e Biologia Cardiovascular do ICB, durante sete a oito horas até o horário dos experimentos. O jejum foi essencial para que fossem submetidos à anestesia geral sem o risco de regurgitação e consequente asfixia.

2.3 - Eletrocardiograma

Para todos os indivíduos coletados foi registrado o eletrocardiograma (ECG). Esse experimento sempre foi realizado na manhã seguinte à noite de coleta, por volta das 8h da manhã, com o término entre 10 e 14h, dependendo do número de animais coletados por noite. Todos os experimentos foram realizados conforme as regras estipuladas pelo Comitê de Ética no Uso de Animais (CEUA), sob a licença número 267/2018. Todos os espécimes foram anestesiados por anestesia inalatória de isoflurano, utilizando o Aparelho de Anestesia Inalatória VET Case, da empresa BRASMED, equipado com vaporizador universal e montado como circuito não-reinalatório semelhante ao modelo Mapleson A ou Circuito de Lack. O anestésico foi vaporizado por oxigênio a um fluxo de 3L/min, e a resposta dos morcegos à anestesia observada. O experimento em si só era iniciado quando o animal apresentava os seguintes sintomas, referentes ao plano II do estágio III da anestesia: ausência de tônus muscular, ausência de resposta à dor, visualizada como ausência de movimentos dos membros ao estímulo e de elevação nas frequências cardíaca e respiratória, frequência

respiratória constante, movimentos respiratórios abdominocostais, amplitude da respiração alta e frequência cardíaca constante (GUEDEL, 1951).

Os animais foram colocados sobre material isolante de calor e eletricidade, uma superfície de isopor recoberta com papel pardo ou filme plástico e forrada com toalha de pano. Atingido o plano anestésico desejado, passou-se gel condutor nos pulsos e pés dos animais. O aparelho utilizado foi o Eletrocardiógrafo Digital Veterinário TEB ECGPC equipado com grampos metálicos para fixação dos eletrodos na pele de animais de médio porte, os quatro eletrodos correspondentes às derivações dos membros dispostos nos pulsos e pés dos morcegos, de acordo com MIHOVA & HECHAVARRÍA, 2016 (Figura 4). Não foram utilizados os eletrodos correspondentes às derivações precordiais pois o aparelho eletrocardiográfico é próprio para a realização do procedimento em animais de médio porte, não sendo possível a fixação dos eletrodos no peito dos morcegos, de pequeno porte. Além disso as derivações dos membros por si só oferecem as informações desejadas.



Figura 4: Indivíduo macho de *Artibeus lituratus* anestesiado com os eletrodos posicionados. Fotografia por Júlia Guimarães Mendes Alves.

O tempo de registro para cada indivíduo foi de 10 minutos, durante todo esse tempo os animais permaneceram anestesiados. Foram registradas as seis derivações dos membros simultaneamente (Figura 6). Após o término dos experimentos, para todos os indivíduos foi

aplicada overdose de anestésico até ser atestada a parada respiratória. O óbito foi determinado pela parada cardíaca, visualizada pelo eletrocardiograma, ou por decapitação. Cada animal foi identificado por uma etiqueta de plástico amarrada na perna, contendo seu código de campo formado pelas letras JGMA e um número individual, sendo mantidos congelados para a realização dos experimentos seguintes.

A análise da gravação de cada indivíduo foi feita separadamente. Primeiramente era selecionado um trecho de 11,2 segundos do eletrocardiograma, chamado Captura, localizado entre três e quatro minutos de gravação, e a partir desse trecho foram feitas as análises de amplitude e duração utilizando as ferramentas do software TEB ECGPC Versão 6.2. A escolha desse tempo de início das análises garante um trecho com a gravação estabilizada, sem interferência de possíveis ajustes feitos nos eletrodos, mostrando o eletrocardiograma do animal nas condições do experimento. As análises foram feitas nos registros das derivações, que fornecem o padrão de atividade elétrica do coração (Figura 6). A derivação que fornece o padrão elétrico conhecido para os mamíferos (P-QRS-T) é a escolhida para a tomada das medidas (Figura 5).

Foram medidos os valores de amplitude em milivolts (mV) e duração em milissegundos (ms) das ondas, segmentos e intervalos, sendo esses (Figura 5a):

- Ondas: traçados em duas dimensões do perfil do eletrocardiograma, que possuem amplitude (eixo Y) e duração (eixo X);
- Segmentos: traçados que apresentam apenas uma dimensão, a duração, e representam trechos sem atividade elétrica detectada pelo aparelho;
- Intervalos: regiões de interesse do eletrocardiograma formadas mais de uma onda ou por segmentos e ondas, possuem apenas duração.

As ondas, segmentos e intervalos analisados são os seguintes, levando em consideração a amplitude e duração, se aplicável, pois é comum que alguns desses elementos não apareçam no traçado (Figura 5):

- Onda P - referente à despolarização atrial;
- Intervalo PR - intervalo entre o início da onda P e o começo da onda R, representa a despolarização dos átrios seguida da condução do impulso elétrico pelo nó atrioventricular em direção aos ventrículos (Figura 5d);

- Onda R - referente à despolarização ventricular;
- Intervalo QRS - intervalo entre o começo da onda Q e o fim da onda S. Quando as ondas Q e S não estão presentes no eletrocardiograma, o que é comum de ocorrer, a duração desse intervalo é igual à duração da onda R. Representa a totalidade da despolarização dos ventrículos (Figura 5c);
- Segmento ST: junto à onda T, representa a fase de repolarização do músculo cardíaco para um novo ciclo (Figura 5e);
- Onda T - referente à repolarização do músculo cardíaco;
- Intervalo QT - intervalo entre o início da onda Q e o fim da onda T, é o tempo entre o começo da despolarização ventricular e o fim da repolarização do miocárdio (Figura 5f).

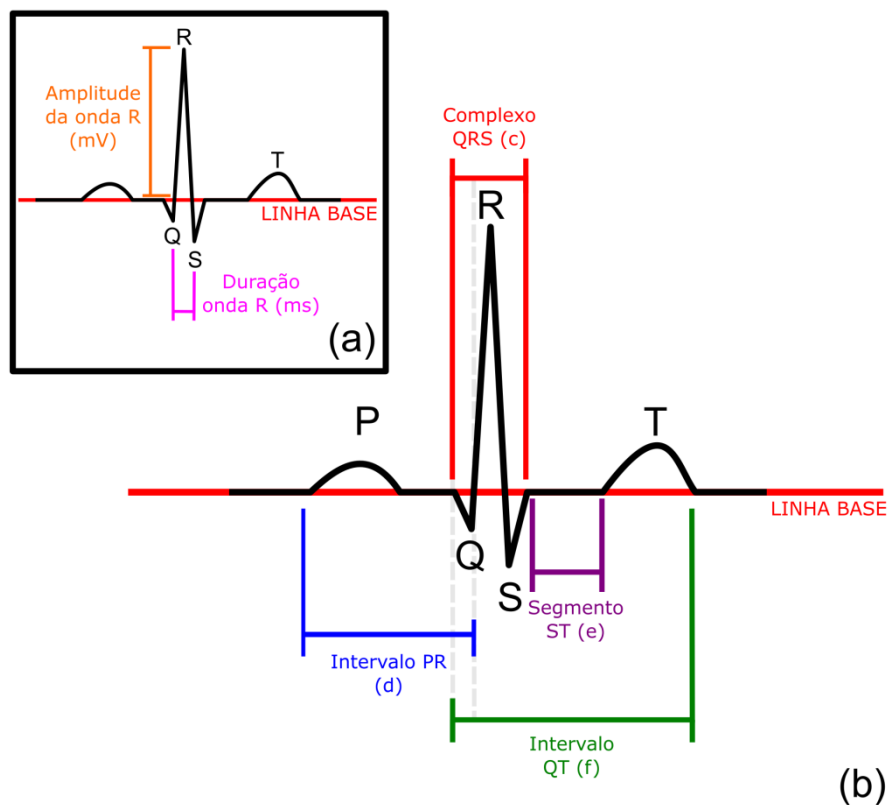


Figura 5: elementos do eletrocardiograma do ser humano, em um ciclo cardíaco completo. (a) visualização da amplitude em milivolts (mV) e duração em milissegundos (ms) da onda R, (b) elementos medidos no perfil de eletrocardiograma (c) duração do complexo QRS, (d) intervalo PR, (e) segmento ST, (f) intervalo QT.

A duração de cada onda é medida entre os pontos em que a linha cruza a linha-base, e a amplitude é medida entre a linha base e o ápice da curva (Figura 5). As medidas de um

complexo P-QRS-T são suficientes para representar a atividade cardíaca do indivíduo no estado anestesiado. A duração do intervalo QT foi corrigida com a frequência cardíaca utilizando a fórmula de Fridericia: $QT_c = \frac{QT}{\sqrt[3]{RR}}$ (1), sendo RR o intervalo entre duas ondas R em ms. A frequência cardíaca (FC) de cada indivíduo foi medida na Captura feita de seu eletrocardiograma, e consiste em quantas vezes por minuto o intervalo que caracteriza um ciclo cardíaco (complexo P-QRS-T) completo ocorre, medido em batimentos por minuto (bpm). A linha base é definida para o segmento ou o ponto mais baixo entre dois complexos P-QRS-T, entre a onda T de um complexo e a P do complexo seguinte, ou seja, no espaço de tempo em que um ciclo cardíaco termina e outro se inicia (Figura 5). Essa linha representa o estado sem atividade elétrica detectada pelo aparelho.

Foi feita a análise da orientação eixo elétrico médio do coração (EEM) de cada indivíduo. O EEM é a direção e sentido médios que o pulso elétrico percorre no miocárdio. Cada uma das seis derivações dos membros corresponde a um ângulo em que o aparelho eletrocardiográfico detecta a atividade elétrica do coração sobre o plano ventral do corpo (Figura 6). É possível saber de qual derivação o pulso se afasta e de qual se aproxima, o eixo elétrico médio é definido a partir da derivação que possui a onda R com maior amplitude e orientada positivamente, indicando que é a da qual o pulso se aproxima e para qual está voltado. Para a definição do ângulo do EEM o plano ventral do corpo é dividido por 12 eixos em 12 seções de 30° cada, cada eixo correspondente a um ângulo dentro de quatro quadrantes, dois positivos inferiores e dois negativos superiores (figura 6). O eixo elétrico médio do coração pode se orientar para os eixos ou entre eles.

Para cada indivíduo foi definida a orientação do eixo elétrico médio cardíaco, denominada conforme o ângulo de cada eixo do plano ventral do corpo, em sentido horário: em -90°; em -60°; aVL (-30°); D1 (0°); em +30°; D2 (+60°); aVF (+90°); D3 (+120°); em +150°; em 180°; aVR (-150°) e em -120° (Figura 6). Se por acaso não fosse possível determinar a orientação precisa do eixo elétrico para algum indivíduo esse era registrado como “entre os ângulos A e B”. A relação do número indivíduos apresentando cada uma das orientações observadas foi apresentado como percentagem.

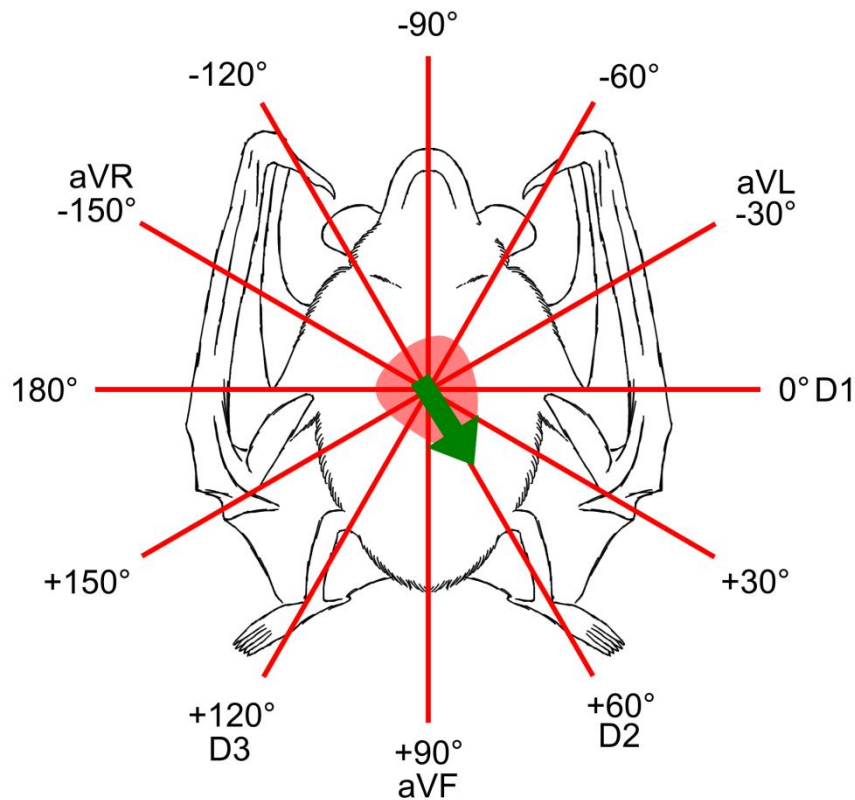


Figura 6: esquema dos eixos de orientação do eixo elétrico e suas respectivas derivações dos membros sobre o plano ventral do corpo de um morcego. O coração é representado em cor rosa. A seta em verde representa um exemplo de orientação do eixo elétrico do coração, no caso, para a derivação D2, a $+60^\circ$.

2.4 - Dissecação e descrição anatômica do coração

Todos os animais eutanasiados foram congelados até a realização da dissecação. Uma parcela dos animais foi inteiramente fixada em solução tamponada de formol-salino 10% (Formalina de Carson), enquanto o restante não foi fixado antes da dissecação de forma a atestar se o procedimento de dissecação é mais fácil e permite a melhor visualização das estruturas com os tecidos ainda moles. Após a dissecação, as carcaças foram fixadas em formol-salino 10%. Todas as carcaças foram depositadas na Coleção de Mamíferos do Departamento de Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais identificadas com seus respectivos códigos de campo, de JGMA005 a JGMA035. Os corações dissecados de todos os animais foram mantidos imersos em álcool 70%. Cada coração ficou contido em um frasco individual identificado com o número de campo do animal correspondente. Os fragmentos de tecido rejeitados durante a dissecação foram acondicionados em sacos plásticos próprios para o descarte de material infectante e congelados para posterior descarte;

Todos os animais selecionados para a dissecação foram dispostos de decúbito dorsal sobre uma placa de Petri. Um corte foi feito em cada lateral do corpo, abaixo do diafragma e acima do manúbrio, cortando as costelas e clavículas, de forma a retirar toda a porção ventral da caixa torácica e ter acesso ao coração, pulmões e diafragma intactos. Foi feita a descrição da posição do coração, pulmões e diafragma nos planos dorsal, ventral, lateral direito, lateral esquerdo, cefálico e caudal e em relação ao eixo e ao plano medianos do corpo. Em seguida o coração e pulmões foram retirados da caixa torácica de forma a manter intactos os grandes vasos, sendo feita uma descrição mais detalhada da conformação do coração com os pulmões. Em seguida os pulmões foram separados do coração no ponto em que as artérias e veias pulmonares adentram os pulmões. A descrição dos aspectos externos do coração foi feita, levando em conta os planos: dorsal, ventral, lateral direito, lateral esquerdo, cefálico e caudal. O coração foi dissecado e as cavidades internas descritas quanto ao formato e estruturas presentes. Foram feitas medidas de tamanho e peso de determinados aspectos do coração, antes ou depois da dissecação, conforme a necessidade.

Os seguintes aspectos externos da anatomia foram analisados: a posição do coração na caixa torácica em relação aos pulmões e seus lobos, ao diafragma, ao esterno e às costelas, a orientação dos grandes vasos na cavidade torácica, a presença, localização e aspecto dos ligamentos que unem e sustentam os órgãos na cavidade torácica, o formato geral do coração, a localização e aspecto das aurículas, o aspecto, localização e orientação dos vasos coronários visíveis da superfície, o número, aspecto e localização dos grandes vasos cardíacos e a orientação desses em relação ao coração e aos outros órgãos. Quanto aos aspectos internos, os seguintes foram descritos: o formato das câmaras, o aspecto e a textura das paredes internas das câmaras, a localização dos orifícios dos grandes vasos, a localização dos orifícios atrioventriculares, a presença, formato e aspecto das válvulas cardíacas e a localização e aspectos de outras estruturas associadas às câmaras.

As medidas de peso foram tomadas com o uso de uma balança de precisão, em gramas, sendo essas: peso do coração, peso da parede parietal do ventrículo esquerdo, peso da parede parietal do ventrículo esquerdo e do septo interventricular, peso da parede parietal do ventrículo direito em gramas e a Razão Cardíaca (RC) em porcentagem, sendo essa $RC = 100 \left(\frac{PCr}{PC} \right)$ (2), sendo PCr o peso do coração em gramas e PC o peso do corpo em gramas.

2.5 – Análises estatísticas

Todas as medidas foram organizadas em uma tabela por indivíduo, indicados por seu código de campo. A média e o desvio padrão das medidas foram obtidos para cada uma das espécies, que por sua vez foram consideradas diferindo significativamente entre si se o valor de *P* para a ocorrência da hipótese nula for menor ou igual a 0,05. Para comparação de dois grupos foi realizado o teste t de Student não pareado.

3 – RESULTADOS

Foram coletados 31 morcegos, 25 indivíduos de *Artibeus lituratus*, um de *Desmodus rotundus* e cinco de *Glossophaga soricina*.

3.1 – Eletrocardiograma

O perfil eletrocardiográfico de *Artibeus lituratus* (Figura 7), *Desmodus rotundus* (Figura 8) e *Glossophaga soricina* (Figura 9) é o típico observado para mamíferos, apresentando as ondas P, QRS e T (Figura 10). As diferenças entre indivíduos de uma mesma espécie se dão na orientação do eixo elétrico e nas medidas de amplitude e duração das ondas, duração dos intervalos e na frequência cardíaca. A configuração do eletrocardiograma desses morcegos, nas derivações que apresentaram o complexo QRS positivo, também apresentou ondas P e T positivas. Nenhum indivíduo de nenhuma das três espécies apresentou um segmento ST. Cinco indivíduos de *A. lituratus* apresentaram a fusão das ondas P e T, enquanto quatro indivíduos apresentaram a fusão do complexo QRS com a onda T. O indivíduo de *D. rotundus* apresentou a fusão das ondas P e T. Entre os indivíduos de *G. soricina*, um indivíduo apresentou a fusão das ondas P e T. Dado o pequeno número de indivíduos, *Desmodus rotundus* foi excluído das análises estatísticas.

Artibeus lituratus (N=25) (Figuras 7 e 10a), *Desmodus rotundus* (N=1) (Figuras 8 e 10b) e *Glossophaga soricina* (N=5) (Figuras 9 e 10c) apresentaram os valores (no caso de *D. rotundus*), médias e desvio padrão para as medidas das ondas, intervalos e frequência cardíaca descritos na Tabela 1.

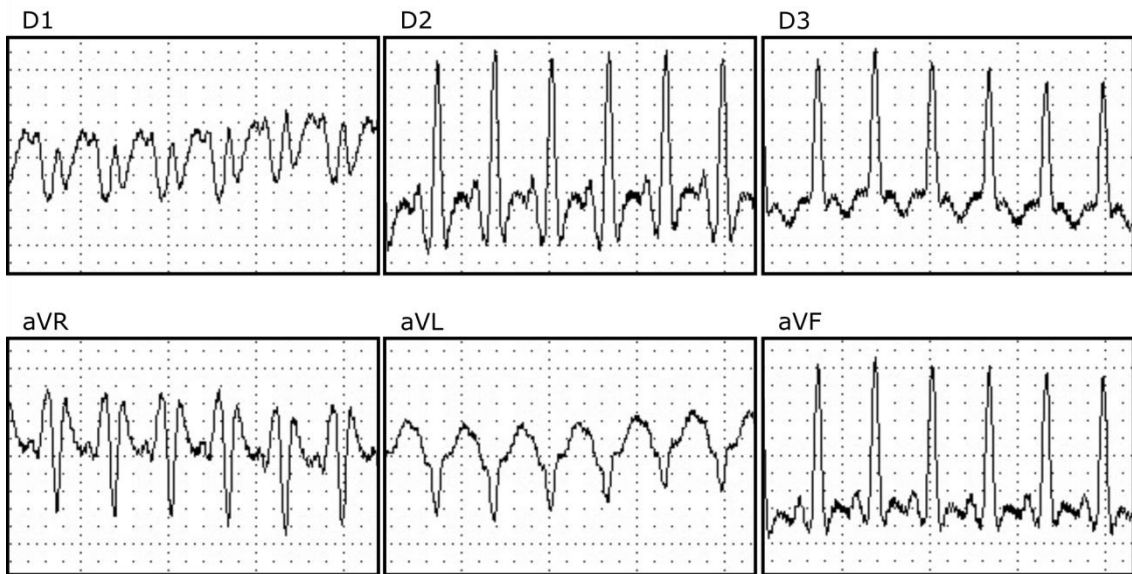


Figura 7: perfil eletrocardiográfico de um indivíduo de *Artibeus lituratus*. D1, D2, D3, aVR, aVL e aVF correspondem às seis derivações dos membros.



Figura 8: perfil eletrocardiográfico do indivíduo de *Desmodus rotundus*. D1, D2, D3, aVR, aVL e aVF correspondem às seis derivações dos membros.

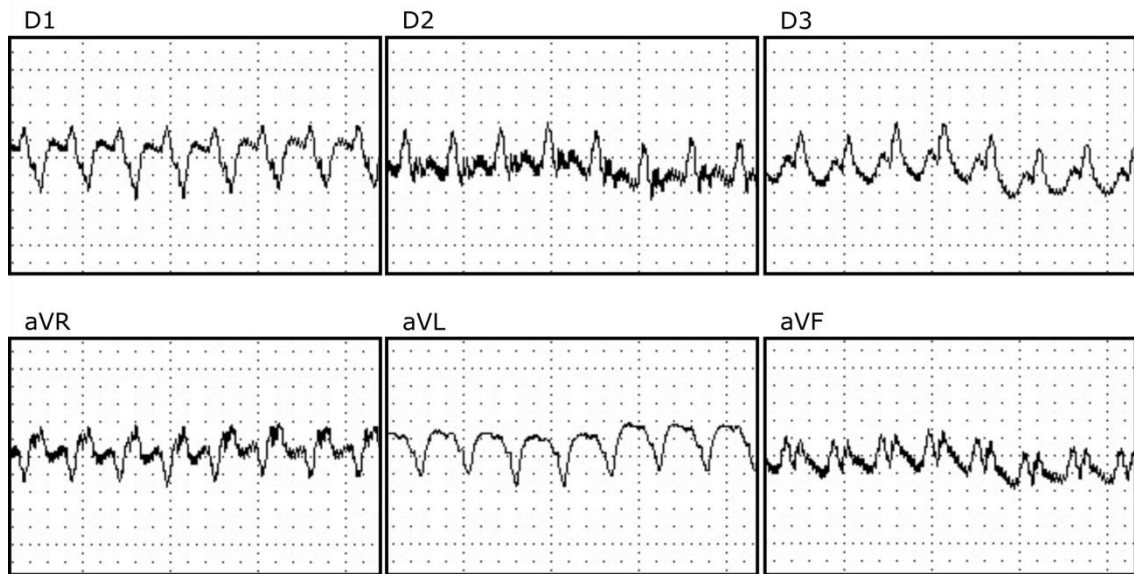


Figura 9: perfil eletrocardiográfico de um indivíduo de *Glossophaga soricina*. D1, D2, D3, aVR, aVL e aVF correspondem às seis derivações dos membros.

Os dados das ondas Q e S, tanto duração como amplitude, foram excluídos das análises pois essas ondas se mostraram ausentes no perfil eletrocardiográfico da maioria dos indivíduos. N se refere ao número de indivíduos medidos quanto aos elementos do eletrocardiograma, a diferença ocorreu por duas dificuldades técnicas no momento da realização das medidas: a primeira se deve a perfis eletrocardiográficos nos quais não foi possível identificar nenhum dos elementos, a segunda se deve a não ocorrência de alguns dos elementos no perfil de determinados indivíduos (Tabela 1).

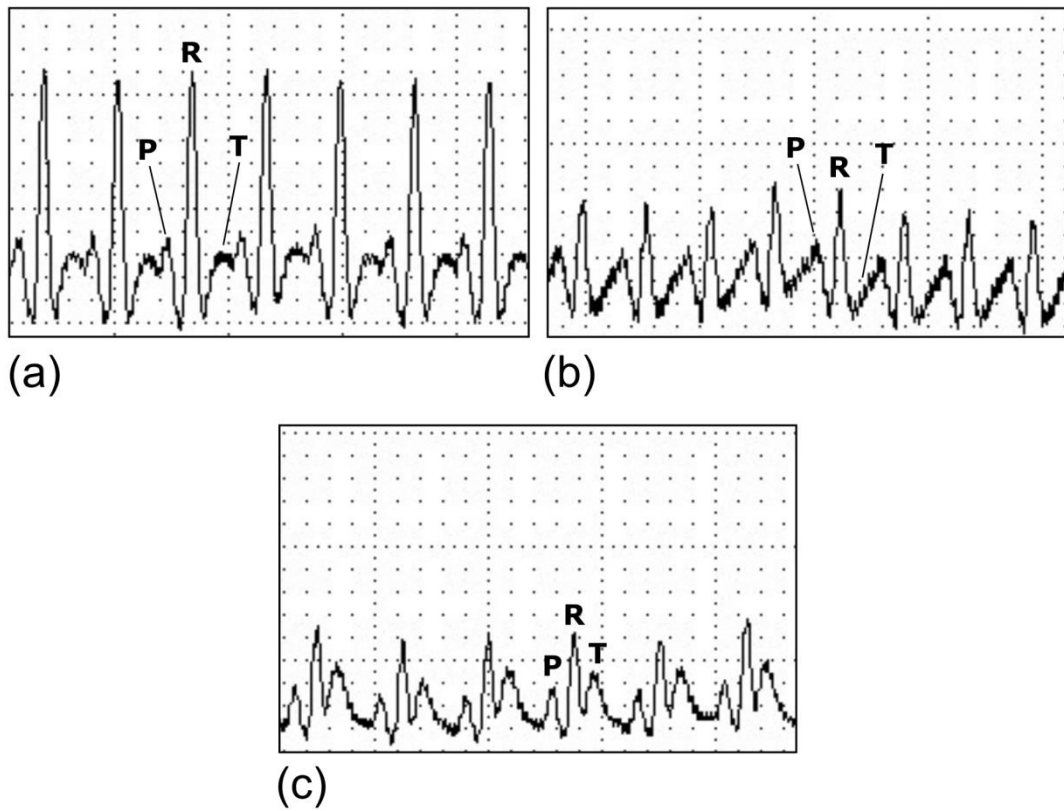


Figura 10: trechos do perfil eletrocardiográfico das três espécies de morcegos, na derivação D2. As ondas P, R e T estão indicadas em cada um dos trechos. (a): trecho de *Artibeus lituratus*, (b): trecho de *Desmodus rotundus*, (c): trecho de *Glossophaga soricina*. O indivíduo de *D. rotundus* exibe a fusão das ondas P e T.

Tabela 1: Valores da média e desvio padrão para a frequência cardíaca (FC) e duração e amplitude de ondas e duração de intervalos dos eletrocardiogramas.

	<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Glossophaga soricina</i>
P duração (ms)	39,42 ± 41,5 N = 24	33	44 ± 21,46 N = 4
P amplitude (mV)	0,10 ± 0,06 N = 23	0,16	0,08 ± 0,03 N = 4
Intervalo PR (ms)	42,24 ± 11,65 N = 25 ∨	33	54,75 ± 22,59 N = 4 ∧
R duração (ms)	34,12 ± 11,89 N = 25	35	28,50 ± 15,01 N = 4
R amplitude (mV)	0,27 ± 0,12 N = 23 ∧	0,27	0,09 ± 0,05 N = 4 ∨
T duração (ms)	52,30 ± 23,31 N = 23 ∧	43	31,75 ± 22,26 N = 4 ∨
T amplitude (mV)	0,09 ± 0,06 N = 23	0,11	0,05 ± 0,02 N = 4
Intervalo QRS (ms)	49,92 ± 14,44 N = 25	43	36,75 ± 16,78 N = 4
Intervalo QT_c (ms)	193,84 ± 44,08 N = 25 ∧	151,2	123,76 ± 64,37 N = 4 ∨
FC (bpm)	427,76 ± 82,68 N = 25	533	384,8 ± 111,72 N = 5
FC variação	313 - 600	-	218 - 507

A FC é representada em batimentos por minuto (bpm), a duração é representada em milissegundos (ms) e a amplitude em milivolts (mV). N se refere ao número de indivíduos incluídos no cálculo da média. A variação da FC encontrada para *Artibeus lituratus* e *Glossophaga soricina* também estão representadas. As médias destacadas em negrito são as que apresentaram diferenças significativas entre as espécies ($p < 0,05$). O sinal ∧ representa a maior média e o sinal ∨ a menor entre as duas espécies.

A duração dos intervalos PR e QT_c (Equação 2) e as amplitudes das ondas R e T apresentaram diferenças significativas entre *Artibeus lituratus* e *Glossophaga soricina* (Tabela 1).

A maioria (48%) dos indivíduos de *Artibeus lituratus* apresentou o eixo elétrico direcionado entre +30° e +90° (D2) (Figura 11). Uma grande parte dos indivíduos (28%) mostrou uma orientação para +120° (D3), e três (12%) a inversão completa do eixo elétrico, direcionado para -150° (aVR) (Figura 11). O único indivíduo de *Desmodus rotundus* teve o eixo elétrico orientado para +60° (D2). Dentre os indivíduos de *Glossophaga soricina*, a maioria (60%) exibiu a orientação para +60°, enquanto o restante para +90° (Figura 12).

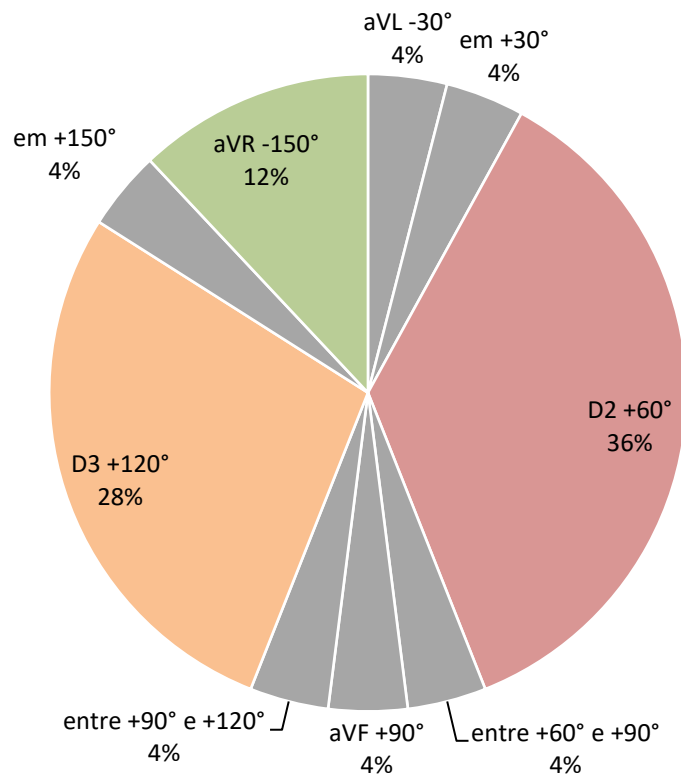


Figura 11: percentagens de indivíduos de *Artibeus lituratus* que apresentaram cada uma das orientações de eixo elétrico do coração. Os ângulos não apresentados não foram visualizados em nenhum dos indivíduos.

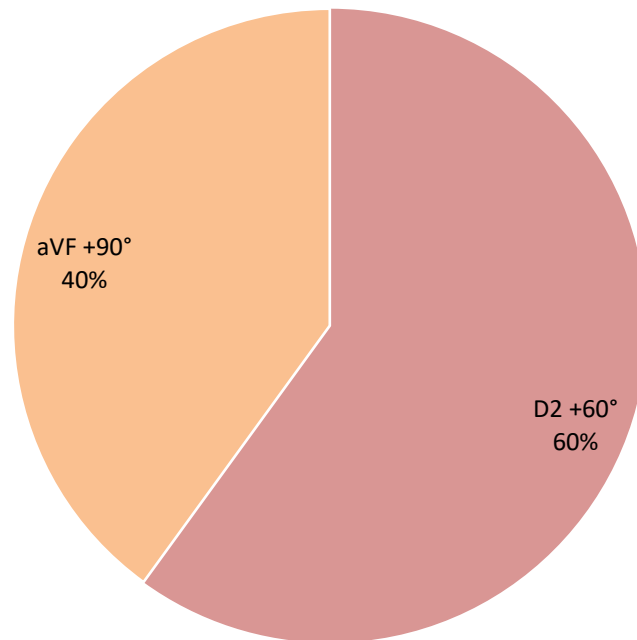


Figura 12: percentagens de indivíduos de *Glossophaga soricina* que apresentaram cada uma das orientações de eixo elétrico do coração. Os ângulos não apresentados não foram visualizados em nenhum dos indivíduos.

3.2 - Descrição anatômica e medidas de peso corporal e do coração

Antes da dissecação, 14 indivíduos de *Artibeus lituratus* foram formalizados e 11 mantidos congelados. Todos os indivíduos de *Glossophaga soricina* e o único *Desmodus rotundus* foram mantidos congelados. A diferenciação no método de preservação foi efetiva para facilitar a análise e descrição do coração desses morcegos, pois a fixação em formol enrijece determinadas estruturas facilitando sua diferenciação e separação de outros tecidos, enquanto o congelamento permite a retirada de sangue do interior das câmaras e a visualização de partes mais delicadas.

3.2.1 - Descrição anatômica do coração

3.2.1.1 - Pericárdio

O coração das três espécies é inteiramente envolvido por um pericárdio transparente que se funde à pleura mediastinal em sua porção superior. A lâmina parietal é translúcida, mais espessa sobre as laterais, onde apresenta uma coloração avermelhada e opaca (Figura 13). A lâmina visceral é fina e transparente, reveste o tecido muscular e os vasos coronários,

estando bem aderida ao músculo. Entre as duas lâminas pericardiais há a cavidade pericárdica que circunda todo o órgão, cujos limites se encontram na base do coração, ao redor da inserção dos grandes vasos. A base das veias cava e as aurículas são envoltos pela lâmina parietal, localizando-se dentro da cavidade pericárdica (Figura 13c), enquanto os orifícios do tronco aórtico e pulmonar se encontram fora da cavidade.

As áreas mais espessas e opacas da lâmina parietal se encontram sobre as laterais do coração e sobre o aspecto ventral, carregando os vasos sanguíneos pericardiais (Figura 13a a c). Apresentam diferentes tamanhos e formatos entre indivíduos. Em *Artibeus lituratus*, na lateral direita pode ser observado um vaso que se origina na base cardíaca, percorre a face lateral direita dando origem a ramos voltados para o dorso e para o ventre, terminando na margem aguda ou no ápice cardíaco. Na lateral esquerda há um vaso mais curto que o direito, que se origina na base cardíaca e percorre o terço superior da face lateral esquerda, dando origem a ramos voltados para o dorso e para o ventre. Os vasos do pericárdio são visíveis na superfície externa da lâmina parietal e algumas porções da superfície interna. Em *Glossophaga soricina* o pericárdio parietal é transparente e fino sobre o ventre e dorso, espesso e opaco sobre as laterais e ápice do coração, onde apresenta uma cor rosada. Na face ventral, as bordas da região opaca são preenchidas por um tecido esbranquiçado e ramificado (Figura 13d).

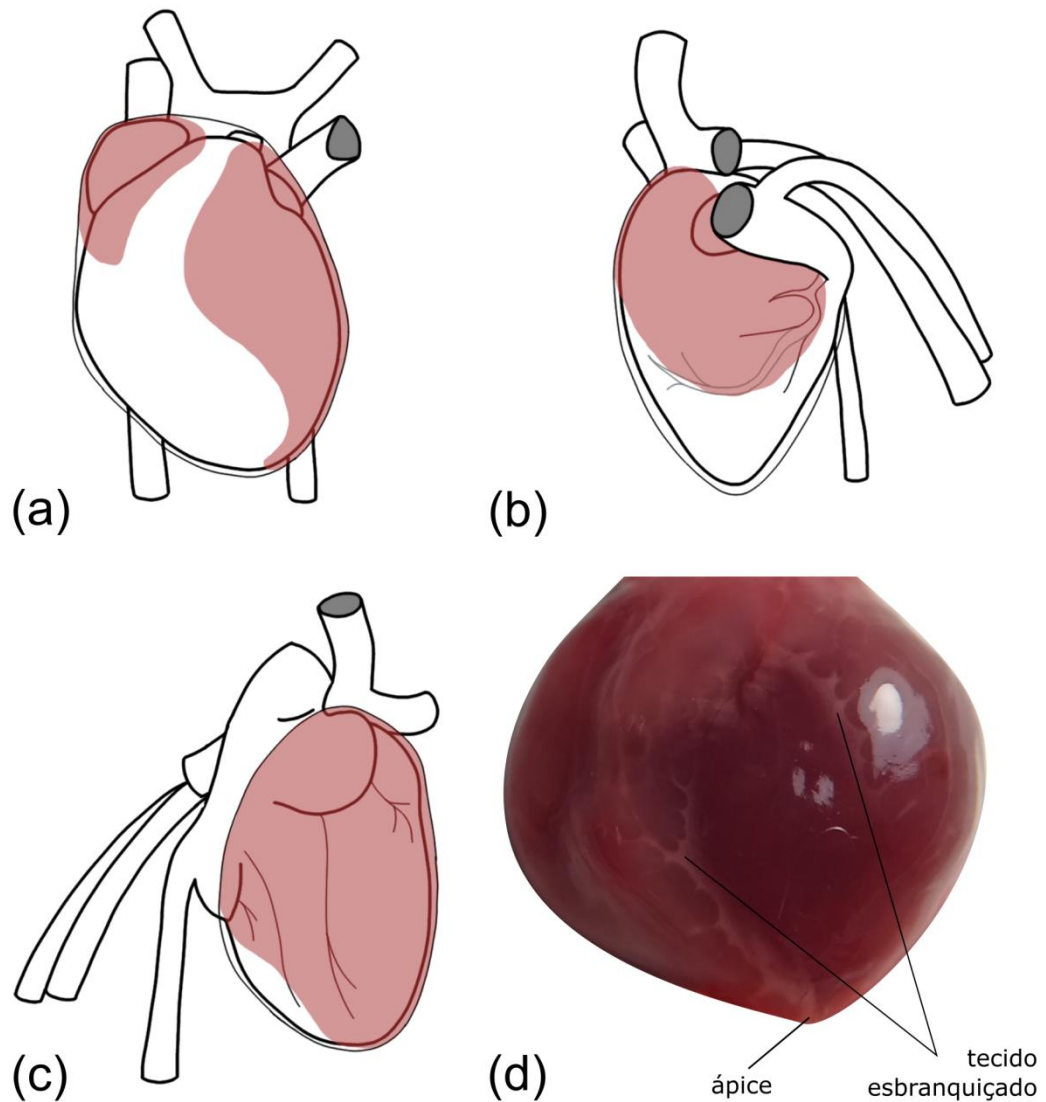


Figura 13: desenho esquemático das áreas opacas do pericárdio parietal de *Artibeus lituratus* e fotografia exibindo as regiões de tecido esbranquiçado do pericárdio parietal de *Glossophaga soricina*. O pericárdio parietal está representado nos desenhos como uma linha fina envolvendo o coração, as áreas opacas como as regiões coloridas em cor-de-rosa, deixadas translúcidas de forma a mostrar quais estruturas essas áreas recobrem no coração. (a): desenho da vista ventral, (b): desenho da vista lateral esquerda, (c): desenho da vista lateral direita. (d): fotografia do aspecto ventral do coração de *G. soricina*, onde estão indicadas as regiões de tecido esbranquiçado do pericárdio parietal.

O coração é sustentado na cavidade torácica por uma série de ligamentos membranosos. O ligamento esternopericardial é uma faixa de tecido transparente localizado no mediastino anterior, que liga o aspecto ventral da lâmina pericardial parietal ao esterno e ao diafragma (Figuras 14, 15 e 16). A borda superior se prende ao mediastino superior, na extremidade cefálica do manúbrio e entre as clavículas, enquanto a borda inferior se liga à extremidade caudal do corpo do esterno e ao diafragma, onde pode haver um depósito de

gordura (Figura 15 e 16b). A borda dorsal se liga ao mediastino superior e percorre a face ventral do coração, enquanto a borda ventral se liga ao eixo mediano do esterno e acompanha todo o seu comprimento. Em um indivíduo de *Artibeus lituratus* o pericárdio parietal se prendia diretamente no esterno em um ponto onde o ligamento esternopericardial típico não é presente. Um vaso sanguíneo percorre o ligamento de cima a baixo, podendo haver uma infiltração de gordura de aspecto linear acompanhando seu comprimento (Figuras 15 e 16b).

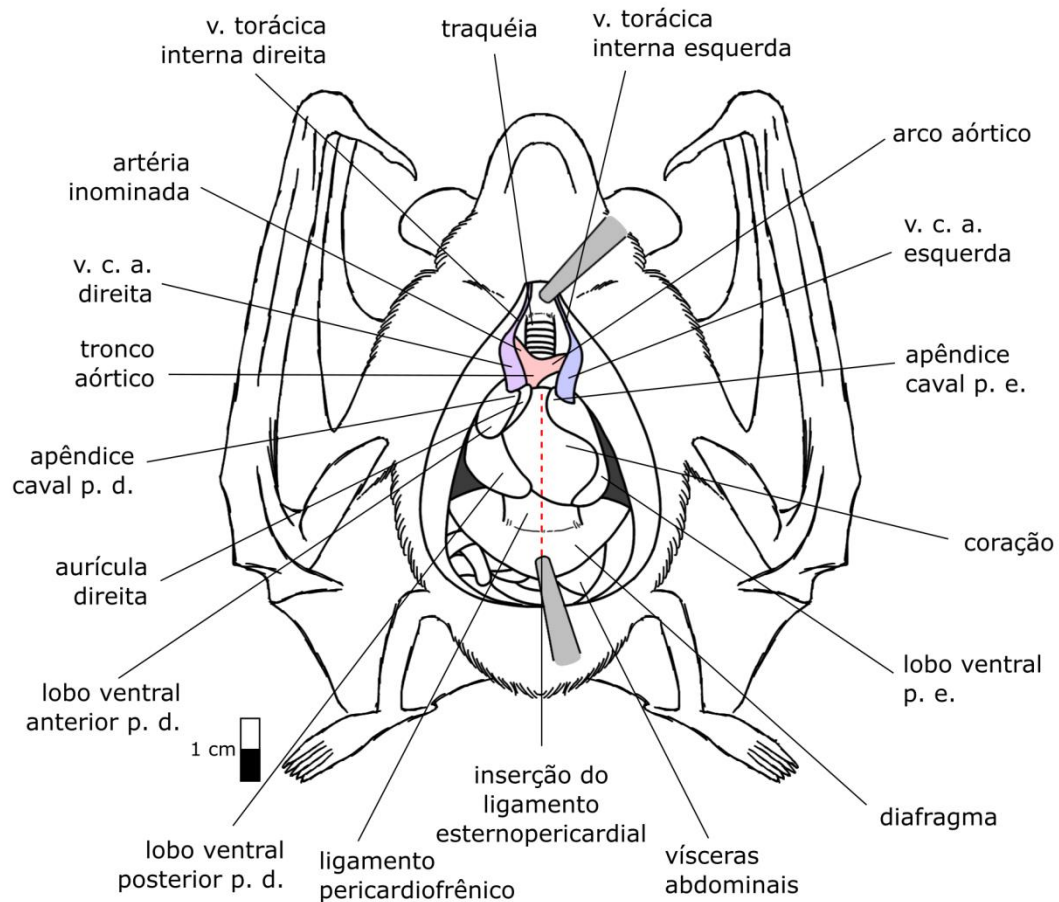


Figura 14: desenho esquemático do aspecto ventral da cavidade torácica de *Artibeus lituratus*. A linha pontilhada vermelha corresponde à posição anatômica do ligamento esternopericardial. A barra branca e preta corresponde a 1cm.

Em sua porção infracardiaca o ligamento esternopericardial se prende ao ligamento pericardiofrênico (Figuras 14, 15 e 16). Esse ligamento se inicia no tendão central do diafragma, sobre o aspecto ventral da veia cava inferior, se curvando ventralmente e em seguida dorsalmente, estendendo-se até a coluna vertebral. Assim sendo, na porção posterior da caixa torácica os ligamentos esternopericardial e frenopericardial formam uma bolsa com o lúmen voltado para o dorso, fechada superiormente pela face diafragmática do coração,

lateralmente pelo ligamento pericardiofrênico e inferiormente pelo diafragma. O aspecto esquerdo desse ligamento sustenta, no sentido ventre-dorso: esôfago, aorta descendente e veia ázigos (Figuras 15a e 16a). Dorsalmente e contínuo com o ligamento pericardiofrênico encontra-se o ligamento pericardiovertebral, uma lâmina de tecido que liga o coração e a porção dorsal do mediastino superior a toda a extensão torácica da coluna vertebral (Figura 15b). Esse conjunto extenso de ligamentos pericardiais divide completamente a cavidade torácica em duas metades, um pulmão de cada lado, não havendo conexões entre elas.

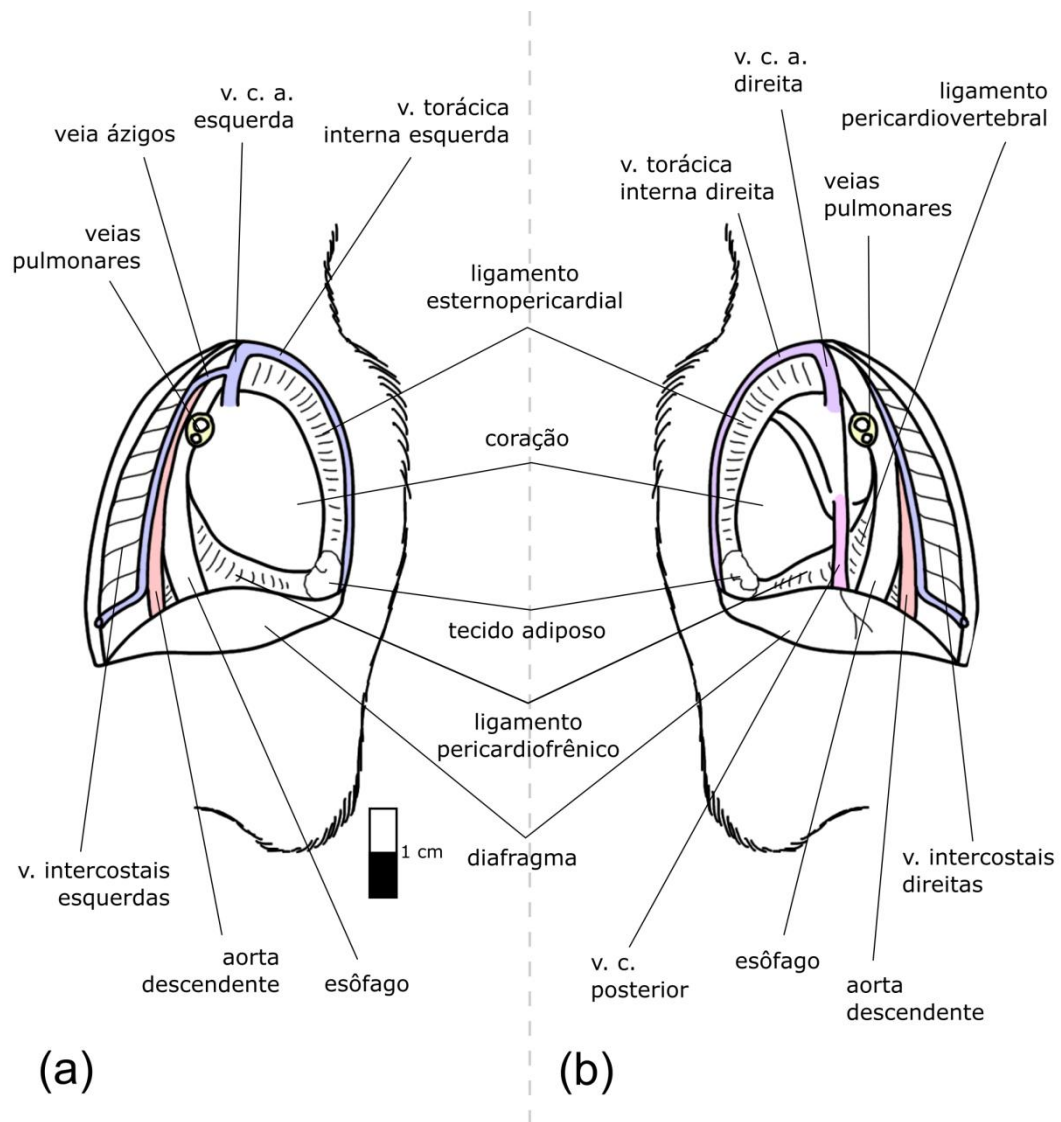


Figura 15: desenho esquemático dos aspectos laterais da cavidade torácica de *Artibeus lituratus*, exibindo seus órgãos e estruturas. (a): vista lateral esquerda, (b): vista lateral direita. A barra branca e preta corresponde a 1cm.

Há duas estruturas lineares de tecido esbranquiçado percorrendo a lâmina parietal e os ligamentos pericardiais sobre as laterais do coração, a qual chamaremos nesse trabalho de

linha pericardial (Figuras 16 e 17). Em ambas as laterais as linhas se iniciam onde suas respectivas veias cavas anteriores adentram a parede da cavidade torácica, percorrem as laterais desses vasos, do coração e do ligamento pericardiofrênico, terminando no diafragma (Figura 16). Na lateral direita a linha acompanha a veia cava posterior (Figura 16b). Ao microscópio óptico essas linhas brancas se mostram constituídas de um feixe principal formado de feixes menores de filamentos paralelos entre si, ondulados e bastante compactados, sem nenhum material entre os filamentos (Figura 17). O feixe principal é ladeado por porções de células de formato irregular inclusas forma desorganizada em uma matriz extracelular (Figura 17a).

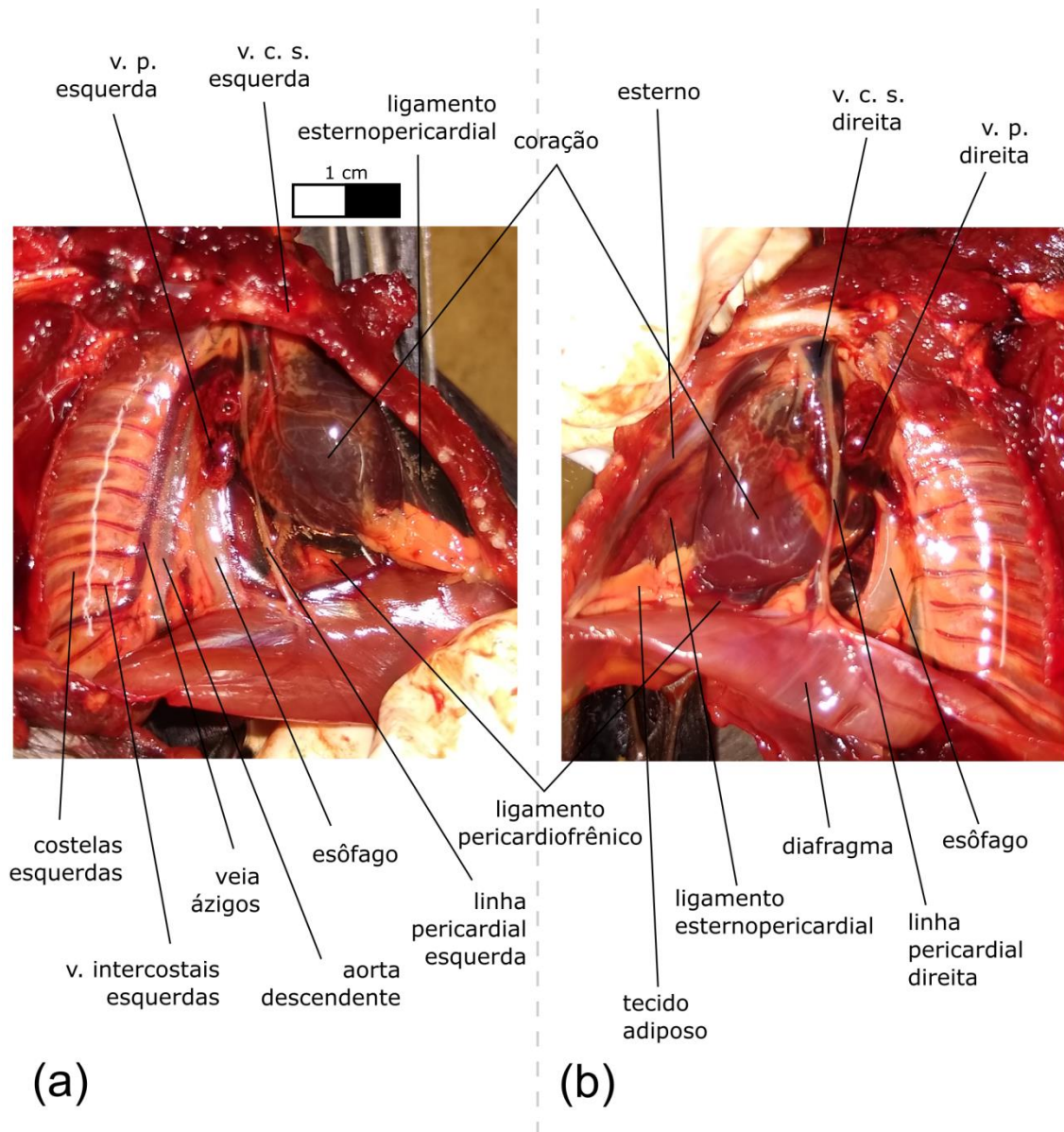


Figura 16: fotografias dos aspectos laterais da cavidade torácica de *Artibeus lituratus*. (a): vista lateral esquerda, (b): vista lateral direita. A barra branca e preta corresponde a 1 cm.

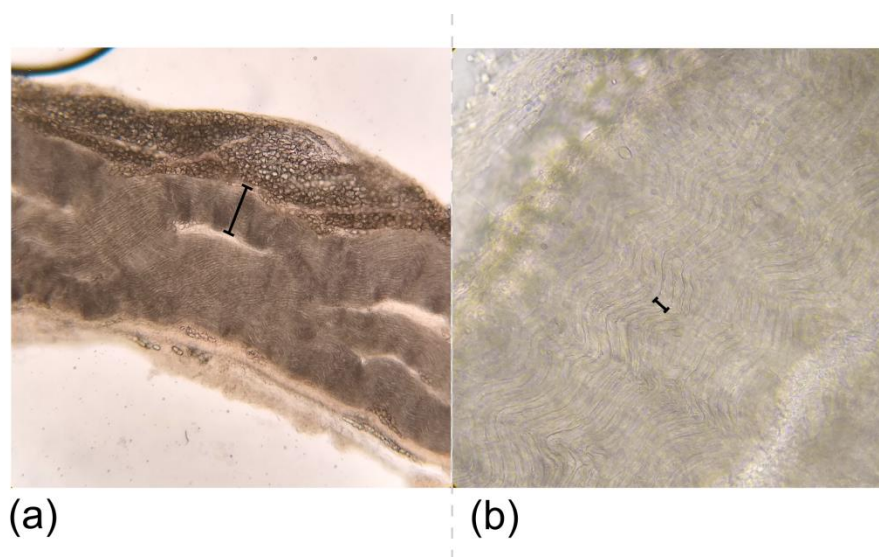


Figura 17: aspecto microscópico das linhas pericardiais. (a): aumento de 10X, a barra preta delimita a largura de um dos feixes menores. (b): aumento de 40X, a barra preta delimita a largura de um dos filamentos.

3.2.1.2 - Anatomia externa

O coração é localizado no centro da caixa torácica, dorsalmente ao esterno, o ápice situado à esquerda do eixo mediano do corpo (Figura 14). Em *Artibeus lituratus* e *Desmodus rotundus* a base é ligeiramente mais larga que o ápice, o comprimento maior que a largura e o ápice arredondado, enquanto o coração de *Glossophaga soricina* é ovalado. Em todas as espécies, em visão ventral podem ser observadas as aurículas, o tronco aórtico, as artérias inominadas, o arco aórtico, a aorta sistêmica (ou aorta descendente), as veias cavas anteriores e o cone arterioso (Figuras 14 e 18a). A face ventral corresponde ao ventrículo esquerdo e ao cone arterioso.

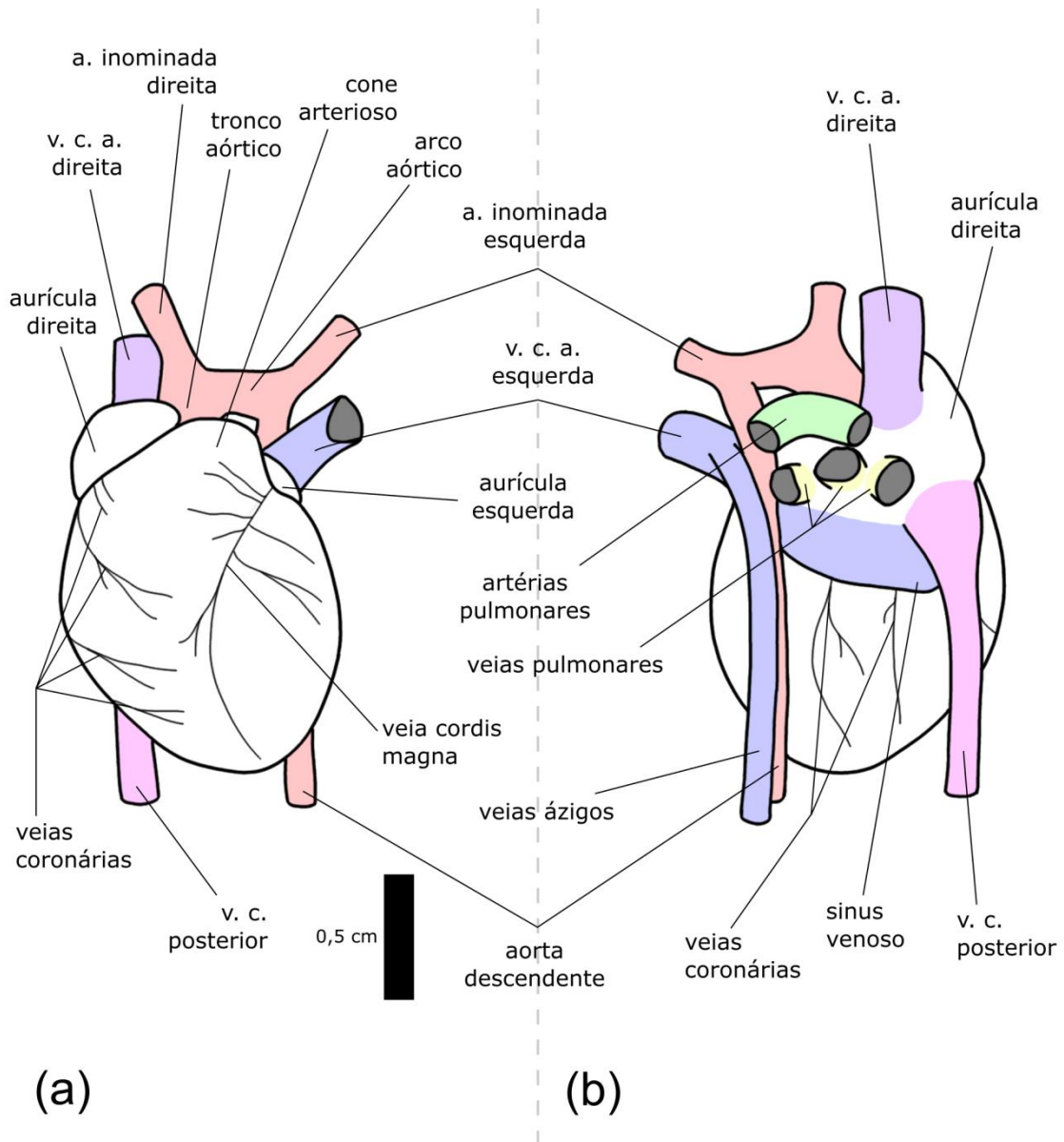


Figura 18: desenho esquemático das vistas ventral e dorsal do coração de *Artibeus lituratus*. (a) vista ventral, (b): vista dorsal. A barra preta corresponde a 0,5cm.

Em vista dorsal podem ser observados o sinus venoso, as três veias cavas, as veias pulmonares, as artérias pulmonares, o tronco aórtico, as artérias inominadas, o arco sistêmico e a aorta descendente (Figuras 18b). A face dorsal corresponde ao ventrículo direito, ao sinus venoso e ao átrio direito. Pela vista lateral esquerda podem ser visualizados a veia cava anterior esquerda, a veia ázigos, a artéria inominada esquerda, a aorta descendente, a aurícula esquerda e face lateral esquerda, a qual corresponde ao ventrículo esquerdo (Figuras 15a, 16a e 19a). Pela vista lateral direita podem ser observados a veia cava anterior direita, a veia cava posterior, a artéria inominada direita, a aurícula direita, a face lateral direita e a margem aguda (Figuras 15b, 16b e 19b). A face lateral direita corresponde ao átrio e ventrículo direitos. Pela

vista da base cardíaca podem ser visualizados o arco sistêmico, a artéria inominada, as veias cavas anteriores, o tronco pulmonar, as artérias pulmonares e as aurículas. A base do coração corresponde aos átrios e ao cone arterioso.

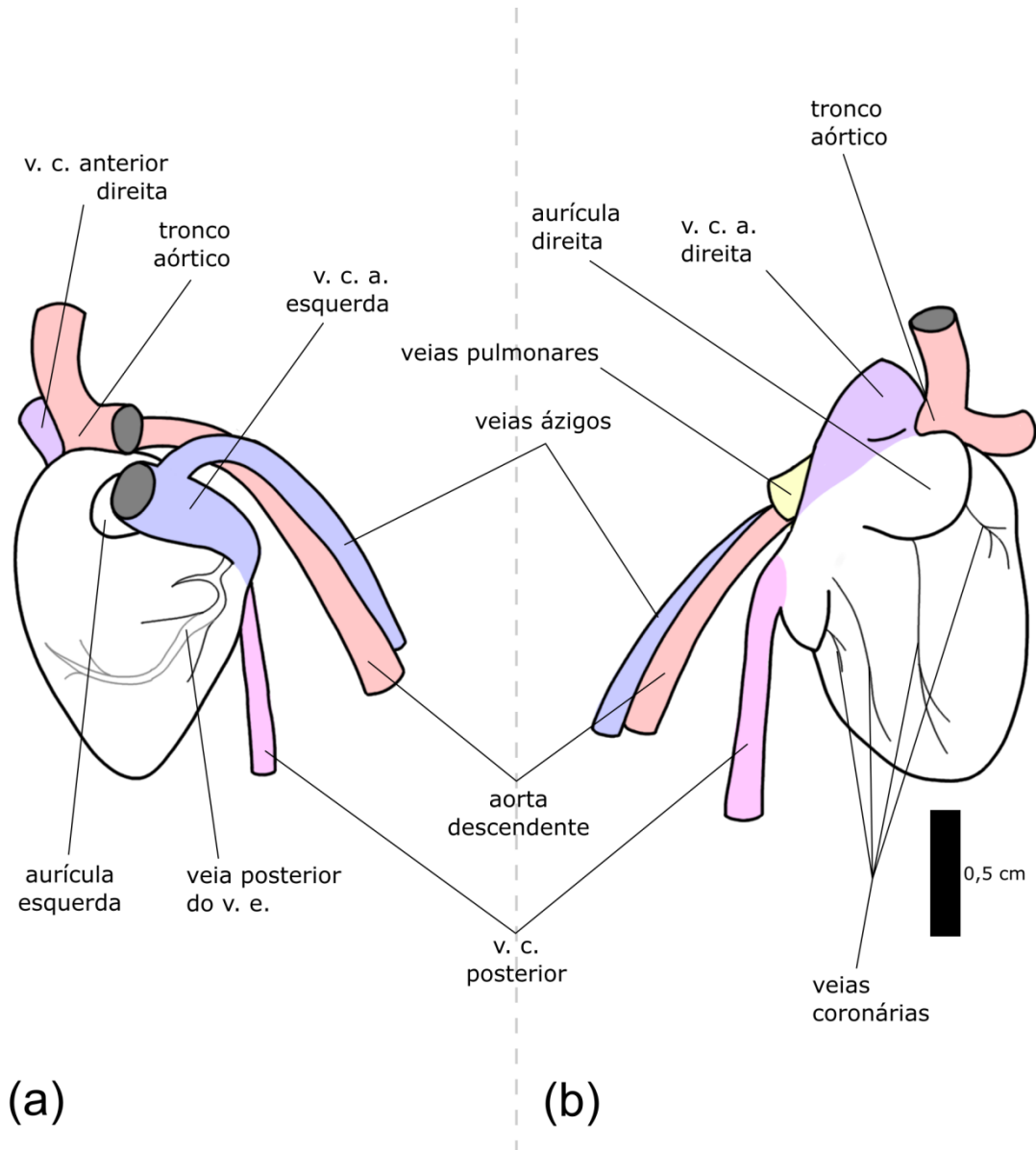


Figura 19: desenho esquemático das vistas laterais do coração de *Artibeus lituratus*. (a): vista lateral esquerda, (b): vista lateral direita. A barra preta corresponde a 0,5cm.

O coração é ladeado pelos pulmões (Figura 14). Em *A. lituratus* e *D. rotundus* o pulmão esquerdo possui dois lobos completos, o superior se apoia sobre a lateral esquerda do coração e se curva sobre a face ventral. Possui uma reentrância na borda medial superior por onde passa a veia cava anterior esquerda, a extremidade ventral dessa reentrância é desenvolvida em um apêndice distinto, que envolve o vaso. O lobo inferior esquerdo é maior que o superior, se apoia sobre a face lateral esquerda do coração e se curva sobre a face

dorsal. Sua face diafragmática apresenta uma fenda que o corta de uma lateral a outra, subdividindo-o em dois lobos incompletos, um ventral menor e um dorsal maior. O pulmão direito é formado por quatro lobos completos, o superior, o inferior, o dorsal lateral e o dorsal medial. Os dois primeiros margeiam a face lateral direita do coração e se curvam sobre a face ventral. O lobo superior possui uma reentrância na margem superior medial pela qual passa a veia cava anterior direita. O lobo dorsal lateral apresenta uma reentrância na borda medial inferior, pela qual passa a veia cava posterior. O lobo dorsal medial é o menor de todos e se apoia sobre a face dorsal do coração, à esquerda das veias cava anterior direita e inferior. A aorta descendente, a veia ázigos e o esôfago passam pela face dorsal do coração entre os dois pulmões, sobre o plano mediano do corpo, ligadas entre si pelo ligamento pericardiovertebral (Figuras 15 e 16). Outro ligamento conecta a metade superior dorsal de cada pulmão a esse conjunto. Em *D. rotundus* um ligamento membranoso dorsal prende o lobo pulmonar superior esquerdo à veia cava anterior esquerda.

Em *G. soricina* o pulmão esquerdo possui um lobo e o direito dois. O único lobo esquerdo se apoia sobre a lateral esquerda e a face ventral do coração, emite uma projeção de sua borda ventral medial, que envolve a veia cava anterior esquerda. O lobo ventral direito é maior e se apoia sobre a lateral direita e sobre a face ventral do coração, emitindo uma projeção da borda ventral medial que envolve a veia cava anterior direita. O lobo dorsal direito é menor e se apoia sobre a face dorsal do coração, abaixo das artérias pulmonares e brônquios.

As aurículas são visíveis em vista basal, ventral e laterais (Figuras 14, 18a e 19). A aurícula esquerda é menor que a direita, em *A. lituratus* tem formato triangular ou discóide, a superfície externa e bordas enrugadas, com uma constrição no ponto em que se liga ao coração (Figuras 18a e 19a). Em *D. rotundus* apresenta formato discoide, com uma ponta projetando-se de sua borda dorsal e sem uma constrição na base. *G. soricina* possui a aurícula esquerda ovalada, de comprimento maior que a largura, sem a constrição na base. A aurícula direita nas três espécies é significativamente maior que a esquerda, de superfície externa enrugada, assim como as bordas. Se localiza na lateral direita da base do coração, ventralmente à abertura da veia cava anterior direita e se curva sobre a face ventral do coração, ocultando a base do tronco aórtico (Figuras 14, 18a e 19b). Em *A. lituratus* apresenta formato ligeiramente triangular, assim como em *D. rotundus*, que por sua vez apresenta a aresta ventral arredondada com a concavidade voltada para dentro, como em $\frac{1}{4}$ de círculo. Em *G. soricina* a aurícula direita é ovalada, a borda dorsal retilínea e a ventral curvada, com a concavidade voltada para dentro, semelhante ao formato de um rim ou grão de feijão. O sulco

interventricular pode ou não ser visível da face ventral do coração, o que varia entre indivíduos. Esse percorre da lateral esquerda do cone arterioso, se curvando para a direita, seguindo pela face ventral até a metade, onde se curva caudalmente, terminando no ápice, não sendo visível nas faces diafragmática e dorsal. O sulco interventricular contém a veia cordis magna (Figura 18a). O sulco atrioventricular não é distinto.

3.2.1.3 - Tronco aórtico e ramos da aorta

O tronco aórtico sai da base do coração, à direita se encontra aurícula direita e a veia cava anterior direita, à esquerda se encontra o tronco pulmonar (Figuras 14, 18 e 19). O tronco aórtico é curto e se projeta cefalicamente, se dividindo em dois ramos de calibre semelhante. O ramo direito é a artéria inominada direita, e se curva à direita, enquanto o ramo esquerdo é a aorta sistêmica, que se curva à esquerda (Figuras 14 e 18a). A aorta sistêmica forma o arco sistêmico ou arco aórtico, que percorre paralelamente ao plano da base cardíaca e dá origem à aorta descendente, que segue na direção caudal, formando um ângulo reto com a aorta sistêmica (Figuras 14 e 18a). A aorta descendente se curva dorsalmente e em seguida caudalmente, passa à esquerda do ramo esquerdo do tronco pulmonar e à direita da veia cava anterior esquerda (Figuras 14, 15, 16a, 18 e 19). Esse vaso percorre pelo dorso do coração, sobre o plano mediano do corpo, ventralmente à veia ázigos e dorsalmente ao esôfago, até perfurar o diafragma (Figuras 15, 16a, 18b e 19).

Além da aorta descendente, o arco sistêmico também dá origem a mais dois vasos, a artéria carótida comum esquerda, que segue cefalicamente e a artéria subclávia esquerda, que segue distalmente e para a esquerda. Em um indivíduo de *Artibeus lituratus* esses vasos saem de um curto tronco arterioso que surge do arco sistêmico juntamente com a aorta descendente, a artéria inominada esquerda (Figura 18). A artéria inominada direita também dá origem a dois ramos, a artéria carótida comum direita, que segue cefalicamente e a artéria subclávia direita, que segue para a direita. Em dois indivíduos, um *A. lituratus* e o único espécime de *Desmodus rotundus*, foi observada a presença de um remanescente do ducto arterioso conectando o ramo esquerdo do tronco pulmonar e a aorta descendente, apresentando um lúmen estreito e com fundo cego em ambas as extremidades, não sendo um duto funcional (Figura 23a). A traqueia percorre o pescoço paralelamente ao eixo mediano do corpo, se curva dorsalmente e passa sobre a bifurcação do tronco aórtico, emitindo os brônquios que adentram os pulmões (Figura 14). O tronco aórtico e seus vasos apresentam paredes espessas pouco maleáveis, mais espessas que das artérias pulmonares e das veias. O diâmetro total desses

vasos é semelhante ao do tronco e das artérias pulmonares, no entanto o lúmen é mais estreito. O diâmetro do lúmen do tronco aórtico e seus ramos é menor que o das veias.

3.2.1.4 - Tronco pulmonar e artérias pulmonares

O orifício do tronco pulmonar se localiza a esquerda do tronco aórtico, no aspecto dorsal do ápice do cone arterioso, que por sua vez forma uma elevação na face ventral do coração, ladeado pelas duas aurículas e cobrindo a base do tronco aórtico em vista ventral (Figura 18a). O tronco pulmonar é curto e segue dorsalmente, formando um ângulo reto em relação ao tronco aórtico e em relação ao sentido do fluxo sanguíneo do cone arterioso, não podendo ser visualizado em vista ventral (Figura 18b). O tronco pulmonar dá origem a duas artérias pulmonares, a direita adentra o pulmão direito e a esquerda adentra o pulmão esquerdo (Figura 18b). As artérias pulmonares passam pelas laterais externas dos brônquios. As paredes do tronco e artérias pulmonares são semelhantes às paredes dos vasos aórticos, espessas e firmes. O diâmetro do lúmen do tronco e artérias pulmonares é menor que o das veias.

3.2.1.5 - Veias

Há três veias cavas, a veia cava anterior esquerda, que chega ao coração pela esquerda e dorsalmente à aurícula esquerda, a veia cava anterior direita, que chega ao coração pela direita e dorsalmente à aurícula direita, e a veia cava posterior, que chega ao coração inferiormente a cava anterior direita (Figuras 14, 15, 16, 18 e 19). As veias cavas anteriores têm calibre maior que as artérias e paredes finas, maleáveis e colapsáveis. A veia cava posterior é menos calibrosa que as anteriores e também possui paredes finas e maleáveis. As veias cavas anteriores chegam ao coração paralelas ao eixo mediano do corpo. A veia cava anterior direita adentra diretamente o átrio direito, a esquerda se curva para a direita antes de adentrar o átrio, formando um grande sinus venoso em forma de arco (Figura 18). A veia cava posterior adentra esse sinus logo abaixo da veia cava anterior direita, e seu orifício é guardado por uma válvula bicúspide, ou válvula Eustachiana. Esse vaso chega ao coração paralelo ao eixo mediano do corpo, se curvando ventralmente antes de adentrar o coração (15b, 18b e 19b). As veias cavas anteriores dão origem, cada uma, a uma veia torácica interna que percorre todo o comprimento da face interna do esterno, sob suas laterais direita e esquerda (Figura 15). Os orifícios desses vasos se localizam no aspecto ventral das veias cavas, no ponto em que surgem do teto da cavidade torácica. Há uma veia ázigos que desemboca no

aspecto dorsal da veia cava anterior esquerda (Figuras 15a, 16a, 18b e 19). Esse vaso acompanha a coluna vertebral, recebendo as veias intercostais (Figura 16a). Possui diâmetro menor que as demais veias, assim como paredes finas, maleáveis e colapsáveis.

As veias pulmonares adentram o coração acima do sinus venoso, entre as veias cavas anteriores, sobre o ponto central da face dorsal do coração (Figuras 15, 16, 18b e 19b). Há dois conjuntos de veias pulmonares, um para cada pulmão, com um número variável de orifícios em *Artibeus lituratus*, de dois a três organizados em uma fileira transversal (Figura 18b). Essas veias dão origem a vasos que adentram os pulmões acima da inserção dos brônquios. São vasos curtos em comprimento, possuem calibre maior que as artérias e paredes finas e maleáveis, de aspecto semelhante às paredes das veias cavas.

3.2.1.6 - Átrios

Os átrios possuem paredes finas e maleáveis em comparação às paredes espessas e musculares dos ventrículos. O átrio esquerdo é formado pelo átrio propriamente dito e a aurícula esquerda, sendo que as veias pulmonares desembocam na parede parietal do átrio propriamente dito. A cavidade é oval e achatada antero-posteriormente, em *A. lituratus* apresenta paredes internas lisas. O orifício da aurícula esquerda se localiza ventralmente aos orifícios das veias pulmonares e seu lúmen é preenchido por músculos pectíneos paralelos. Esses ligam as paredes superior e inferior da cavidade do apêndice, se iniciam nas bordas e terminam próximas ao orifício, dividindo o lúmen em compartimentos abertos para o átrio (Figura 20). Em *A. lituratus* e *Desmodus rotundus* a parede septal dos átrios apresenta, próximo à sua borda dorsal, uma fossa ovalis bem evidente (Figura 20). É formada por uma porção oval de tecido mais fino e translúcido, margeado pelas bandas límbicas. Em *A. lituratus* a banda límbica superior é bem marcada, a inferior é contínua com a parede interatrial. Em *D. rotundus* a fossa ovalis possui formato de rim ou feijão, a concavidade voltada para o dorso.

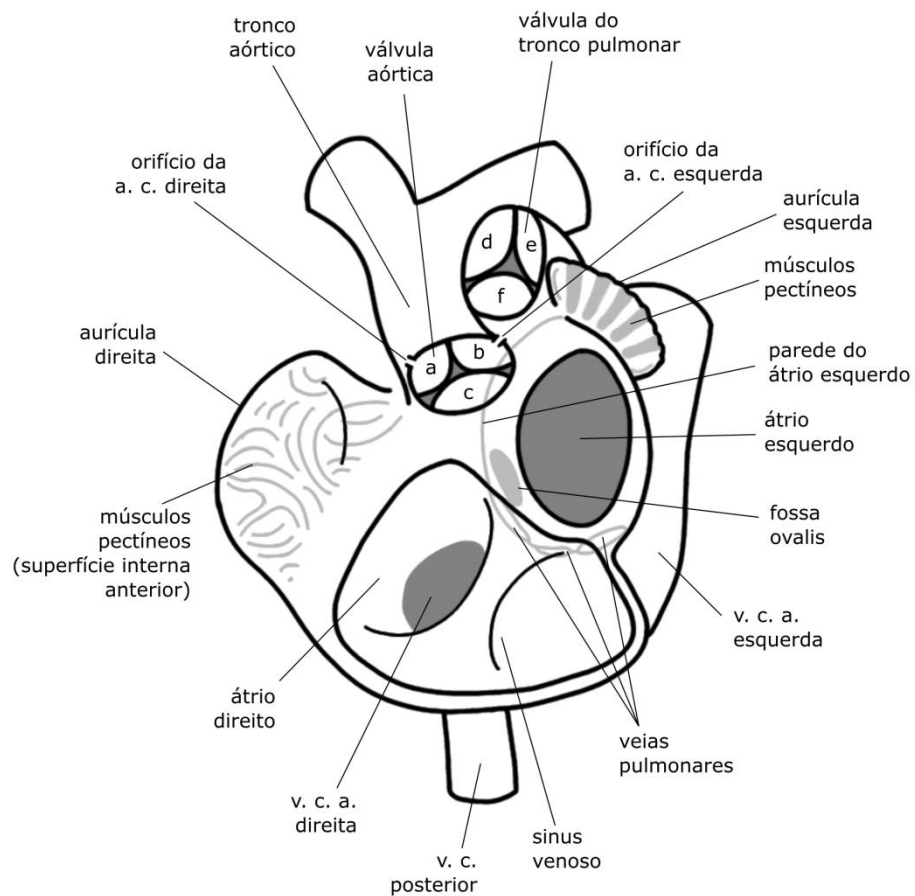


Figura 20: desenho esquemático da vista apical dos átrios esquerdo e direito, em um corte transversal ao nível das válvulas atrioventriculares. (a): folheto ventral da válvula aórtica, (b): folheto dorsal esquerdo da válvula aórtica, (c): folheto dorsal direito da válvula aórtica, (d): folheto ventral direito da válvula pulmonar, (e): folheto ventral esquerdo da válvula pulmonar, (f): folheto dorsal da válvula pulmonar.

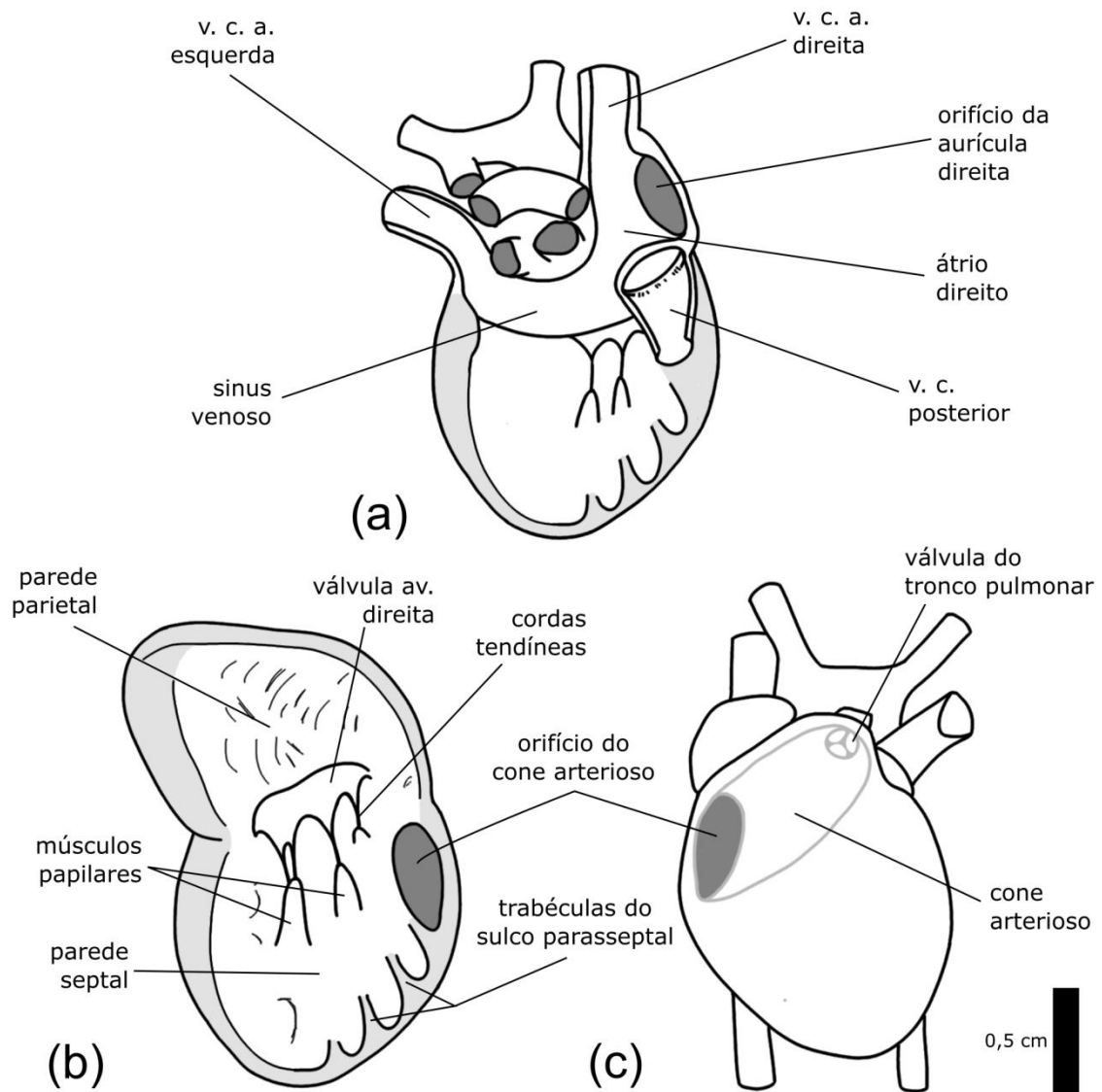


Figura 21: desenho esquemático do átrio e ventrículo direitos de *Artibeus lituratus*. (a): vista dorsal do corte longitudinal do átrio e ventrículo direitos sobre o plano ventral, mostrando a parede septal do ventrículo. (b) corte longitudinal sobre o plano ventral do ventrículo direito, a parede parietal foi defletida de forma a mostrar as estruturas na parede septal. (c) corte longitudinal sobre o plano ventral do cone arterioso, mostrando sua parede septal. A barra preta representa 0,5cm.

O átrio direito é formado pelo átrio propriamente dito, pela aurícula direita e pelo sinus venoso, sendo esse último onde as veias cavas desembocam (Figuras 20 e 21a). A maior parte desse sinus é formada pela veia cava anterior esquerda. Em *Artibeus lituratus* as paredes internas do átrio como um todo são lisas e seu lúmen é livre de trabéculas. O átrio propriamente dito tem formato triangular em corte longitudinal e oval em corte transversal. O orifício da aurícula direita se localiza sob o aspecto dorsal da base da veia cava anterior direita, seu diâmetro corresponde à largura total da cavidade auricular. Em todas as espécies as paredes internas do apêndice são cobertas por músculos pectíneos interdigitados e bem

definidos (Figura 20). Em um indivíduo de *A. lituratus* foi observada uma faixa de tecido membranoso atravessando o interior do sinus venoso entre as aberturas das veias cava anteriores, uma das extremidades se prendendo à parede parietal do sinus e outra à parede septal do átrio, apresentando as bordas superior e inferior livres. Ambos os átrios desembocam nos respectivos ventrículos por orifícios atrioventriculares ovais largos, guardados por válvulas atrioventriculares (Figuras 21b e 24). Em *A. lituratus* o plano do orifício atrioventricular direito é inclinado em relação ao plano horizontal, enquanto o orifício atrioventricular esquerdo é paralelo ao plano horizontal.

O orifício da veia cardíaca magna se localiza na superfície interna da cavidade do átrio direito, entre a parede sinusal e a veia cava anterior esquerda, dorsalmente à aurícula esquerda (Figura 22). É guardado por uma válvula bicúspide, cujos folhetos membranosos e translúcidos têm forma de meia lua, orientados paralelamente ao eixo mediano do corpo (Figura 22). Outras veias coronárias se orientam perpendicularmente à borda inferior do sinus venoso, e possuem seus orifícios no próprio sinus (Figuras 18b e 22). Sendo assim, o coração de *A. lituratus* não apresenta um sinus coronário, apenas a veia cardíaca magna desemboca no átrio, e as demais veias coronárias se abrem individualmente na borda inferior do sinus venoso.

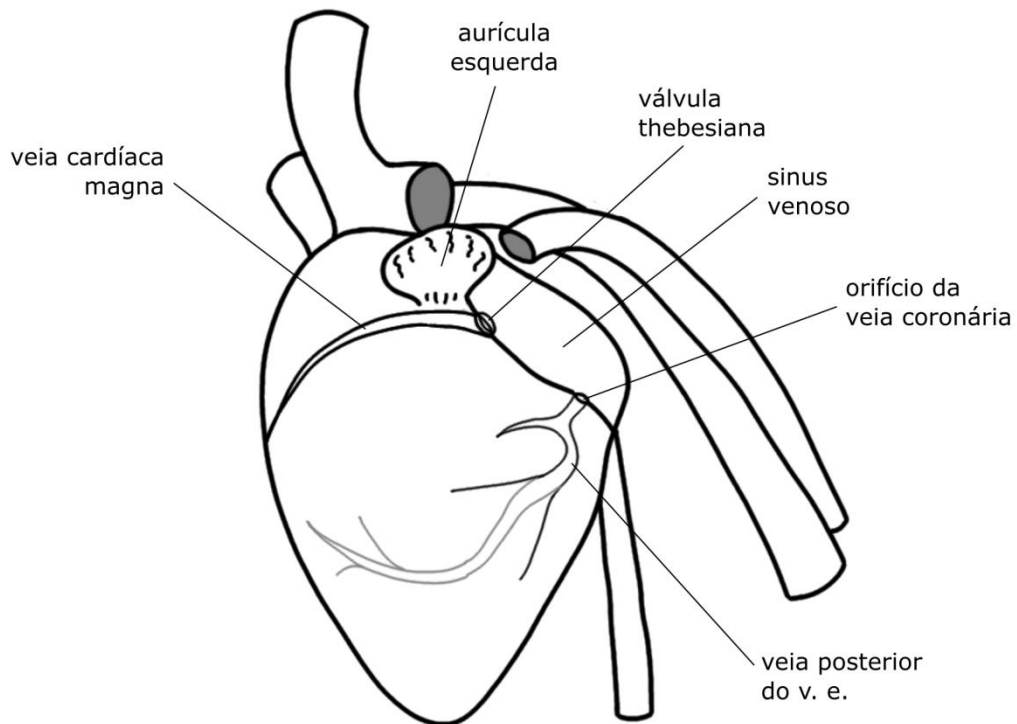


Figura 22: desenho esquemático do caminho e localização do orifício da veia cardíaca magna.

3.2.1.7 - Ventricúlos

Os ventricúlos possuem paredes muito mais espessas e musculares que os átrios. O ventrículo esquerdo tem formato circular em corte transversal e cônico em corte longitudinal. A parede parietal é visivelmente mais espessa que a do ventrículo direito. Em *Artibeus lituratus* a parede parietal apresenta ranhuras finas e longitudinais e a parede septal mostra uma leve rugosidade. Em *Desmodus rotundus* a parede parietal apresenta ranhuras longitudinais finas e a septal possui trabéculas bem desenvolvidas. Em *G. soricina* as paredes são levemente rugosas e apresentam finas ranhuras longitudinais. Dois músculos papilares espessos se originam na região do ápice cardíaco e terminam próximo ao orifício atrioventricular, sendo ligados em toda a sua extensão na parede parietal (Figura 24a). Vários feixes de cordas tendíneas saem de sua porção superior, não diretamente da ponta, e sustentam os dois folhetos da válvula atrioventricular esquerda ou válvula mitral, sendo um músculo papilar para cada extremidade da válvula (Figuras 24a e 25). A abertura da aorta se localiza superiormente e ventralmente aos folhetos da válvula atrioventricular (Figura 25).

O ventrículo direito é formado pelo ventrículo propriamente dito e pelo cone arterioso. O ventrículo propriamente dito apresenta formato de meia lua em corte transversal, com a

concauidade voltada para o centro, envolvendo a cavidade do ventrículo esquerdo, sua maior porção localizada dorsalmente (Figuras 21b, 21c e 24b). Em *A. lituratus* a textura das paredes internas é lisa, em *D. rotundus* e *G. soricina* apresentam ranhuras longitudinais finas, mas em nenhuma das espécies foram observadas trabéculas desenvolvidas ou sulcos profundos, com exceção do sulco parasseptal do cone arterioso. A cavidade ventricular propriamente dita se localiza no aspecto dorsal e lateral direito do coração, mas se curva ventralmente dando origem ao cone arterioso, que forma uma câmara bem distinta do restante do ventrículo e desemboca no tronco pulmonar (Figuras 21b, 21c e 24b). O cone arterioso pode ser visto externamente como uma elevação na base cardíaca (Figura 14). Internamente apresenta paredes lisas, sendo margeado pela crista supraventricular e o sulco parasseptal. Esse último constitui a borda de união entre as paredes septal e parietal, marcada por profundas trabéculas perpendiculares ao sentido do fluxo sanguíneo (Figura 21b e 24b).

Um indivíduo de *A. lituratus* apresentou uma estrutura membranosa e laminar, localizada na entrada do cone arterioso, constituída de tecido semelhante ao das válvulas atrioventriculares e presa às paredes por filamentos semelhantes às cordas tendíneas (Figura 23c). São vários folhetos dispostos de forma desorganizada, formando uma estrutura semelhante a uma rede, que se posiciona como uma barreira ao fluxo sanguíneo, havendo espaços livres em suas laterais por onde o sangue passa. Em *A. lituratus* e *G. soricina* pode ou não haver uma banda membranosa única ligando as paredes septal e parietal do ventrículo direito, na mesma posição anatômica que a banda moderadora, que não foi observada no coração de nenhum indivíduo das três espécies (Figura 23b).

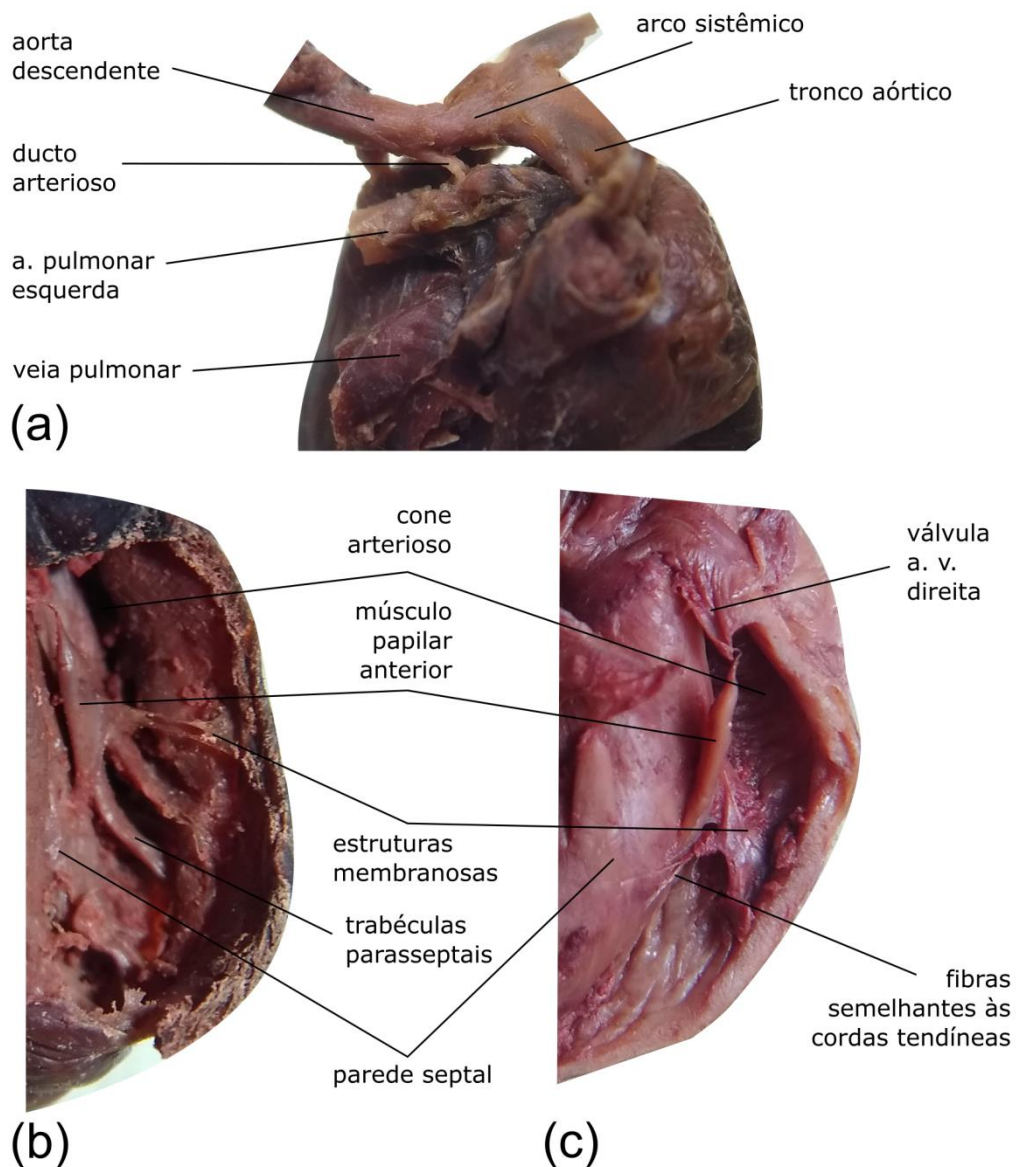


Figura 23: Estruturas vestigiais e anômalas no coração de *Artibeus lituratus*. (a) visão basal do coração indicando o ducto arterioso. (b) visão do ventrículo direito indicando uma estrutura membranosa ligando a base do músculo papilar anterior à parede parietal. (c) visão do interior do cone arterioso indicando uma estrutura membranosa associada a fibras semelhantes às cordas tendíneas.

Em *A. lituratus* a parede septal do ventrículo direito apresenta de dois a quatro músculos papilares, que se originam na metade da parede e seguem na direção cefálica, terminando em uma ponta arredondada, ligeiramente mais fina que a base (Figuras 21b e 24b). Ligam-se à parede septal apenas na base, sendo destacados dela ao longo de seu comprimento. Da extremidade livre de cada um sai um feixe de cordas tendíneas que sustentam o único folheto da válvula atrioventricular direita (Figuras 21b e 24b). Em um mesmo coração essas estruturas podem apresentar comprimentos diferentes, o músculo papilar direito sendo normalmente bem desenvolvido. O comprimento, largura, número e

conformação dos músculos papilares do ventrículo direito variam entre indivíduos, e várias morfologias foram observadas. Em alguns indivíduos determinados músculos papilares eram pequenas elevações sobre a parede ventricular, em outros foram observadas estruturas bem desenvolvidas, mais largas e com ponta dupla, como se dois músculos papilares fossem fusionados, cada ponta com seu próprio feixe de cordas tendíneas. Em alguns casos, feixes de cordas tendíneas se prendiam diretamente na parede septal do ventrículo. Em vários indivíduos foram encontrados músculos papilares de morfologias diferentes coexistindo.

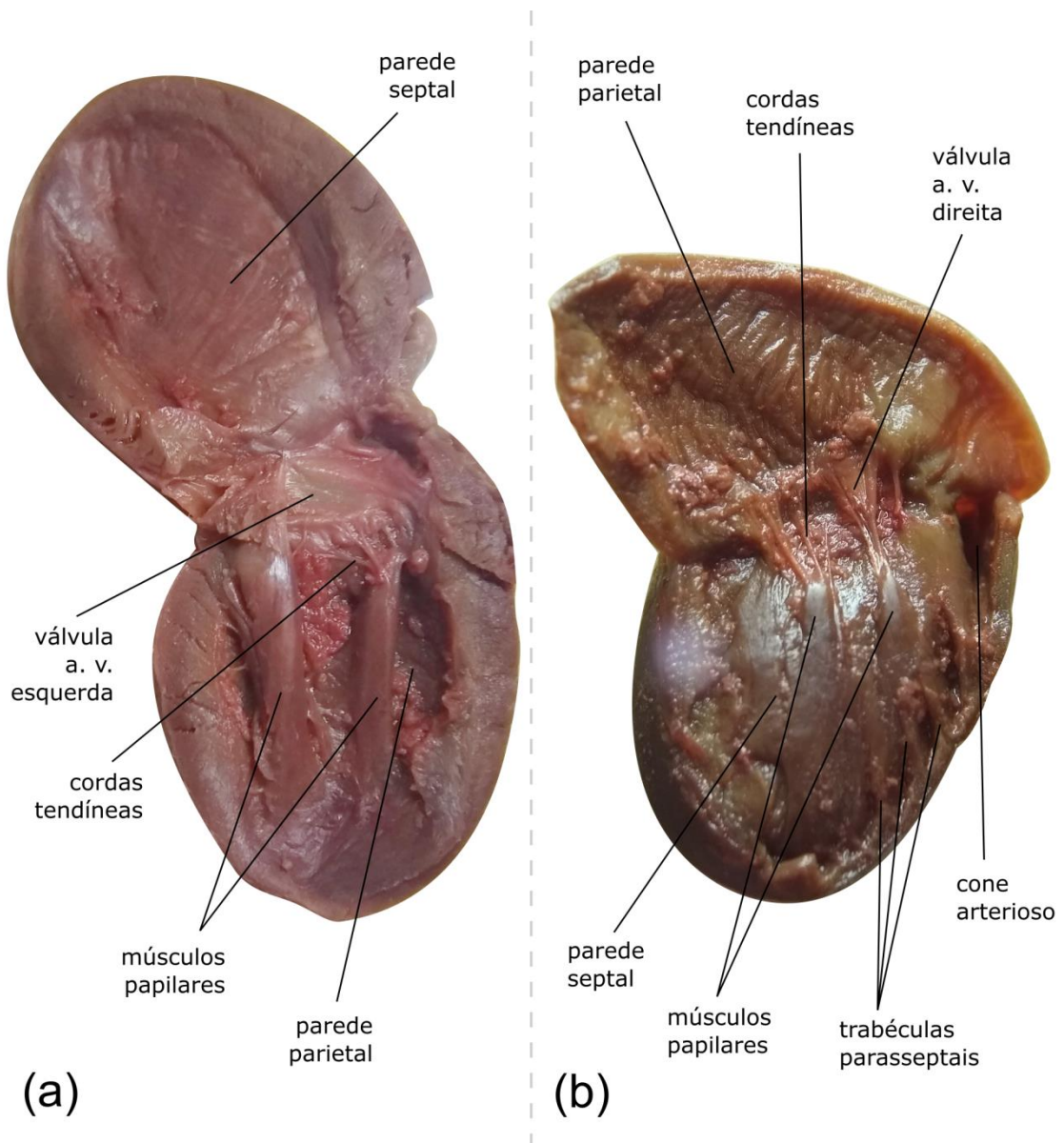


Figura 24: fotografias de cortes longitudinais dos ventrículos esquerdo e direito de *Artibeus lituratus*. (a): ventrículo esquerdo, (b): ventrículo direito.

Em *G. soricina* pode haver de dois a três músculos papilares no ventrículo direito, na mesma posição anatômica que em *A. lituratus*, com pequenas variações. Em um indivíduo o músculo papilar direito era ligado à parede septal por membranas finas e transparentes, localizadas em sua metade inferior. Nessa espécie também pode haver cordas tendíneas se ligando diretamente à parede ventricular. O único indivíduo de *D. rotundus* apresentou dois músculos papilares, na mesma posição anatômica geral que em *A. lituratus*.

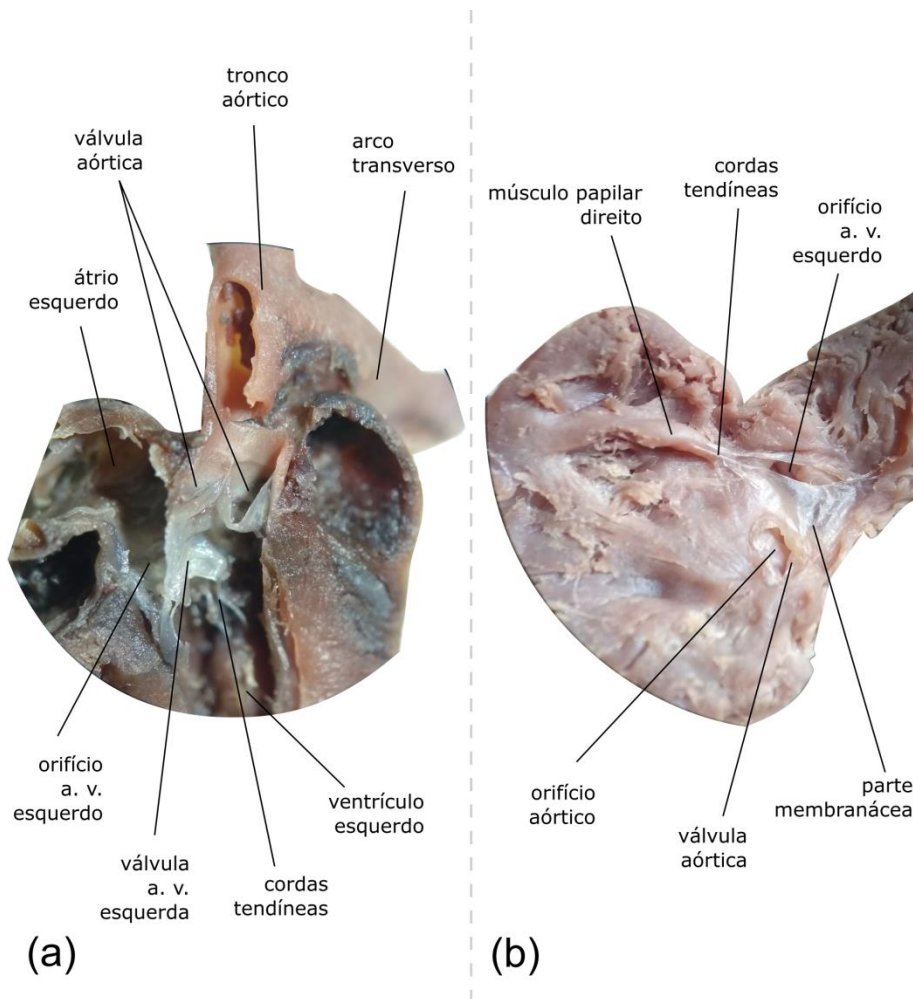


Figura 25: fotografias das válvulas atrioventricular esquerda e aórtica de *Artibeus lituratus* e *Glossophaga soricina*. (a) corte longitudinal das válvulas de *A. lituratus*. (b): vista apical das válvulas de *G. soricina*.

3.2.1.8 - Válvulas

As válvulas semilunares e atrioventriculares se localizam no esqueleto cardíaco. A válvula semilunar aórtica é formada por três folhetos iguais com o formato de bolsa, cujos lúmens são voltados para o lúmen da aorta, contra o fluxo sanguíneo (Figuras 20 e 25). Há um folheto ventral, um dorsal esquerdo e um dorsal direito (Figura 20). A válvula semilunar do

tronco pulmonar é semelhante à válvula aórtica, também apresenta três folhetos iguais, um dorsal e dois ventrais, esquerdo e direito (Figura 20).

O orifício atrioventricular esquerdo é guardado por uma válvula bicúspide ou mitral, constituída de dois folhetos iguais formados de tecido fino e elástico, com formato de semicírculo ou meia-lua (Figuras 20, 21a e 25). O folheto aórtico se prende à borda septal do orifício, dividindo o fluxo entre o orifício atrioventricular e o orifício aórtico, e o parietal se prende à borda parietal do orifício atrioventricular. Esses folhetos são sustentados por cordas tendíneas que se conectam aos dois músculos papilares bem desenvolvidos, localizados de cada lado da válvula (Figuras 24a e 25b). Em *Artibeus lituratus* e *Glossophaga soricina* foi observada a parte membranácea bem definida, a extensão do folheto aórtico da válvula mitral até o folheto ventral da válvula aórtica (Figura 25b).

Em *A. lituratus* o orifício atrioventricular direito apresenta uma válvula constituída de um único folheto que se prende à borda parietal do orifício, enquanto a borda septal é livre de estruturas. Essa válvula é sustentada por cordas tendíneas que se prendem a um número variável de músculos papilares (Figuras 21a e 24b). É constituída de tecido fino e elástico, com formato de semicírculo ou meia-lua. Em *Desmodus rotundus* e *G. soricina* há mais um folheto preso à borda septal do orifício atrioventricular, menor que o parietal, sustentado por cordas tendíneas que se prendem à parede septal diretamente, sem o intermédio de músculos papilares, e visivelmente mais finas que as que sustentam o folheto parietal.

3.2.1.9 - Artérias e veias coronárias

Os orifícios das artérias coronárias se localizam nos sinus de Valsalva, guardadas pelos folhetos ventral e dorsal esquerdo da válvula aórtica. O orifício da artéria coronária esquerda é guardado pelo folheto dorsal esquerdo, enquanto o orifício da artéria coronária direita é guardado pelo folheto ventral (Figura 20). O número de orifícios das artérias é variável entre indivíduos de *Artibeus lituratus*. As artérias coronárias não podem ser vistas da superfície do coração.

As veias coronárias podem ser visíveis da superfície do coração. A veia cardíaca percorre pelo sulco interventricular passando por baixo da aurícula esquerda, terminando no orifício guardado pela válvula de Thebesius, desembocando no átrio direito (Figuras 18a e 22). Em *A. lituratus* dois vasos coronários mais calibrosos desembocam na borda inferior do sinus venoso por orifícios separados, um à direita e outro à esquerda da face dorsal, percorrendo o músculo perpendiculares entre si (Figura 18b). Ambos recebem

tributários menores. Outras veias mais curtas também desembocam na borda inferior do sinus venoso entre as duas maiores. A veia posterior do ventrículo esquerdo percorre a lateral esquerda do coração, desembocando na base da cava anterior esquerda (Figuras 19a e 22). Em *Glossophaga soricina* duas veias coronárias desembocam no limite inferior do sinus venoso, na face direita do coração, em orifícios muito próximos entre si. Percorrem a face lateral direita, a dorsal menor se inicia no terço superior da parede e a ventral maior se inicia no ápice, todas recebem tributários menores. Nessa espécie, três veias coronárias desembocam no limite inferior do sinus venoso, percorrendo a face dorsal, paralelas entre si e ao eixo mediano do corpo. A veia esquerda se inicia no terço inferior da parede dorsal, a medial próximo ao ápice cardíaco e a direita na metade da parede.

3.2.2 - Medidas de peso

Artibeus lituratus (N=18), *Desmodus rotundus* (N=1) e *Glossophaga soricina* (N=5) apresentaram as médias e desvio padrão para as medidas de peso dos elementos do coração, em gramas (g) descritos na Tabela 2. Não houve diferenças significativas na razão cardíaca (Equação 2) entre *A. lituratus* e *G. soricina*.

N se refere ao número de indivíduos pesados para cada elemento do coração. A diferença se deu por duas dificuldades técnicas no momento da pesagem: a primeira se refere aos indivíduos que foram formalizados antes da dissecação, esses tiveram o sangue aderido às paredes internas das cavidades cardíacas, não sendo possível a separação dessas partes, esses corações não foram pesados. A segunda se deve à dificuldade de separação dos elementos pesados uns dos outros, principalmente no coração menor e de tecido friável de *G. soricina*.

Tabela 2: média e desvio padrão do peso das regiões do coração e a Razão Cardíaca das três espécies de morcegos.

	<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Glossophaga soricina</i>
Peso Corporal (g)	72,63 ± 17,25 N = 24	45,00	9,6 ± 0,55 N = 5
Peso Coração (g)	0,51 ± 0,27 N = 11	0,24	0,09 ± 0,03 N = 5
v.d. (g)	0,11 ± 0,07 N = 11	0,06	0,05 ± 0,03 N = 3
v.e. (g)	0,24 ± 0,15 N = 10	0,12	-
v.e. + septo (g)	0,30 ± 0,15 N = 10	0,17	0,06 ± 0,04 N = 3
RC	0,69 ± 0,16 N = 10	0,50	0,90 ± 0,31 N = 5

N se refere ao número de indivíduos incluídos no cálculo da média. v.d. = ventrículo direito; v.e. = ventrículo esquerdo; RC = Razão Cardíaca.

4. – DISCUSSÃO

As espécies *Artibeus lituratus*, *Desmodus rotundus* e *Glossophaga soricina* compartilham a estrutura e fisiologia cardíacas gerais dos mamíferos, com muitas semelhanças com outros morcegos. Apresentam diferenças pontuais entre as três espécies, em relação a outros representantes da ordem e em relação aos mamíferos não voadores, algumas delas tendo possíveis implicações funcionais que refletem as adaptações ao voo. Entre essas diferenças estão: a disparidade na duração dos intervalos PR e QT_c (Equação 1) a ausência do segmento ST do perfil de eletrocardiograma, as altas frequências cardíacas, a variação do eixo elétrico do coração, o valor alto da razão cardíaca (Equação 2), o extenso conjunto de ligamentos pericardiais, as linhas pericardiais e a variação no número de folhetos da válvula atrioventricular direita.

4.1 – Eletrocardiograma

Artibeus lituratus, *Desmodus rotundus* e *Glossophaga soricina* apresentam uma configuração de eletrocardiograma características dos mamíferos, com a onda P, o complexo QRS e a onda T, o que já era esperado para esses animais. A ausência do segmento ST, observada em todos os indivíduos dessas três espécies, é comum para mamíferos com altas frequências cardíacas, como roedores (DETWEILER, 2010). CURRIE (2018) também observou essa ausência no vespertilionídeo *Nyctophilus gouldi* Tomes, 1858. Em mamíferos que possuem essa característica o potencial de ação do cardiomiócito não apresenta a fase de repolarização lenta, ou “platô”, que no eletrocardiograma corresponde ao segmento ST. Isso resulta em um intervalo QT mais curto que a sístole mecânica, em mamíferos que apresentam

o segmento ST ambos têm duração equivalente (DETWEILER, 2010). ABRAMOCHKIN et al. (2006) registraram a atividade elétrica da parede ventricular direita dissecada de *Pipistrellus nathusii* (Keyserling e Blasius, 1839), encontrando esse padrão de potencial de ação. Mais estudos precisam ser feitos na área de eletrofisiologia do coração dos quirópteros, mas esses resultados indicam uma adaptação de sua atividade elétrica para altas frequências cardíacas. Alguns indivíduos de ambas as espécies apresentaram fusão de elementos do eletrocardiograma, como o complexo QRS com a onda T e a onda T de um ciclo com a onda P de um ciclo subsequente, fenômenos também comuns para animais com altas FCs, já tendo sido registrado para morcegos (DETWEILER, 2010; HEARD, 2014).

Os morcegos apresentam altas frequências cardíacas, sendo capazes de variações rápidas e drásticas necessárias tanto para suprir as altas necessidades metabólicas do voo, que pode aumentar de 10 a 34 vezes sua taxa basal, quanto para os mecanismos de conservação de energia, como a bradicardia fisiológica ou o torpor (CANALS et al., 2005; CANALS; IRIARTE-DIAZ; GROSSI, 2011; CARPENTER, 1985; CURRIE, 2018; HEARD, 2014; O'MARA et al., 2017; THOMAS; SUTHERS, 1972). Em relação aos representantes da família Phyllostomidae, THOMAS & SUTHERS (1972), por exemplo, definiram para a espécie *Phyllostomus hastatus* (Pallas, 1767) uma média de 780 bpm durante o voo, podendo chegar a 828 bpm, caindo drasticamente para 360 bpm poucos segundos após o pouso. O'MARA et al. (2017) registrou, por telemetria, para indivíduos de *Uroderma bilobatum* Peters, 1866 de vida livre cerca de 374 bpm durante o repouso diurno a cerca de 766 bpm durante o voo, podendo chegar à 1066 bpm. Essa espécie ainda mostra um fenômeno que os autores denominaram de bradicardia cíclica, em que por alguns minutos do repouso diurno a frequência pode baixar entre 200 e 250 bpm.

A variação da frequência cardíaca de *A. lituratus* e *G. soricina* (Tabela 1) concorda com os resultados de MIHOVA & HECHAVARRÍA (2016) que registraram o eletrocardiograma de morcegos da espécie *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758), despertos e anestesiados com ketamina/xilazina. Os autores observaram uma frequência cardíaca de 480 a 600 bpm para os animais conscientes e 120 a 420 bpm para os anestesiados. Embora não haja estudos acerca da ação farmacológica de medicamentos anestésicos no sistema cardiovascular dos morcegos, parece haver a tendência à diminuição da frequência cardíaca com a ketamina/xilazina, e sabe-se que anestésicos inalatórios em geral tendem a causar depressão miocárdica em vertebrados (LAMONT; GRIMM, 2014; MIHOVA; HECHAVARRÍA, 2016).

Ainda assim é possível que esses animais sejam capazes de um aumento ainda maior na FC durante o voo ou mesmo de eventos de bradicardia como mecanismo de conservação de energia durante o repouso. NOUJAIM et al. (2004) propuseram uma relação alométrica entre peso corporal (PC em Kg) e frequência cardíaca basal (FC em bpm) de mamíferos: $FC = 235 \times PC^{-0.2}$. De acordo com essa fórmula, a frequência cardíaca esperada para os indivíduos de *G. soricina* contemplados no presente estudo é $595,32 \pm 6,89$, significativamente maior que a observada ($p < 0,05$). STUDIER e HOWELL (1969) registraram a frequência cardíaca de *Eptesicus fuscus pallidus* (Beauvois, 1796) por telemetria, um morcego de tamanho corporal próximo de *G. soricina*, entre 6,1 e 8,5 gramas. A frequência cardíaca observada pelos autores variou entre 447 e 1200 bpm. Isso sugere que de fato *G. soricina* possa apresentar FCs ainda maiores que a registrada, mas para atestar isso são necessários estudos envolvendo telemetria da frequência cardíaca em animais não anestesiados.

É provável também que as altas frequências cardíacas de alguns indivíduos, assim como a fusão de ondas do eletrocardiograma, se devam à ocorrência de taquicardia supraventricular causada pela diminuição da temperatura corporal devido à anestesia, um fenômeno comum para morcegos (HEARD, 2014). De fato, oito dos nove *A. lituratus* e os dois *G. soricina* que apresentaram fusão dos elementos do ECG tinham frequências mais altas que as respectivas médias, mas outros indivíduos que não demonstraram esse fenômeno também apresentaram FCs igualmente elevadas. Como no presente trabalho não foram feitas medidas da temperatura corporal dos animais, não é possível afirmar se houve a ocorrência desse tipo de arritmia. A ausência do segmento ST poderia também estar relacionada apenas a uma maior frequência cardíaca e não à inexistência real desse elemento no ECG. CURRIE (2018), estudando o eletrocardiograma de, *N. gouldi*, que são morcegos heterotermos, observou que um segmento ST isoeletrico só aparecia com frequências cardíacas de cerca de 200 bpm, com os animais em estado de torpor. Espécies neotropicais não entram em torpor e suas FC em atividade são acima de 200 bpm, logo a ausência do segmento ST não é apenas um artefato, mas sim uma característica eletrofisiológica do coração desses animais (DETWEILER, 2010; HEARD, 2014; O'MARA et al., 2017).

As amplitudes de R e T foram significativamente maiores para *Artibeus lituratus* que para *Glossophaga soricina* (Tabela 1). Essa diferença pode estar relacionada à diferença de tamanho entre essas espécies e à sensibilidade do aparelho de eletrocardiograma. A média do intervalo PR, por sua vez, foi significativamente maior para *G. soricina* que para *A. lituratus* (Tabela 1). Esse intervalo corresponde à despolarização atrial e à condução do impulso

elétrico dos átrios para os ventrículos pelo nó atrioventricular. NOUJAIM et al. (2004) observou que duração do intervalo PR dos mamíferos varia proporcionalmente com a massa corporal à potência próxima de $\frac{1}{4}$, com isso esperava-se que esse intervalo seja mais curto em *G. soricina* que em *A. lituratus*, o que não corrobora com o observado. De acordo com a relação alométrica proposta pelo autor o valor médio para *A. lituratus* é $28,20 \pm 5,71$ ms e para *G. soricina* é $17,37 \pm 0,24$ ms. Para ambas as espécies os valores médios observados são significativamente maiores que os previstos ($p < 0,05$), no entanto para *A. lituratus* a média prevista se inclui dentro da extensão observada de duração, entre 23 e 65 ms, o que não acontece para *G. soricina*, que variou entre 47 e 63 ms. O bloqueio cardíaco de segundo grau é um fenômeno registrado para morcegos sob anestesia inalatória (HEARD, 2014), no entanto, isso não foi observado em nenhum dos indivíduos dessas espécies. A variação significativa da duração do intervalo PR devido à anestesia é registrada para ratos sob efeito de isoflurano e outras drogas (KONOPELSKI; UFNAL, 2016). Sendo assim, é possível que o prolongamento do intervalo PR seja uma reação comum desses animais ao anestésico. Os intervalos QT e QTc são significativamente menores para *G. soricina* em relação à *A. lituratus*. Considerando que esse intervalo também varia proporcionalmente com a massa corpórea à potência próxima de $\frac{1}{4}$, essa diferença é esperada para essas espécies (GÜNTHER; MORGADO, 1997).

Metade dos indivíduos de *Artibeus lituratus* e todos os indivíduos de *Glossophaga soricina* apresentaram os eixos elétricos orientados para o quadrante inferior esquerdo do coração, entre 0° e $+90^\circ$, o que era esperado para mamíferos com corações grandes e ventrículos esquerdos bem desenvolvidos. No entanto, uma grande parcela dos indivíduos de *A. lituratus* apresentou o eixo elétrico voltado para o quadrante inferior direito, entre $+90^\circ$ e 180° , e dois indivíduos uma inversão total do eixo elétrico, voltado para -150° . Com isso, 48% dos indivíduos mostraram o EEM voltado para o lado direito do coração, entre $+90^\circ$ e -150° . CANALS et al. (2011), coloca que o coração dos morcegos possui um ventrículo direito bem desenvolvido, característica associada à uma melhor perfusão dos pulmões. Como observado no presente trabalho, as três espécies apresentam um cone arterioso proeminente, o que provavelmente acrescenta área e massa à metade direita do coração. A massa muscular do ventrículo direito de *A. lituratus* é significativamente menor que o do ventrículo esquerdo ($t = 0,05$; $p = 0,01$) e a porcentagem de peso do ventrículo esquerdo em relação ao peso corporal é de $0,16 \pm 0,09\%$, maior que em ratos de três vezes a massa corporal que esse morcego, que apresentam uma média de cerca de $0,05\%$ (KRAMES; VAN LIERE, 1966). A orientação do eixo elétrico é determinada pela região de maior massa muscular do coração, que

normalmente é o ventrículo esquerdo, sendo assim é possível que o desvio do mesmo para o quadrante inferior direito seja uma condição normal para essa espécie e provavelmente para outros morcegos, dada a maior contribuição em massa e/ou área do ventrículo direito.

4.2 - Descrição anatômica e medidas de peso corporal e do coração

Razões cardíacas (Equação 2) semelhantes às encontradas para *Artibeus lituratus* e *Glossophaga soricina* e mais altas já foram registrados para outros morcegos, as menores espécies apresentando as maiores razões (ALIJANI; GHASSEMI, 2016; CANALS et al., 2005; CANALS; IRIARTE-DIAZ; GROSSI, 2011; JÜRGENS; BARTELS; BARTELS, 1981; ROWLATT, 1967). CLARK (1927) dividiu os mamíferos em três grupos: (i) os menores mamíferos, (ii) os capazes de exercício contínuo e severo, como por exemplo correr por longos períodos de tempo e (iii) os sedentários e que realizam explosões curtas de atividade. Os grupos i e ii tem as razões cardíacas acima de 0,6, o terceiro abaixo desse valor. O alto metabolismo dos representantes do grupo i e o estilo de vida dos mamíferos do grupo ii exigem muito de seus corações, resultando em ambos os casos em uma massa muscular maior no ventrículo esquerdo (CLARK, 1927; ROWLATT, 1968). Os morcegos em geral precisam sustentar o alto metabolismo do voo e para isso, além das altas frequências cardíacas, contam com corações maiores que mamíferos terrestres de mesmo peso corporal, logo, se encaixam no grupo ii, as menores espécies também se incluem no grupo i. *Artibeus lituratus* e *Glossophaga soricina* apresentam razões cardíacas maiores que 0,6, logo se encaixam no grupo ii de Clark, como esperado. A razão cardíaca de *A. lituratus* é maior que para mamíferos terrestres com a metade de sua massa ou menos (JÜRGENS; BARTELS; BARTELS, 1981). Visto que o volume ejetado durante a sístole é semelhante ao de outros mamíferos não voadores de mesmo peso, o tamanho maior de seu coração está relacionado à hipertrofia muscular (CANALS; IRIARTE-DIAZ; GROSSI, 2011).

4.2.1 – Descrição anatômica do coração

4.2.1.1 - Pericárdio

As três espécies de morcegos no presente trabalho apresentam um conjunto bem desenvolvido de ligamentos pericardiais, dividindo completamente a cavidade torácica em duas metades, um pulmão de cada lado. ALCOCK (1898), dissecando o coração de *Pteropus medius* (Temminck, 1825) descreveu um ligamento frenopericardial pouco conspícuo.

ROWLATT (1967, 1980) descreve um ligamento esternopericardial semelhante ao observado no presente estudo para *Eidolon helvum* (Kerr, 1792) e *P. medius*, apresentando a extremidade posterior (diafragmática) mais espessa. ALIJANI & GHASSEMI (2016) citam a existência de um para *Rossetus aegyptiacus* (Geoffroy, 1810), mas não detalham sua anatomia.

Não há trabalhos acerca da funcionalidade mecânica desse extenso conjunto de ligamentos dos morcegos ou de algum semelhante para outro mamífero, mas possíveis explicações podem ser inferidas. Esses animais possuem um estilo de vida muito diferente dos demais mamíferos. Sua posição natural de repouso é de cabeça para baixo, por gravidade o coração se deslocaria para a porção anterior da caixa torácica, pressionando e colapsando os grandes vasos, se não existisse nenhum ligamento pericardial. É possível que os três ligamentos extensos dividam o trabalho de suportar o peso do coração, distribuindo a pressão que seria exercida sobre ligamentos concentrados em alguns poucos pontos, como no ser humano. A contração do diafragma seria comprometida, visto que seria puxado em direção à cabeça, e os grandes vasos que perfuram esse músculo, como a veia cava posterior que passa pelo tendão central, esticariam sob o peso do órgão. Além disso, ao posicionarem o coração no centro da cavidade torácica, tais ligamentos evitariam que o órgão girasse sobre seu eixo transversal, pressionando as veias pulmonares.

Os morcegos empregam o voo como principal meio de locomoção, logo experimentam uma grande variação no ângulo de seus eixos corporais longitudinal e transversal enquanto se movem por um ambiente tridimensional, o que poderia causar o movimento do coração na caixa torácica, além disso, durante as manobras aéreas o órgão poderia se deslocar por inércia. O conjunto de ligamentos pericardiais provavelmente atua mantendo a posição do coração no centro da caixa torácica juntamente com os pulmões volumosos, que apoiam a face dorsal, laterais e parte da ventral do coração. Dessa forma evitariam o estresse sobre os vasos sanguíneos, que seriam ser esticados e dobrados durante esses movimentos. Carece-se de estudos sobre a funcionalidade mecânica dos ligamentos pericardiais de morcegos, nem sabe-se quais as vantagens adaptativas em relação aos ligamentos de outros mamíferos, ou mesmo em comparação à anatomia observada nos Pteropodidae, com representantes com conjuntos menos extensos de ligamentos, então essas são suposições. No entanto, para as três espécies da família Phyllostomidae contempladas no presente estudo, o conjunto de ligamentos que ancora o coração na cavidade torácica é surpreendentemente extenso e desenvolvido, o que sugere uma função específica.

A porção inferior do ligamento esternopericardial apresenta uma infiltração de gordura, e depósitos de tecido adiposo podem ser visualizados sobre a superfície do coração.

O primeiro caso, segundo MARCHINGTON et al. (1989), corresponde à depósitos pericardiais, ou que se formam no pericárdio parietal, e o segundo aos depósitos epicardiais, que se formam no pericárdio visceral, também chamado de epicárdio. A anatomia dos depósitos epicardiais das três espécies de morcegos contempladas nesse estudo é semelhante à encontrada em outros mamíferos, localizada na face dorsal do coração, sobre o miocárdio, na borda posterior do sinus venoso (MARCHINGTON; MATTACKS; POND, 1989). Os indivíduos de *Artibeus lituratus*, *Glossophaga soricina* e *Desmodus rotundus* não apresentaram depósitos muito extensos de gordura sobre o músculo cardíaco, que em outros mamíferos podem ser encontrados também ao longo dos vasos coronários, em indivíduos obesos por grande parte da superfície cardíaca (MARCHINGTON; MATTACKS; POND, 1989). ROWLATT (1967) descreveu depósitos pericardiais na extremidade inferior do ligamento esternopericardial, assim como ao longo dos vasos que suprem o pericárdio, além de depósitos epicardiais sobre o ápice cardíaco em *E. helvum*. Em outro trabalho a autora descreve para *P. medius* depósitos epicardiais sempre presentes na base cardíaca, entre os grandes vasos, e ocasionais no ápice, além de depósitos pericardiais na extremidade posterior do ligamento esternopericardial (ROWLATT, 1980). ALIJANI & GHASSEMI (2016) também encontraram depósitos epicardiais em *R. aegyptiacus*. ALCOCK (1898), por sua vez não descreveu nenhum depósito de gordura no coração de *P. medius*.

Os depósitos de tecido adiposo epicardiais dos mamíferos possuem características morfológicas e bioquímicas específicas que se relacionam com as necessidades energéticas e equilíbrio fisiológico do músculo cardíaco. Ao contrário dos depósitos presentes junto ao músculo esquelético, que são separados das fibras musculares por uma fásia colagenosa, os epicardiais são intimamente relacionados com o miocárdio. O tecido adiposo epicardial também apresenta uma alta capacidade de liberação de ácidos graxos, sendo que o músculo cardíaco utiliza de ácidos graxos e corpos cetônicos em preferência à glicose, principalmente no jejum, exercício intenso e alto consumo de gorduras. Além disso esse tecido possivelmente atua como um “tampão” local que absorve o excesso de ácidos graxos no sangue, mantendo a concentração na corrente sanguínea local abaixo dos níveis tóxicos (MARCHINGTON; MATTACKS; POND, 1989).

Os morcegos consomem uma grande quantidade de energia durante o voo, podendo atingir frequências cardíacas máximas de cerca de 1000 bpm (CARPENTER, 1985; O'MARA et al., 2017; THOMAS, 1975; THOMAS; SUTHERS, 1972). Como mostrado no presente estudo, mesmo a frequência cardíaca no estado anestesiado já é alta, entre 313 e 600 bpm para as três espécies. Dessa forma, espera-se que o metabolismo do músculo cardíaco

também seja alto. Se considerarmos que o miocárdio dos morcegos também utiliza de ácidos graxos em preferência à glicose em exercício intenso, no qual o voo estaria inserido, a presença de gordura no pericárdio parietal e visceral pode atuar como uma fonte de energia local. O'MARA e colaboradores observaram que *U. bilobatum* substitui todas as suas reservas energéticas, como lipídeos e glicogênio em três dias, o que poderia levar a potenciais períodos de fome. *G. soricina* também supre seu metabolismo rapidamente com carboidratos exógenos durante a atividade noturna, mas se vale de reservas endógenas para se manter durante o repouso (VOIGT; SPEAKMAN, 2007). Assim sendo, depósitos cardíacos de gordura poderiam suprir os requerimentos energéticos do coração nesses momentos em que o animal não se alimenta. Isso pode ser extrapolado para *A. lituratus*, cuja alimentação também é rica em açúcares, como foi observado como *U. bilobatum*, também frugívoro e que apresentam um rápido aproveitamento dos açúcares pelos tecidos pouco tempo após a ingestão (SUAREZ; M.; WELCH, 2011). É possível que existam variações sazonais e individuais nos depósitos de gordura cardíacos, e que esses animais apresentem mais ou menos tecido adiposo dependendo da disponibilidade de alimento, temperatura ou condição reprodutiva, o que no futuro pode ser atestado com estudos envolvendo essas variações sazonais.

O par de linhas laterais de cor esbranquiçada observados no pericárdio parietal das três espécies são constituídas de fibras compactadas de aspecto ondulado, o que sugere que apresentam elasticidade. Essas estruturas nunca foram descritas para nenhum morcego anteriormente. Por percorrerem o pericárdio longitudinalmente, paralelas ao eixo mediano do corpo, é possível que atuem compensando a força exercida sobre o pericárdio pelo peso do coração quando o animal repousa de cabeça para baixo, mantendo o órgão em sua posição anatômica.

4.2.1.2 - Anatomia externa

O coração das três espécies contempladas nesse estudo se localiza no centro da caixa torácica, dorsalmente ao esterno e órgão como um todo é deslocado para a esquerda do eixo mediano do corpo. Essas características parecem ser comuns para a ordem Chiroptera, descrições semelhantes foram feitas em trabalhos anteriores (ALCOCK, 1898; ALIJANI; GHASSEMI, 2016; GUPTA, 1966; ROWLATT, 1967, 1980).

As aurículas são visíveis da superfície externa do coração, a direita significativamente maior que a esquerda, características essas comuns para os morcegos (ALCOCK, 1898; ALIJANI; GHASSEMI, 2016; ROWLATT, 1967, 1980). Os morcegos experimentam um

grande retorno venoso durante o voo comparado com repouso, a aurícula direita mais volumosa poderia atuar como um reservatório de sangue nessas condições (ROWLATT, 1967, 1980). ROWLATT (1980) descreve a aurícula direita de *Pteropus medius* como tendo paredes capazes de grande distensão. Tal propriedade não foi testada para os morcegos contemplados neste estudo, mas se for uma característica comum para a ordem, seria mais uma adaptação às grandes diferenças do volume do sangue que o coração dos morcegos experimenta.

4.2.1.3 - Tronco aórtico e ramos da aorta

Os morcegos da família Pteropodidae apresentam uma anatomia do tronco aórtico e seus ramos semelhante à observada para *Artibeus lituratus*, *Desmodus rotundus* e *Glossophaga soricina*, com a presença de duas artérias inominadas. Os morcegos Phyllostomidae contemplados no presente estudo não apresentam uma artéria inominada esquerda, com exceção de um indivíduo de *A. lituratus*, indicando uma variação intraespecífica. Em geral a carótida comum e subclávia esquerdas saem diretamente da extremidade esquerda do arco transversal, o que condiz com a descrição de PARK (1954) para morcegos neotropicais dessa família e com a descrição de GUPTA (1966) para onze espécies de seis famílias, incluindo *D. rotundus*.

A presença inconstante de um ducto arterioso vestigial, não funcional, ligando a aorta descendente ao tronco pulmonar parece ser uma característica comum nos morcegos. Em *A. lituratus* e *D. rotundus* esse ducto conecta o ramo esquerdo do tronco pulmonar e a aorta descendente, o que condiz com a descrição de GUPTA (1966) para *D. rotundus* e outras dez espécies de morcegos. PARK (1954) descreve esse ducto em um indivíduo de *Carollia perspicillata*, ligando o tronco pulmonar à aorta descendente, enquanto ROWLATT (1967, 1980) descreve para *Eidolon helvum* e *Pteropus medius* ligando a aorta descendente à extremidade distal do tronco pulmonar, no ponto onde esse se divide nas artérias pulmonares.

4.2.1.4 - Tronco pulmonar e artérias pulmonares

Em *Artibeus lituratus*, *Desmodus rotundus* e *Glossophaga soricina* o tronco pulmonar curto emerge do aspecto dorsal da elevação que o cone arterioso projeta na base cardíaca, dando origem a duas artérias pulmonares, que seguem para os pulmões. Essa conformação geral é comum para os morcegos (ALCOCK, 1898; ALIJANI; GHASSEMI, 2016; GUPTA, 1966; PARK, 1954; ROWLATT, 1967, 1980, 1990). Pode haver pequenas diferenças: em

Eidolon helvum a artéria pulmonar direita é mais calibrosa que a esquerda (ROWLATT, 1967).

4.2.1.5 - Veias

As veias cavas anteriores bilaterais são encontradas nas três espécies contempladas nesse estudo. Esses vasos estão presentes nos primeiros estágios do desenvolvimento embrionário do coração de todos os mamíferos, e na maioria esses vasos persistem no adulto. Em vários táxons, no entanto, aparecem anastomoses entre ambas as veias cavas embrionárias e por fim a esquerda regride, restando apenas a direita (AMOROSO et al., 1942; BARNETT; HARRISON; TOMLINSON, 1958; KARDONG, 2011). A presença de veias cava bilaterais parece ser uma característica comum para os morcegos (ALCOCK, 1898; ALIJANI; GHASSEMI, 2016; AMOROSO et al., 1942; GUPTA, 1966; ROWLATT, 1967, 1980). PARK (1954) descreve esses vasos para Phyllostomidae como sendo a veia inominada e a veia jugular comum direita, mas por estarem em posições homólogas às veias cavas anteriores bilaterais, são respectivamente as veias cavas anteriores esquerda e direita.

A variação no número de orifícios das veias pulmonares observada em *Artibeus lituratus* também é observada dentro e entre outras espécies de várias famílias, variando de apenas um orifício a quatro (ALCOCK, 1898; ALIJANI; GHASSEMI, 2016; GUPTA, 1966; PARK, 1954; ROWLATT, 1967, 1980). ROWLATT (1967) comenta que as veias pulmonares de *Eidolon helvum* são mais finas em relação à parede do átrio esquerdo que de outros mamíferos, o que provavelmente permite que se distendam durante o maior enchimento atrial que ocorre no início do voo. As paredes das veias pulmonares das três espécies contempladas nesse estudo são de aspecto membranoso e translúcidas, o que indica serem finas, mas mais estudos são necessários para atestar se há diferenças entre os morcegos e em comparação outras ordens de mamíferos.

A. lituratus, *Desmodus rotundus* e *Glossophaga soricina* apresentam uma única veia ázigos, que coleta sangue das veias intercostais e desemboca no aspecto dorsal da veia cava anterior esquerda, o que também é observado em outros morcegos da família Phyllostomidae e outras famílias de microquirópteros (GUPTA, 1966; PARK, 1954). Em comparação com os Pteropodidae, *Pteropus medius* possui uma veia ázigos drenando para a veia cava anterior direita, enquanto *Eidolon helvum* apresenta majoritariamente uma única veia ázigos que desemboca na veia cava anterior esquerda, mas podem existir indivíduos com apenas uma direita ou mesmo bilaterais (ALCOCK, 1898; ROWLATT, 1967, 1980). A maioria dos

mamíferos apresenta uma veia ázigos direita maior e uma hemiázigos esquerda que percorre a linha mediana do corpo. A diversidade de conformações desses vasos entre táxons ou mesmo entre indivíduos de uma espécie é muito grande, podendo haver representantes com apenas uma ou com veias ázigos bilaterais, mesmo com a persistência de apenas uma veia cava anterior, assim como há exemplos em que a veia ázigos desemboca na veia cava posterior (BARNETT; HARRISON; TOMLINSON, 1958).

Nos morcegos esses vasos drenam para as veias cava anteriores, e para os representantes estudados da família Phyllostomidae, uma única veia ázigos desemboca na veia cava anterior esquerda. A ordem Chiroptera, no entanto, demonstra uma grande diversidade anatômica da veia ázigos, aos níveis inter e intraespecífico. Diferenças também podem ser observadas quanto à posição do vaso em relação à coluna vertebral ou o eixo mediano do corpo. Nas três espécies contempladas nesse estudo a veia ázigos acompanha a coluna vertebral, ventralmente à mesma e dorsalmente à aorta descendente, enquanto ALCOCK (1898) descreveu para *Pteropus medius* a veia ázigos posicionada à direita da aorta descendente.

4.2.1.6 - Átrios

O aspecto liso das paredes internas do átrio esquerdo é semelhante ao encontrado em Pteropodidae, a conformação dos músculos pectinados na cavidade auricular esquerda, por sua vez, parece variar dentro dessa família e dentro de espécies. ROWLATT (1967) descreveu uma estrutura semelhante à encontrada em *A. lituratus* para *Eidolon helvum*. Em outro trabalho, ROWLATT (1980) descreve as paredes internas de *Pteropus medius* apenas como “altamente trabeculadas”. ALCOCK (1898), por outro lado, descreve músculos pectinados poucos numerosos e fracamente definidos para *P. medius*, sendo que nenhum dos autores menciona se essas estruturas separam a cavidade auricular em espaços menores, como observado no presente estudo.

O átrio direito das três espécies é formado pelo sinus venoso, a aurícula direita e o átrio propriamente dito. Esse sinus não é um sinus venoso verdadeiro, que regride durante o desenvolvimento embrionário de todos os mamíferos, sendo ausente nos adultos (BETTEX; PRÊTRE; CHASSOT, 2014; KARDONG, 2011; MOORMAN; CHRISTOFFELS, 2003; STEPHENSON; ADAMS; VACCAREZZA, 2017). O sinus venoso presente nos morcegos e em outros mamíferos com veias cava bilaterais é uma câmara dorsal ao átrio que recebe as três veias cava (ALCOCK, 1898; ALIJANI; GHASSEMI, 2016; ROWLATT, 1967, 1980). A superfície interna do átrio em *A. lituratus* é lisa e não apresenta músculos pectinados. ALCOCK (1898) e ROWLATT (1967, 1980) descrevem para representantes de Pteropodidae músculos pectinados pouco desenvolvidos recobrimdo a parede do átrio propriamente dito. Nas três espécies contempladas nesse estudo as paredes internas da aurícula direita são recobertas por músculos pectinados interdigitados bem proeminentes, assim como para Pteropodidae (ALCOCK, 1898; ALIJANI; GHASSEMI, 2016; ROWLATT, 1967, 1980).

Em *A. lituratus* o sinus coronário é ausente. No ser humano essa estrutura é uma seção das veias coronárias que recebem ramos do sistema venoso do miocárdio, a veia cardíaca magna, a veia posterior do ventrículo esquerdo e a veia cardíaca média, desembocando no átrio direito, abaixo do orifício da veia cava inferior (SOBOTTA, 2000). Nesse morcego, no entanto, a veia cardíaca magna desemboca diretamente no átrio, sem receber outros grandes ramos em seu caminho, as demais veias coronárias desembocam diretamente na borda inferior do sinus venoso por orifícios próprios. Essa descrição concorda com a de GUPTA (1966) para seis famílias de microquirópteros. PARK (1954) descreve em representantes de

Phyllostomidae um sinus coronário desembocando logo acima do orifício da veia cava anterior esquerda, sobre o aspecto dorsal da veia, o que difere do observado no presente estudo, em que o orifício da veia cardíaca magna se localiza ventralmente ao orifício da veia cava anterior esquerda. ROWLATT (1967) descreve a presença de um sinus coronário para *E. helvum*, em um ponto na base da veia cava anterior direita em que a veia cardíaca magna, a veia marginal esquerda, a veia cardíaca média e a veia posterior confluem, mas sem detalhar a localização de seu orifício.

O orifício do sinus coronário, no homem e em outros mamíferos, é guardado por uma válvula semilunar, ou válvula de Thebesius (Válvula Thebesiana) (HYDE, 1891; SOBOTTA, 2000). Uma válvula bicúspide é presente no orifício da veia cardíaca magna em *A. lituratus*. ALCOCK (1898) e ROWLATT (1967) não encontraram uma estrutura semelhante para os morcegos da família Pteropodidae, dessa forma, há diferenças anatômicas quanto à presença da válvula Thebesiana entre famílias de morcegos, assim como para a presença do sinus coronário.

4.2.1.7 - Ventrículos

O ventrículo esquerdo das três espécies contempladas nesse estudo apresenta uma anatomia semelhante. A parede septal é praticamente lisa, em *Desmodus rotundus* e *Glossophaga soricina* possui apenas ranhuras longitudinais finas, o que também é observado em outros morcegos (ALCOCK, 1898; ROWLATT, 1967, 1980). Possuem dois músculos papilares grandes e largos, um ventral e um dorsal, cuja conformação é a encontrada em outros morcegos e demais mamíferos (ALCOCK, 1898; ROWLATT, 1967, 1980, 1990). O ventrículo direito é menos conservado que o esquerdo, apresenta uma estrutura geral comum, mas muitos de seus elementos variam em número e morfologia dentre os mamíferos e mesmo dentro de uma espécie (ROWLATT, 1967, 1990).

O cone arterioso dos morcegos não é o verdadeiro cone arterioso, que regride durante o desenvolvimento embrionário e é ausente nos mamíferos adultos (KARDONG, 2011; MOORMAN; CHRISTOFFELS, 2003). Nos morcegos essa estrutura é na realidade uma porção bem distinta e bem desenvolvida do ventrículo direito, que se curva sobre a face ventral do coração formando uma elevação sobre a base, apresentando o orifício pulmonar no aspecto dorsal dessa protuberância. Possui paredes lisas, com exceção das trabéculas no sulco parasseptal. Essas características são comuns aos morcegos, que apresentam esses “cones arteriosos” proeminentes e bem desenvolvidos, além de paredes internas lisas no ventrículo

direito como um todo, o que provavelmente diminui a resistência ao fluxo sanguíneo, assim como trabéculas parasseptais conspícuas, perpendiculares ao fluxo (ALCOCK, 1898; ALIJANI; GHASSEMI, 2016; ROWLATT, 1967, 1980). Em um indivíduo de *A. lituratus* foi encontrada uma estrutura membranosa formando uma rede sobre a entrada do cone arterioso, enquanto no indivíduo de *D. rotundus* observou-se uma única faixa de tecido membranoso na mesma posição. Essas estruturas não foram registradas para nenhum outro morcego na literatura, e não se localizam na mesma posição de uma banda moderadora.

No ventrículo direito propriamente dito encontram-se os músculos papilares, ligados à válvula atrioventricular por meio de cordas tendíneas. Todas as três espécies apresentaram músculos papilares presos à parede septal, o que parece ser uma característica comum dentre os morcegos (ALCOCK, 1898; ALIJANI; GHASSEMI, 2016; ROWLATT, 1967, 1980, 1990). Em outros táxons, incluindo o homem, essas estruturas se localizam na parede parietal (ROWLATT, 1990; TRUEX; COPENHAVER, 1947). Observou-se também a variação intraespecífica no número de músculos papilares em *A. lituratus* e *Glossophaga soricina*, o que também é registrado para Pteropodidae (ALCOCK, 1898; ALIJANI; GHASSEMI, 2016; ROWLATT, 1967). GUPTA (1966) descreve que os músculos papilares e cordas tendíneas são ausentes para os microquirópteros, o que se mostrou não ser verdade. É provável que o autor não tenha visualizado essas estruturas por dissecar corações de espécimes preservados em álcool, cujo sangue em seu interior endurece em coágulos firmes durante o processo de fixação por formaldeído. Ao retirar esses coágulos durante a dissecação muitas estruturas delicadas são danificadas, incluindo músculos papilares, cordas tendíneas e válvulas.

A banda moderadora é uma estrutura muscular presente no ventrículo direito do coração de vários mamíferos, ligando as paredes parietal e septal, comumente ao nível da base do músculo papilar anterior. TRUEX & WARSHAW (1942) consideram como banda moderadora apenas as pontes musculares com bordas superior e inferior livres, mas existem estruturas na mesma posição com uma das bordas totalmente ligadas às paredes ventriculares, formando uma elevação ou trabécula. A banda moderadora, quando presente, carrega fibras de Purkinje do ramo direito do feixe atrioventricular do sistema de condução cardíaco, além de nervos e uma artéria coronária (TRUEX; COPENHAVER, 1947). A presença e anatomia dessa estrutura é muito variável dentre os mamíferos. Mesmo dentro de uma espécie há indivíduos que apresentam e que não apresentam essa estrutura, e quando presente, pode variar desde um feixe linear sem nenhum músculo, constituída apenas das fibras de Purkinje e nervos, a uma ponte muscular bem desenvolvida (TRUEX; WARSHAW, 1942).

Nenhum indivíduo das espécies analisadas nesse trabalho apresenta essa estrutura, o que concorda com registros anteriores para morcegos, com exceção de *R. aegyptiacus*, que apresenta bandas moderadoras em ambos os ventrículos (ALCOCK, 1898; ALIJANI; GHASSEMI, 2016; ROWLATT, 1967, 1980, 1990). No entanto, em alguns indivíduos das três espécies foram encontradas estruturas membranosas na mesma posição que estaria uma banda moderadora, ligando as paredes ventriculares. São constituídas de uma faixa de tecido translúcido frágil, que rasga-se com muita facilidade, não sendo semelhante a nenhuma das formas de bandas moderadoras encontradas em outros mamíferos.

4.2.1.8 – Válvulas

As válvulas semilunares das espécies contempladas nesse estudo, tanto aórtica quanto pulmonar, apresentam três folhetos iguais cada em forma de bolsa. Essa anatomia também foi observada nos trabalhos anteriores com morcegos. A posição dos folhetos em relação aos planos corporais também é semelhante ao descrito na literatura (ALCOCK, 1898; GUPTA, 1966; ROWLATT, 1967, ROWLATT, 1980).

A válvula atrioventricular direita apresenta um único folheto parietal em *A. lituratus* e dois folhetos em *Desmodus rotundus* e *Glossophaga soricina*. Essa variação

também consta na literatura, ALCOCK (1898) e ROWLATT (1980) descreveram uma válvula de apenas um folheto parietal para *Pteropus medius*, enquanto ROWLATT (1967) descreveu para *Eidolon helvum* dois folhetos semelhantes aos encontrados no presente estudo. A válvula atrioventricular esquerda é bicúspide ou mitral, assim como em outros morcegos e demais mamíferos (ALCOCK, 1898; ROWLATT, 1967; ROWLATT, 1968; ALIJANI & GHASSEMI, 2016). Uma parte membranácea bem definida foi visualizada em *A. lituratus* e *G. soricina*. ROWLATT (1980) descreve essa estrutura para *P. medius* e cita que pode estar parcialmente recoberta por músculo, o que não é o caso para as espécies contempladas no presente estudo.

4.2.1.9 - Artérias e veias coronárias

Em *Artibeus lituratus* duas artérias coronárias surgem de orifícios localizados nas paredes dos sinus de Valsalva como na maioria dos mamíferos (ROWLATT, 1968). Em *A. lituratus* e em outros morcegos mencionados na literatura o orifício da artéria coronária esquerda se localiza no sinus dorsal esquerdo, enquanto o orifício da artéria coronária direita se localiza no sinus ventral (ALCOCK, 1898; ROWLATT, 1967). Essas artérias podem

apresentar orifícios supranumerários em alguns indivíduos, características também observadas em morcegos e demais mamíferos (ALCOCK, 1898; ROWLATT, 1967, 1968, 1980). Em *Eidolon helvum* algumas partes das artérias coronárias podem ser visualizadas logo abaixo do epicárdio, o que não ocorre em *A. lituratus* (ROWLATT, 1967).

As veias coronárias das três espécies contempladas nesse estudo podem ser vistas da superfície do coração, logo abaixo do epicárdio. A veia cardíaca maior percorre o sulco interventricular como em outros morcegos, mas em *A. lituratus* outros vasos não se unem a ela próximo ao átrio direito para formar o sinus coronário, e sim desembocam diretamente na borda inferior do sinus venoso por orifícios separados (ROWLATT, 1967).

5. – CONSIDERAÇÕES FINAIS

O coração de *Artibeus lituratus*, *Desmodus rotundus* e *Glossophaga soricina* apresentam as características anatômicas e fisiológicas gerais do coração dos mamíferos, com algumas diferenças pontuais entre essas três espécies, em relação a outros morcegos e em relação a mamíferos não voadores. Os mamíferos apresentam a estrutura e fisiologia cardíacas bastante conservadas, com pequenas variações entre os grupos, algumas que refletem em seu modo de vida e outras que não tem relação com funcionalidade (ROWLATT, 1968, 1990). As diferenças entre as três espécies de morcegos estudadas são relacionadas ao peso corporal, a elementos normalmente variáveis na anatomia cardíaca dos mamíferos e a possíveis efeitos dos anestésicos na fisiologia dessas espécies. Dentre essas, o peso corporal é uma variável importante, tem influências profundas em sua morfologia e fisiologia. Praticamente todos os aspectos do organismo de um mamífero podem ser relacionados alometricamente com seu peso, incluindo o metabolismo e grande parte das características de seu coração (GÜNTHER; MORGADO, 1997; NOUJAIM et al., 2004; WEST; WOODRUFF; BROWN, 2002).

As diferenças na duração dos intervalos PR e QT_c e nas amplitudes das ondas R e T estão relacionadas à disparidade do peso corporal entre *Artibeus lituratus* e *Glossophaga soricina*, no primeiro caso também é provável a influência do anestésico na atividade elétrica do coração. A única diferença anatômica entre essas espécies está no número de folhetos da válvula atrioventricular direita, o que pode ser explicado pela alta variabilidade da morfologia do ventrículo direito entre os mamíferos, cuja estrutura não é tão conservada quanto a do ventrículo esquerdo, uma diferença que não está relacionada à ecologia (ROWLATT, 1967, 1990). *A. lituratus* e *G. soricina* também mostraram variação intraespecífica, como no número de músculos papilares do ventrículo direito, no número de orifícios das veias pulmonares, na

presença de uma artéria inominada esquerda e na presença de um remanescente do ducto arterioso, fenômeno comum para morcegos e outros mamíferos. As espécies contempladas no presente estudo demonstraram apenas uma diferença em comparação a todos os outros morcegos registrados na literatura, sendo essa a presença da válvula de Thebesius guardando o orifício da veia cardíaca magna, observada em *A. lituratus*.

Em relação aos mamíferos não voadores, há semelhanças e diferenças com outros táxons, algumas tendo implicações funcionais relacionadas ao alto metabolismo desses animais e aos requerimentos energéticos do voo, como as altas frequências cardíacas, a ausência do segmento ST e os valores maiores da razão cardíaca. Outros aspectos não parecem ter ligação com funcionalidade, como a presença de artérias inominadas, as veias cavas bilaterais e a posição do orifício da veia ázigos, esses refletem o desenvolvimento embrionário e a trajetória evolutiva do coração dos vertebrados. O extenso sistema de ligamentos pericardiais descritos nesse trabalho nunca foi registrado para morcegos, tendo possíveis relações com o estilo de vida incomum da ordem. As linhas pericardiais também são uma novidade para os morcegos, embora sua histologia ainda precise ser investigada a fundo. Também é a primeira vez que se observa formações anômalas para essas espécies, como as estruturas membranosas presentes no ventrículo direito.

O coração dos mamíferos tem a estrutura geral conservada, o que indica sua eficiência em promover a circulação sanguínea de animais com altos metabolismos e com uma gama muito diversa de estilos de vida. Os morcegos são exemplos importantes disso, seu principal meio de locomoção, o voo, tem altos requerimentos energéticos, bastando adaptações pontuais na anatomia e fisiologia cardíacas que otimizem sua circulação. As três espécies contempladas nesse estudo não apresentam diferenças relacionadas com seus estilos de vida, classificados nas respectivas guildas alimentares, o que reforça essa ideia. Esse trabalho veio acrescentar muitas informações ao estudo da biologia cardiovascular dos morcegos, ainda assim há muito mais a se descobrir, como nas áreas de histologia, biologia celular, fisiologia, bioquímica, e embriologia do coração. A diversidade de quirópteros neotropicais também é um vasto campo a se explorar dentro dessa área de pesquisa, não somente em relação à família Phyllostomidae, a mais diversa dos morcegos dessa região biogeográfica, mas também em relação às demais oito famílias encontradas nos neotrópicos.

6. – BIBLIOGRAFIA

ABRAMOCHKIN, D. V.; SUKHOVA, G. S.; ROZENSHTRAUKH, L. V. Effect of acetylcholine on the action potential in the bat atrium and ventricle. **Doklady Biological Sciences**, v. 407, n. 1, p. 121–122, 1 abr. 2006.

ALCOCK, N. H. On the Vascular System of the Chiroptera. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 66, n. 1, p. 58–81, 1898.

ALIJANI, B.; GHASSEMI, F. Anatomy and histology of the heart in Egyptian fruit bat (*Rossetus aegyptiacus*). **Journal of entomology and zoology studies**, 1 nov. 2016.

ALVAREZ, J. et al. *Glossophaga soricina*. **Mammalian Species**, n. 379, p. 1–7, 6 nov. 1991.

AMOROSO, E. C. et al. Incidence of Bilateral Anterior Venae Cavae in a series of Eutherian Fœtuses. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. B113(1-2), p. 43–53, 1942.

BARNETT, C. H.; HARRISON, R. J.; TOMLINSON, J. D. W. Variations in the venous systems of mammals. **Biological Reviews**, v. 33, n. 4, p. 442–487, 1 nov. 1958.

BETTEX, D. A.; PRÊTRE, R.; CHASSOT, P.-G. Is our heart a well-designed pump? The heart along animal evolution. **European Heart Journal**, v. 35, n. 34, p. 2322–2332, 7 set. 2014.

BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. **Invertebrados**. 2. ed. [s.l.] Guanabara Koogan, 2006.

CANALS, M. et al. Relative size of hearts and lungs of small bats. **Acta Chiropterologica**, v. 7, n. 1, p. 65–72, jun. 2005.

CANALS, M.; IRIARTE-DIAZ, J.; GROSSI, B. Biomechanical, respiratory and cardiovascular adaptations of bats and the case of the small community of bats in Chile. Em: KLIKA, V. (Ed.). **Biomechanics in Applications**. 1. ed. [s.l.] IntechOpen, 2011. p. 299–322.

CARPENTER, R. E. Flight Physiology Of Flying Foxes, *Pteropus Poliocephalus*. **Journal of Experimental Biology**, v. 114, n. 1, p. 619–647, 1 jan. 1985.

CLARK, A. J. **Comparative physiology of the heart**. 1. ed. [s.l.] Cambridge University Press, 1927.

CURRIE, S. E. No effect of season on the electrocardiogram of long-eared bats (*Nyctophilus gouldi*) during torpor. **Journal of Comparative Physiology B**, v. 188, n. 4, p. 695–705, 1 jul. 2018.

DETWEILER, D. K. The Mammalian Electrocardiogram: Comparative Features. Em: MACFARLANE, P. W. et al. (Eds.). **Comprehensive Electrocardiology**. London: Springer, 2010. p. 1909–1947.

DIAS, C. M. **Estrutura de Comunidades de Quirópteros de três áreas verdes da região metropolitana de Belo Horizonte, Minas Gerais**. Departamento de Zoologia ICB, UFMG, 1995.

DOS REIS, N. R. et al. **Morcegos do Brasil, Guia de Campo**. 1. ed. [s.l.] Technical Books, 2013.

DOS REIS, N. R. et al. **História Natural dos Morcegos Brasileiros, Chave de Identificação de Espécies**. [s.l.] Technical Books, 2017.

FENTON, M. B.; SIMMONS, N. B. **Bats, A World of Science and Mystery**. [s.l.] University of Chicago Press, 2015.

GREENHALL, A. M.; JOERMANN, G.; SCHMIDT, U. *Desmodus rotundus*. **Mammalian Species**, n. 202, p. 1–6, 8 abr. 1983.

GUEDEL, A. E. **Inhalation anesthesia; a fundamental guide**. 2d ed ed. New York: Macmillan, 1951.

GÜNTHER, B.; MORGADO, E. Allometry of ECG waves in mammals. **Biological Research**, v. 30, n. 4, p. 167–170, 1997.

GUPTA, B. B. Morphology of the heart in bats. v. 30, n. 3, p. 498–506, 1 jan. 1966.

HEARD, D. Chiropterans (Bats). Em: **Zoo Animal and Wildlife Immobilization and Anesthesia**. [s.l.] John Wiley & Sons, Ltd, 2014. p. 543–550.

HEDENSTRÖM, A.; JOHANSSON, L. C. Bat flight. **Current Biology**, v. 25, n. 10, p. R399–R402, 18 maio 2015.

HOLT, J. P.; RHODE, E. A.; KINES, H. Ventricular volumes and body weight in mammals. **American Journal of Physiology-Legacy Content**, 1 set. 1968.

HYDE, I. H. Notes on the hearts of certain mammals. **The American Naturalist**, p. 861–863, 1891.

JENSEN, B. et al. Evolution and development of the building plan of the vertebrate heart. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular Cell Research**, v. 1833, n. 4, p. 783–794, 1 abr. 2013.

JÜRGENS, K. D.; BARTELS, H.; BARTELS, R. Blood oxygen transport and organ weights of small bats and small non-flying mammals. **Respiration Physiology**, v. 45, n. 3, p. 243–260, set. 1981.

KALKO, E. K. V.; HANDLEY, C. O.; HANDLEY, D. CHAPTER 16 - Organization, Diversity, and Long-Term Dynamics of a Neotropical Bat Community. Em: CODY, M. L.; SMALLWOOD, J. A. (Eds.). **Long-Term Studies of Vertebrate Communities**. San Diego: Academic Press, 1996. p. 503–553.

KARDONG, K. V. **Vertebrados. Anatomia Comparada, Função e Evolução**. 1. ed. [s.l.] Roca, 2011.

KONOPELSKI, P.; UFNAL, M. Electrocardiography in rats: a comparison to human. **Physiological Research**, v. 65, n. 5, p. 717–725, 23 nov. 2016.

KRAMES, B. B.; VAN LIERE, E. J. The heart weight and ventricular weights of normal adult albino rats. **The Anatomical Record**, v. 156, n. 4, p. 461–464, 1966.

LAMONT, L. A.; GRIMM, K. A. Clinical Pharmacology. Em: **Zoo Animal and Wildlife Immobilization and Anesthesia**. [s.l.] John Wiley & Sons, Ltd, 2014. p. 1–41.

LIMA, I. Espécies de morcegos (Mammalia, Chiroptera) registradas em parques nas áreas urbanas do Brasil e suas implicações no uso deste ambiente. Em: DOS REIS, N. R.; PERACCHI, A. L. (Eds.). **Ecologia de morcegos**. [s.l.] Technical Books, 2008. p. 71–85.

MARCHINGTON, J. M.; MATTACKS, C. A.; POND, C. M. Adipose tissue in the mammalian heart and pericardium: structure, foetal development and biochemical properties. **Comparative Biochemistry and Physiology. B, Comparative Biochemistry**, v. 94, n. 2, p. 225–232, 1989.

- MARINELLO, M. M.; BERNARD, E. Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. **Canadian Journal of Zoology**, v. 92, n. 2, p. 141–147, fev. 2014.
- MIHOVA, D.; HECHAVARRÍA, J. C. The electrocardiogram signal of Seba's short-tailed bat, *Carollia perspicillata*. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 202, n. 7, p. 517–526, 1 jul. 2016.
- MOORMAN, A. F. M.; CHRISTOFFELS, V. M. Cardiac chamber formation: development, genes, and evolution. **Physiological Reviews**, v. 83, n. 4, p. 1223–1267, out. 2003.
- NAVARATNAM, V. Anatomy of the Mammalian Heart. Em: BOURNE, G. (Ed.). **Hearts and Heart-Like Organs, Volume 1: Comparative Anatomy**. 1. ed. [s.l.] Academic Press, 1980. v. 1p. 430.
- NOUJAIM, S. F. et al. From Mouse to Whale: A Universal Scaling Relation for the PR Interval of the Electrocardiogram of Mammals. **Circulation**, v. 110, n. 18, p. 2802–2808, 2 nov. 2004.
- NUNES, H.; ROCHA, F. L.; CORDEIRO-ESTRELA, P. Bats in urban areas of Brazil: roosts, food resources and parasites in disturbed environments. **Urban Ecosystems**, v. 20, n. 4, p. 953–969, 1 ago. 2017.
- O'MARA, M. T. et al. Cyclic bouts of extreme bradycardia counteract the high metabolism of frugivorous bats. **eLife**, v. 6, p. e26686, 19 set. 2017.
- PARK, H. The Heart and Its Vessels in Some New World Bats. **Transactions of the Kansas Academy of Science (1903-)**, v. 57, n. 2, p. 197–199, 1954.
- PÉREZ-POMARES, J. M.; GONZÁLEZ-ROSA, J. M.; MUÑOZ-CHÁPULI, R. Building the vertebrate heart - an evolutionary approach to cardiac development. **The International Journal of Developmental Biology**, v. 53, n. 8-9-10, p. 1427–1443, 1 nov. 2009.
- PERINI, F. A.; TAVARES, V. DA C.; NASCIMENTO, C. M. D. Bats from the city of Belo Horizonte, Minas Gerais, Southeastern Brazil. **Chiroptera Neotropical**, v. 9, n. 1–2, p. 169–173, 2003.
- ROWLATT, U. Functional anatomy of the heart of the fruit-eating bat, *Eidolon helvum*, Kerr. **Journal of Morphology**, v. 123, n. 3, p. 213–230, 1967.

ROWLATT, U. Functional Morphology of the Heart in Mammals. **American Zoologist**, v. 8, p. 221–229, 1968.

ROWLATT, U. Functional and Nonfunctional Determinants of Mammalian Cardiac Anatomy, Parts I and II. Em: BOURNE, G. (Ed.). **Hearts and Heart-Like Organs, Volume 1: Comparative Anatomy**. 1. ed. [s.l.] Academic Press, 1980. v. 1p. 259–300.

ROWLATT, U. Comparative anatomy of the heart of mammals. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 98, n. 1, p. 73–110, 1 jan. 1990.

SIMÕES-COSTA, M. S. et al. The evolutionary origin of cardiac chambers. **Developmental Biology**, v. 277, n. 1, p. 1–15, 1 jan. 2005.

SOBOTTA, J. **Sobotta: Atlas De Anatomia Humana**. [s.l: s.n.].

STEPHENSON, A.; ADAMS, J. W.; VACCAREZZA, M. The vertebrate heart: an evolutionary perspective. **Journal of Anatomy**, v. 231, n. 6, p. 787–797, 1 dez. 2017.

STUDIER, E. H.; HOWELL, D. J. Heart Rate of Female Big Brown Bats in Flight. **Journal of Mammalogy**, v. 50, n. 4, p. 842–845, 1969.

SUAREZ, R. K.; M., L. G. H.; WELCH, K. C., Jr. The sugar oxidation cascade: aerial refueling in hummingbirds and nectar bats. **Journal of Experimental Biology**, v. 214, n. 2, p. 172–178, 15 jan. 2011.

SWARTZ, S.; FREEMAN, P.; STOCKWELL, E. Ecomorphology of Bats: Comparative and Experimental Approaches Relating Structural Design to Ecology. **School of Natural Resources: Faculty Publications**, 11 maio 2003.

TAVARES, V. DA C. et al. Bats of the state of Minas Gerais, southeastern Brasil. **Chiroptera Neotropical**, v. 16, n. 1, p. 675–705, jul. 2010.

THOMAS, S. P. Metabolism during flight in two species of bats, *Phyllostomus hastatus* and *Pteropus gouldii*. **Journal of Experimental Biology**, v. 63, n. 1, p. 273–293, 1 ago. 1975.

THOMAS, S. P.; SUTHERS, R. A. The Physiology and Energetics of Bat Flight. **Journal of Experimental Biology**, v. 57, n. 2, p. 317–335, 1 out. 1972.

TRUEX, R. C.; COPENHAVER, W. M. Histology of the moderator band in man and other mammals with special reference to the conduction system. **American Journal of Anatomy**, v. 80, n. 2, p. 173–201, 1 mar. 1947.

TRUEX, R. C.; WARSHAW, L. J. The incidence and size of the moderator band in man and in mammals. **The Anatomical Record**, v. 82, n. 3, p. 361–372, 25 mar. 1942.

VOIGT, C. C.; SPEAKMAN, J. R. Nectar-feeding bats fuel their high metabolism directly with exogenous carbohydrates. **Functional Ecology**, v. 21, n. 5, p. 913–921, 2007.

WEST, G. B.; WOODRUFF, W. H.; BROWN, J. H. Allometric scaling of metabolic rate from molecules and mitochondria to cells and mammals. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, n. suppl_1, p. 2473–2478, 19 fev. 2002.

7. ANEXOS

7.1 - Artigos publicados



The heart of a flying mammal: shared and unique features of the cardiac anatomy of the great fruit-eating bat *Artibeus lituratus*

Júlia Guimarães Mendes Alves^{1*}, Mariella Bontempo Freitas², Jader S. Cruz³, Adriano Paglia⁴

¹ Mestre em Zoologia, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Belo Horizonte, MG, Brasil.

² Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, MG, Brasil.

³ Departamento de Bioquímica e Imunologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Belo Horizonte, MG, Brasil.

⁴ Departamento de Biologia Geral, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Belo Horizonte, MG, Brasil.

* Corresponding author: juliagma@gmail.com

Abstract: The ability of true flight and the great diversity of the order Chiroptera might raise questions about the morphology and functionality of the bats' heart. Here we aimed to describe anatomical aspects of the heart of the great fruit-eating bat, *Artibeus lituratus* (Phyllostomidae, Stenodermatinae) and its functional features. Twenty-five individuals had their hearts dissected and described. We found that the *A. lituratus* heart shares general characteristics of the mammalian and Chiropteran heart, such as the bilateral anterior *vena cava*, the bulky pulmonary *conus*, the developed *venae cavae sinus*, the valve in the posterior *vena cava* and the papillary muscles attached to the right ventricle septal wall. Some features seem species-specific, like the anomalous membranous structures found in the right ventricle of some individuals, never seen before in other mammals, and also the presence of the Thebesian valve. Some of the features found might be related to flight adaptations as a highly developed set of pericardial ligaments. This complex set of ligaments has never been described before for another mammal, which probably acts by keeping the heart in position while the bat rests upside down. The pericardial ligaments have infiltrations of white fat, which, together with the deposits present on the surface of the heart, possibly act as energy reserves for the heart muscle. In this work, we suggest the presence of two anterior *venae cavae* has the function of optimizing the blood flow that returns to the heart.

Key-Words: Bats, Chiroptera; Functional anatomy; Heart anatomy; Stenodermatinae.

Resumo: O coração de um mamífero voador: características únicas e compartilhadas da anatomia cardíaca do morcego frugívoro *Artibeus lituratus*. A capacidade do voo verdadeiro e a grande diversidade da ordem Chiroptera podem levantar questões sobre a morfologia e funcionalidade do coração dos morcegos. Aqui objetivamos descrever aspectos anatômicos do coração do grande morcego das frutas, *Artibeus lituratus* (Phyllostomidae, Stenodermatinae) e suas características funcionais. Vinte e cinco indivíduos tiveram seus corações dissecados e descritos. Descobrimos que o coração de *A. lituratus* compartilha aspectos gerais tanto do coração de mamíferos quanto os característicos dos quirópteros, como a veia cava anterior bilateral, o cone pulmonar volumoso, o seio das veias cavas desenvolvido, a válvula da veia cava posterior e os músculos papilares ligados à parede septal do ventrículo direito. Algumas características parecem específicas da espécie, como as estruturas membranosas anômalas encontradas no ventrículo direito de alguns indivíduos, nunca antes vistas em outros mamíferos, e também a presença da válvula Thebesiana. Algumas das características encontradas podem estar relacionadas a adaptações ao voo, como um conjunto desenvolvido de ligamentos pericardiais. Este conjunto complexo de ligamentos nunca foi descrito antes para outro mamífero, esses provavelmente atuam mantendo o coração em posição e enquanto o morcego descansa de cabeça para baixo. Os ligamentos pericardiais apresentam infiltrações de gordura branca, que juntamente com os depósitos presentes na superfície do coração, possivelmente atuam como reservas de energia para o músculo cardíaco. Neste trabalho, sugerimos que a presença de duas veias cavas anteriores tem a função de otimizar o fluxo sanguíneo que retorna ao coração.

Palavras-Chave: Anatomia do coração; Anatomia funcional; Morcegos; Quirópteros; Stenodermatinae.

INTRODUCTION

The bats (Chiroptera, Mammalia) are the only mammals capable of true flight, showing a collection of adaptations for this extreme mode of locomotion. Much is known about the external and more conspicuous features, like the wings, grasping hind limbs and echolocation apparatus (Fenton & Simmons, 2014), but the internal structures, of equal importance for understanding the organism functioning and evolution, are poorly described, taking into account the great

diversity of the order. One of these internal structures is the heart. The mammal heart shares a common basic structure across the taxon, but several differences can be seen between orders. Also, intraspecific variation is common, regarding the heart shape, the number of the great vessels and their branches, the number and composition of valve leaflets, the chamber wall texture and the presence of certain structures like the moderator band and the *ductus arteriosus* (Amoroso *et al.*, 1942; Barnett *et al.*, 1958; Hyde, 1891; Navaratnam, 1980; Rowlatt, 1968; 1990; Stephenson *et al.*, 2017; Truex &



Copenhaver, 1947; Truex & Warshaw, 1942). Many authors described the heart anatomy of flying foxes. They are large bats with big hearts, easy to dissect (Alcock, 1898; Alijani & Ghassemi, 2016; Rowlatt, 1967; 1980). This was important to give the first insights regarding the anatomy of the Chiropteran heart and the inter and intraspecific variations.

A few authors dissected the heart of small bats, belonging to the families Emballonuridae, Molossidae, Natalidae, Phyllostomidae, Thyropteridae and Vespertilionidae (Gupta, 1966; Park, 1954; Rowlatt, 1980), giving a glimpse at the circulatory system in this latter group. However, many of these papers don't bring detailed descriptions of each contemplated species' hearts, focusing on one aspect of the organ or bringing a general description of more than one species. The Neotropical bat fauna is still a rich field to explore in this area, the great diversity of its nine families brings many questions about the morphology, variability and functionality of their organs and structures, including the heart (Fenton & Simmons, 2014).

The great diversity of bats and its unique mode of locomotion among mammals can bring questions about the morphology, variability and functionality of their hearts. These animals present some characteristic features, like bilateral *venae cavae*, a well-developed pulmonary *conus*, smooth walls of the right ventricle, a large right auricle and papillary muscles attached at the right ventricle's septal wall (Alcock, 1898; Alijani & Ghassemi, 2016; Rowlatt, 1967; 1980). Some of these features possibly have functional importance, for example, since bats experience a large venous return during flight compared to resting activity, the well-developed pulmonary *conus* possibly protects the pulmonary vasculature against the effects of rapid increase in blood flow during takeoff and the larger right auricle could act as a blood reservoir in these conditions (Rowlatt, 1967; 1980). The smooth walls of the right ventricle, an unusual feature for mammals, can act decreasing resistance against blood flow (Rowlatt, 1967).

Thereat, in this paper we will describe the heart of the great fruit-eating bat, *Artibeus lituratus*, as a whole, comparing it with other bats described in the literature. *Artibeus lituratus* belongs to the subfamily Stenodermatinae, weighing between 65 and 82 g. This bat feeds primarily on fruits, complementing its diet with insects, leaves, pollen and nectar (Kalko *et al.*, 1996; Reis *et al.*, 2013). This is a common phyllostomid, found in many Central and South America cities and rural landscapes (Kalko *et al.*, 1996; Reis *et al.*, 2013). We expected that *A. lituratus* heart has the typical mammalian anatomy, showing chiropteran features, but we intend to describe characteristics poorly studied for the family Phyllostomidae, or not described at all, like the pericardium, the pericardial ligaments, the internal cavities and the heart valves, accessing its functional properties.

MATERIALS AND METHODS

Twenty-five adult individuals were captured using mist nets. The bats were overdosed with isofluran until respiratory arrest, and death was confirmed by cardiac arrest (CONCEA, 2015). The specimens were frozen until the time of dissection. The dissected hearts of all animals were kept immersed in 70% alcohol.

Before dissection, 14 animals were formalized in buffered formaldehyde solution-salt 10% and 11 were kept frozen. The differentiation in the preservation method was effective for observing the structures of the hearts of these animals, since the fixation in formalin stiffens certain structures facilitating their differentiation and separation from other tissues, while freezing allows the removal of blood from inside the chambers after defrosting and the visualization of more delicate parts. This heart preservation protocol was developed for this work.

The dissection used a protocol developed for this work. First, a cut was made below the diaphragm, above the manubrium and on each side of the body, cutting the ribs and clavicles, in order to remove the entire frontal portion of the rib cage and have access to the intact internal organs. The *in situ* position of the heart, lungs and diaphragm was described. Second, the heart and lungs were removed together from the rib cage for a more detailed description of the heart's conformation with the lungs. Third, the lungs were separated from the heart at the point where the pulmonary arteries and veins enter these organs, and the heart's external aspects were described. Fourth, the heart was opened cutting along the interatrial, interventricular and atrioventricular limits, in order to expose the internal structures with as little damage as possible, and the cavities were described as to its shapes and structures. The heart examination was made using a Nikon C-FMBN stereoscope microscope and the specimen photographs were taken with a 48 MP, 1.6 μm Quad Pixel smartphone cam. The procedures were authorized by the ethics committee on the use of animals for laboratory research (CEUA-UFMG), under the protocol number 267/2018, and by the Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio under license number 12989-3.

RESULTS

The heart of *Artibeus lituratus* is entirely surrounded by a transparent pericardium that merges with the mediastinal pleura in its cranial portion. The parietal lamina is translucent, thicker on the lateral aspects, where it presents a reddish and opaque color (Figure 1). The visceral lamina is thin and transparent, lines the muscle tissue and coronary vessels, and it is not detachable from the muscle. Between the two pericardial layers, the pericardial cavity surrounds the entire

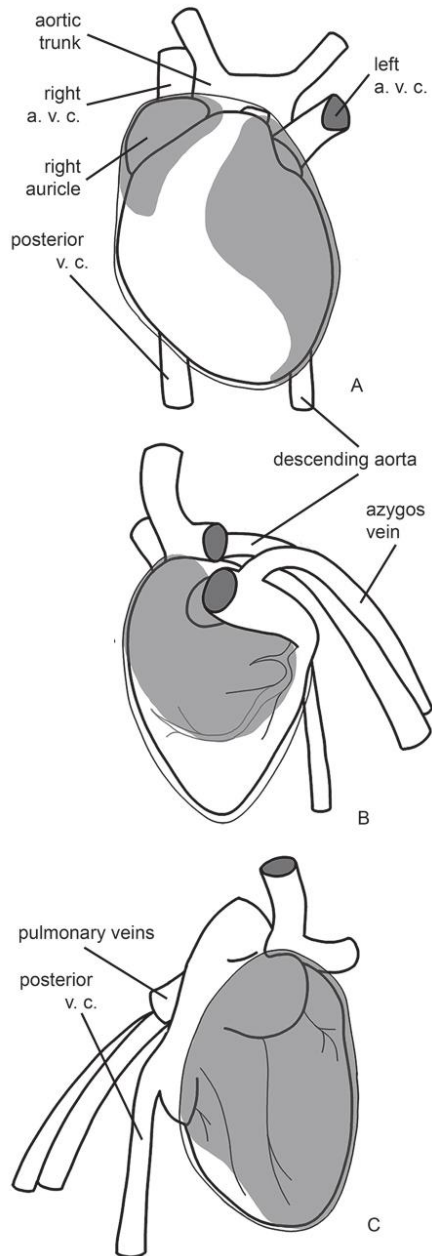


Figure 1: Schematic drawing of the opaque areas of the parietal pericardium. The parietal pericardium is represented as a thin line surrounding the heart, the opaque areas as the darkened regions, left translucent in order to show what structures these areas cover in the heart. (A) frontal view, (B) right lateral view, (C) left lateral view. a. v. c. = anterior *vena cava*; v. c. = *vena cava*.

organ, whose limits are found at the base of the heart around the insertion of the great vessels. The orifices of the *venae cavae* and the auricles are located inside the pericardial cavity, surrounded by the parietal lamina, while the orifices of the aortic and pulmonary trunk are located outside the cavity. The thickest and opaque areas of the parietal lamina are found on the lateral aspects of the heart and on the frontal aspect, carrying the pericardial blood vessels.

The heart is supported in the chest cavity by a series of membranous ligaments. The sternopericardial ligament is a strip of transparent tissue located in the anterior mediastinum, which connects the frontal aspect of the parietal pericardial lamina to the sternum and to the diaphragm (Figures 2B and 3A). The cranial border attaches to the upper mediastinum, cranial to the manubrium and medial to the clavicles, while the caudal border connects to the caudal limit of the sternum body and to the diaphragm, where there is a white fat deposit (Figures 2B-C and 3A). The dorsal border connects to the upper mediastinum and runs along the frontal aspect of the heart, while the frontal border connects to the median axis of the sternum dorsal surface and follows its entire length. A blood vessel travels from the cranial to the caudal borders of this ligament, and there may be a linear infiltration of white fat following its length. The sternopericardial ligament is better seen from both the thoracic cavity's lateral views.

In its caudal portion, the sternopericardial ligament becomes the pericardiophrenic ligament that begins in the central tendon of the diaphragm, over the frontal aspect of the posterior *vena cava*, curving frontally and then dorsally, extending to the spine (Figures 2 and 3A). Therefore, in the dorsal portion of the rib cage, the pericardiophrenic ligament forms a pouch with the lumen facing dorsally, closed cranially by the caudal aspect of the heart and caudally by the diaphragm. The left lateral aspect of this ligament supports, in the frontal-dorsal direction: esophagus, descending aorta and azygos vein (Figures 2 and 3A). This ligament and its pouch are better seen from the thoracic cavity's right lateral view. Dorsally and continuously with the pericardiophrenic ligament is the pericardiovertebral ligament, a band of tissue that connects the heart and the dorsal aspect of the superior mediastinum to the entire thoracic extension of the spine (Figure 3A). This extensive set of pericardial ligaments completely divides the thoracic cavity into two halves, one lung on each side, with no connections between them. The pericardiovertebral ligament is better seen from both thoracic cavity' lateral views.

The heart of *A. lituratus* is located in the center of its rib cage, dorsal to the sternum, the apex facing left (Figure 2A). The heart is longer than wider and the apex is round. The left auricle is smaller than the right, has a triangular or discoid shape and wrinkled outer surface and edges, with a constriction at the point where it connects to the heart (Figures 3C and 4A). The right auricle is visibly

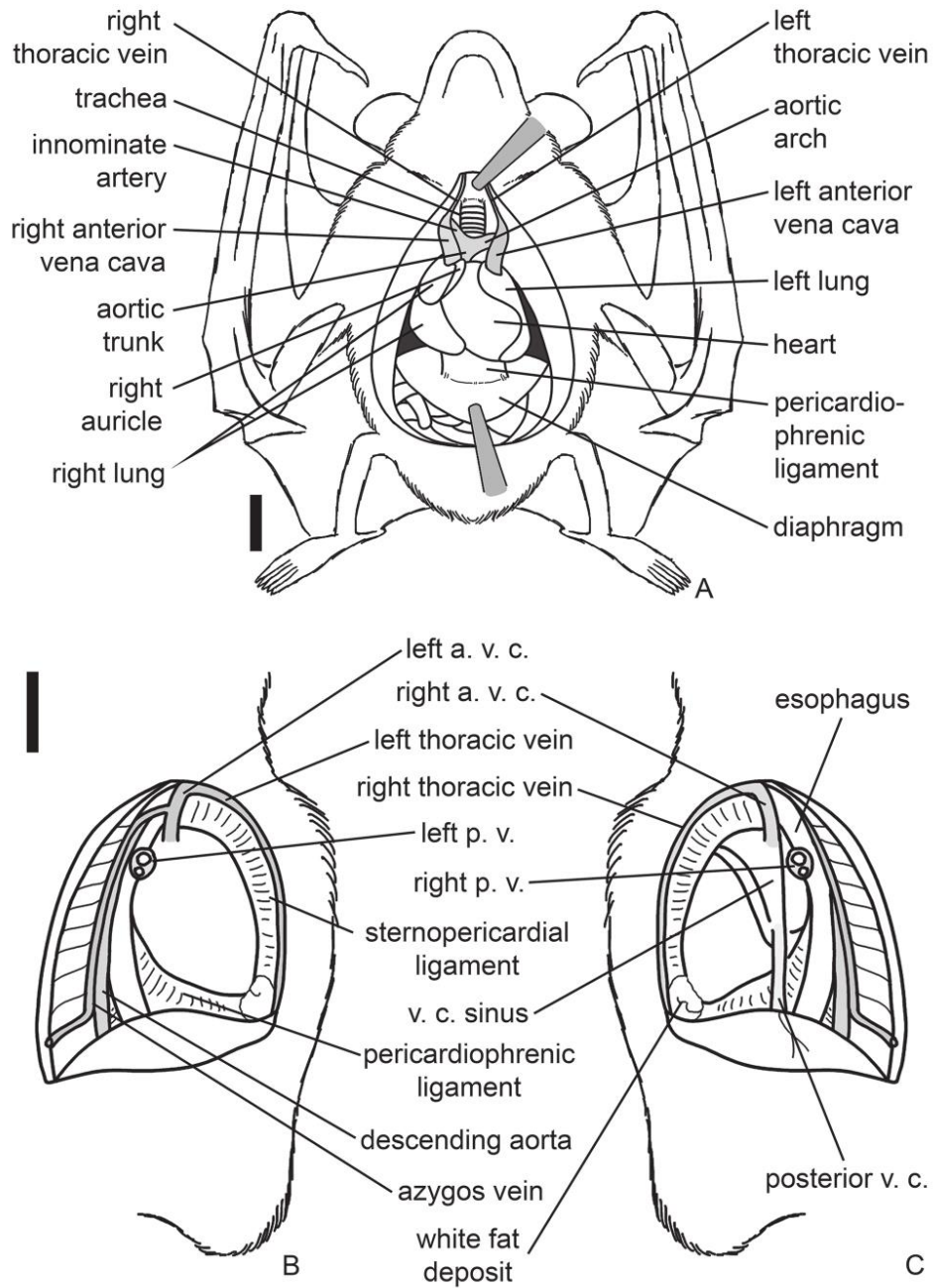


Figure 2: Schematic drawings of the thoracic cavity. (A) frontal view; (B) right lateral view; (C) left lateral view. The black bars correspond to 1 cm. a. v. c. = anterior *vena cava*; p. v. = pulmonary vein; v. c. = *vena cava*.



ARTIGOS

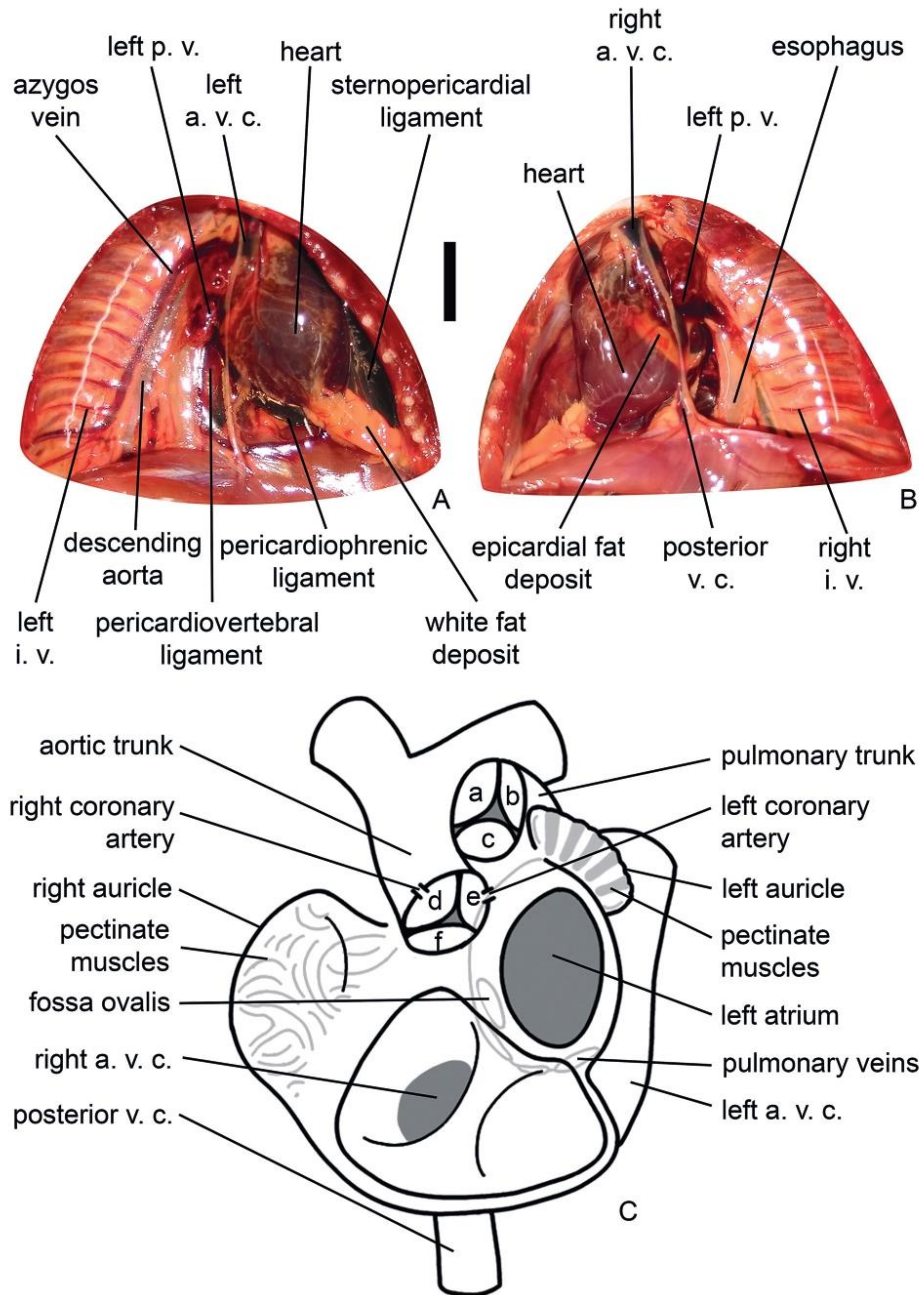


Figure 3: (A) Photo of the right lateral view of the thoracic cavity; (B) photo of the left lateral view of the thoracic cavity; (C) schematic drawing of the left and right atria caudal view, a cross section at the level of the atrioventricular valves. (a) right ventral pulmonary valve leaflet, (b) left ventral pulmonary valve leaflet, (c) dorsal pulmonary valve leaflet, (d) ventral aortic valve leaflet, (e) left dorsal aortic valve leaflet, (f) right dorsal aortic valve leaflet. The black bar corresponds to 1 cm. a. v. c. = anterior *vena cava*; p. v. = pulmonary vein; v. c. = *vena cava*; i. v. = intercostal vein.



ARTIGOS

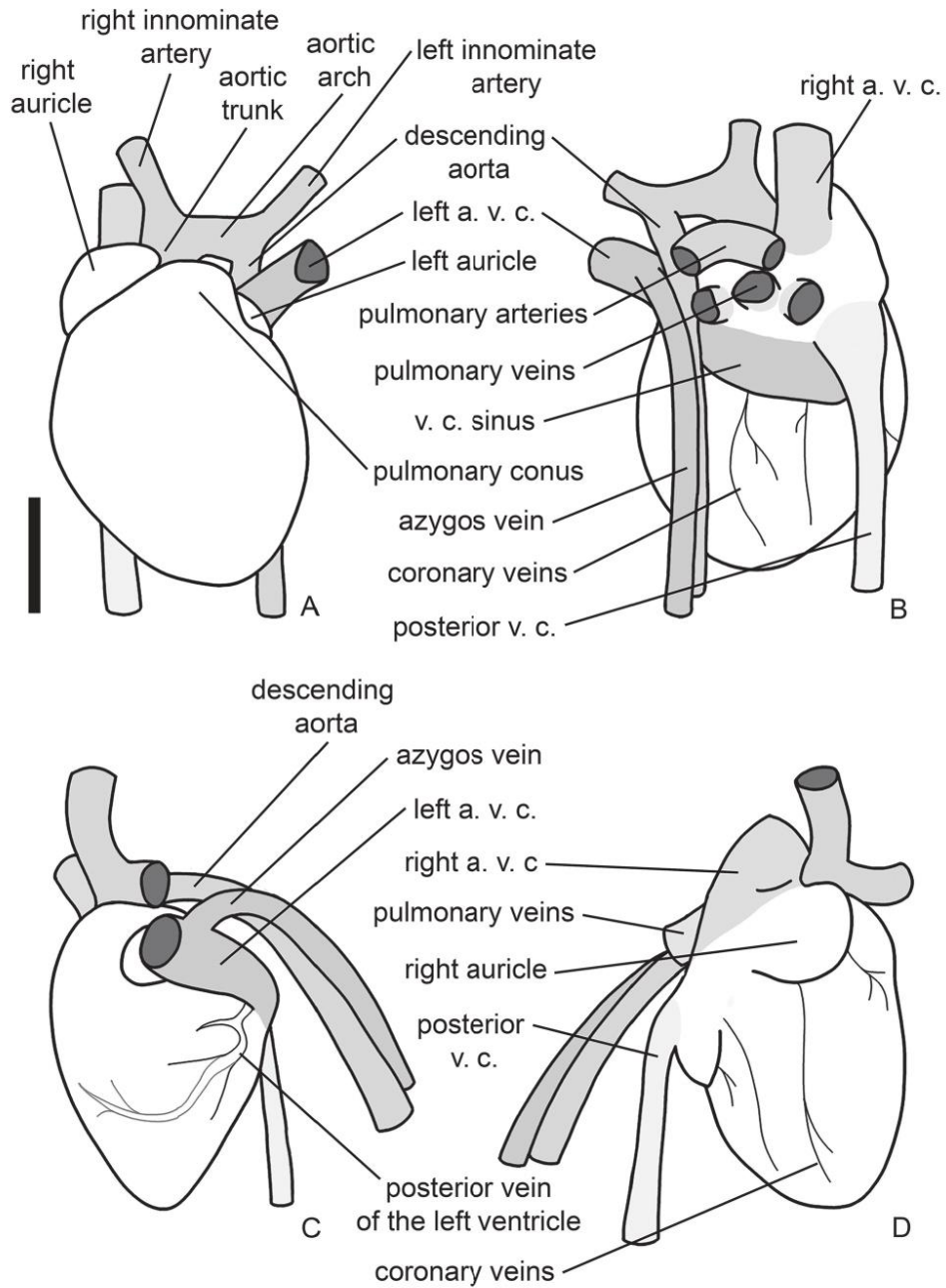


Figure 4: Schematic drawing of the *Artibeus lituratus* heart. (A) frontal view; (B) dorsal view; (C) right lateral view; (D) left lateral view. The black bar corresponds to 0.5 cm. a. v. c. = anterior *vena cava*; v. c. = *vena cava*.



larger than the left, has a slightly triangular shape with wrinkled external surface and edges (Figures 3C and 4A). It is located frontal to the opening of the right anterior *vena cava*, and curves over the frontal aspect of the aortic trunk orifice (Figures 1A, 2A and 4A). The interventricular groove may or may not be visible from the frontal surface of the heart and contains the great cardiac vein. The atrioventricular groove is not distinct.

The aortic trunk arises from the left ventricle, from the base of the heart, medial to the right anterior *vena cava* and pulmonary trunk (Figures 1A and 4A). The aortic trunk is short and protrudes cranially, dividing into two branches of similar caliber. The right branch is the right innominate artery and curves to the right, while the left branch is the systemic aorta, which curves to the left (Figure 4A). The systemic aorta forms the aortic arch, which runs parallel to the heart cranial plane and gives origin to the descending aorta, which follows in the caudal direction, forming a right angle with the aortic arch (Figures 1A-B and 4A-C). The descending aorta curves dorsally and then caudally, passing medial to the pulmonary trunk left branch and left anterior *vena cava*. This vessel runs through the dorsal aspect of the heart, over the median plane of the body, frontal to the azygos vein and dorsal to the esophagus, until it pierces the diaphragm (Figure 4A-C). The aorta and its branches are better seen from the frontal view of the heart.

The aortic arch also gives origin to two more vessels, the left common carotid artery, which goes cranially and the left subclavian artery, which goes to the left in relation to the aortic arch. In one individual these vessels were observed to emerge from a short artery trunk that arises from the aortic arch with the descending aorta, the left innominate artery (Figure 4A). The right innominate artery also gives origin to two branches, the right common carotid artery, which goes cranially and the right subclavian artery, which runs to the right in relation to the right innominate artery. In two individuals, the presence of a reminiscent of the *ductus arteriosus* was observed, connecting the left branch of the pulmonary trunk and the descending aorta, presenting a narrow lumen with closed ends, not being a functional duct (Figure 6C). The aortic trunk and its vessels have thick, stiff walls, which are visually thicker than those of the pulmonary arteries and all the veins. The diameter of the aortic trunk lumen and its branches is visually smaller than that of the veins.

The pulmonary trunk orifice is located to the left of the aortic trunk, in the dorsal aspect of the conspicuous pulmonary *conus* (Figure 4A-B). The pulmonary trunk is short and goes dorsally, perpendicular to the aortic trunk. The pulmonary trunk gives origin to two pulmonary arteries, the right pulmonary artery and the left pulmonary artery (Figure 4B). The walls and diameter of the pulmonary trunk and arteries are similar to the aortic vessels. The pulmonary trunk and its branches are better seen from the cranial view of the heart.

There are three *venae cavae*, the left anterior *vena cava*, which reaches the heart from the left and is dorsal to the left auricle, the right anterior *vena cava*, which reaches the heart from the right and is dorsal to the right auricle, and the posterior *vena cava*, which reaches the heart caudal to the right anterior *vena cava* (Figures 1A-C, 3A-B and 4). The anterior *venae cavae* have a visually larger caliber than the arteries and also thin, malleable and collapsible walls. The posterior *vena cava* has a visually smaller caliber than the previous ones and similar wall consistency. The right anterior *vena cava* empties directly into the right atrium, the left forms a large arc-shaped *sinus* that connects to the atrium (Figure 4B). In this paper, we call this structure the *venae cavae sinus*. The posterior *vena cava* enters this *sinus* caudal to the right anterior *vena cava* (Figure 4B and D), and its orifice is guarded by a bicuspid valve, or Eustachian valve. This vessel reaches the heart parallel to the median axis of the body, curving frontally before entering the heart (Figure 3B-C). Each anterior *venae cavae* receives an internal thoracic vein that runs the entire length of the sternum dorsal surface (Figure 2B-C). The orifices of these vessels are located in the frontal aspect of their respective *vena cava*, at the point where they arise from the cranial surface of the chest cavity. There is an azygos vein that follows the spine, receiving the intercostal veins, and it enters the dorsal aspect of the left anterior *vena cava*. It has a visually smaller diameter than the other veins and thin, malleable and collapsible walls as well (Figures 1B, 2B, 3A and 4B-C). The *venae cavae sinus*, the *venae cavae* and the azygos vein are better seen from the dorsal view of the heart.

The pulmonary veins enter the heart cranial to the *venae cavae sinus*, medial to the anterior *venae cavae* (Figure 4B). There are two sets of pulmonary veins, one for each lung, ranging up to two or three orifices. These veins give origin to vessels that enter the lungs cranial to the insertion of the bronchi. They are short, having a visually larger caliber than the arteries and thin walls similar to the *venae cavae*. The pulmonary veins are better seen from the dorsal view of the heart.

The atria have visually thinner walls compared to the thick and muscular walls of the ventricles. The left atrium is formed by the atrium itself and the left auricle, the pulmonary veins flow into its parietal wall (Figure 3C). The shape of the cavity is oval and flat in the cross section. The left auricle has parallel pectinate muscles that connect the cranial and caudal walls, originating at the edges of the auricle cavity until near the orifice, dividing the cavity into open compartments (Figure 3C). The septal wall of the atrium has a *fossa ovalis* close to its dorsal border (Figure 3C). It is formed by an oval area of thin and translucent tissue, bordered by the limbic bands.

The right atrium is formed by the atrium itself, the right auricle and the *venae cavae sinus* (Figure 3C). The atrium internal walls are smooth, the lumen is free of

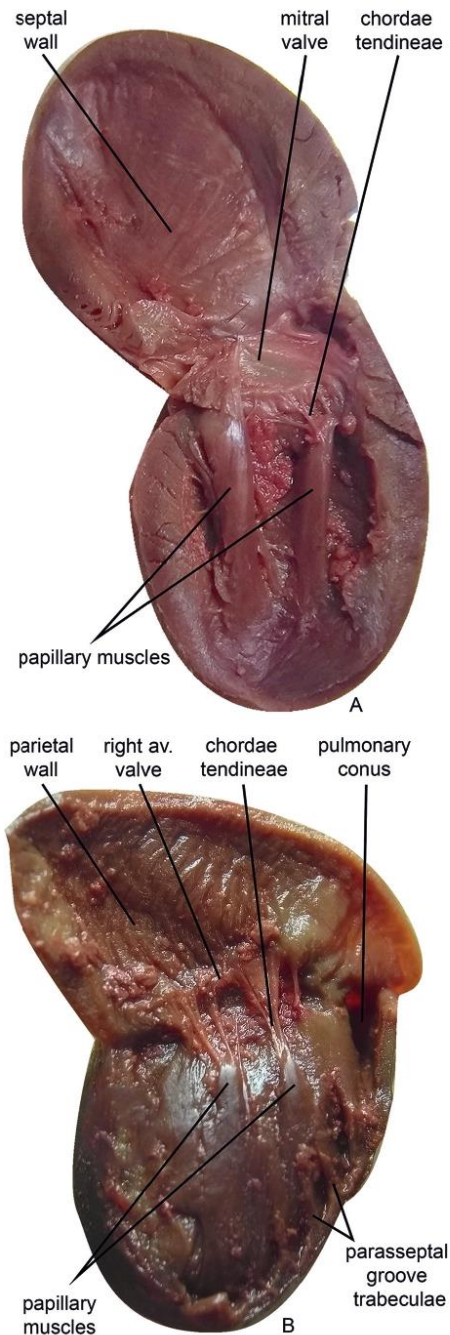


Figure 5: Photographs of the left and right ventricles longitudinal sections. (A) left ventricle, (B) right ventricle. a. v. = atrioventricular.

trabeculae and the cavity has a triangular shape in longitudinal section and an oval shape in cross section. The orifice of the right auricle is located caudal to right anterior *vena cava* orifice. The internal walls of this appendix are covered by well-marked interdigitated pectinate muscles (Figure 3C). Both atria discharge into their respective ventricles through wide oval atrioventricular orifices, guarded by the atrioventricular valves (Figure 5).

The ventricles have much thicker and more muscular walls than the atria. The left ventricle is circular in cross-section and conical in longitudinal section (Figure 5A). The parietal wall is visually thicker than that of the right ventricle, internally has thin and longitudinal grooves. The septal wall shows a slight roughness. Two thick papillary muscles originate from the caudal portion of the cavity, running along the lateral edges of the walls and ending near the atrioventricular orifice, being connected in all their extension with the parietal wall (Figure 5A). Several *chordae tendineae* arise from their cranial portion, not directly from the tip, and support the two leaflets of the left atrioventricular valve (mitral valve), one papillary muscle at each side of the valve (Figure 5A). The aorta orifice is located cranial and frontal to the leaflets of this valve.

The right ventricle is formed by the ventricle itself and the pulmonary *conus* (Figure 5B). The ventricle has a half moon shape in cross section, with the concavity facing the center of the heart and surrounding the left ventricle cavity. The texture of the internal walls is smooth, there are no developed *trabeculae* or deep grooves, with the exception of the paraseptal groove (Figure 5B). The ventricular cavity itself is located in the dorsal and right lateral aspect of the heart, but it curves frontally giving origin to the pulmonary *conus*, which forms a chamber continuous to the rest of the ventricle and empties into the pulmonary trunk (Figure 5B). Internally, the *conus* has smooth walls and is bordered by the supraventricular crest and the paraseptal groove, the latter marked by deep *trabeculae* perpendicular to the direction of blood flow (Figure 5B).

One individual presented a single membranous band connecting the septal and parietal walls of the right ventricle, in the same anatomical position as the moderator band, which was not seen in the heart of any other individual (Figure 6A). One individual presented a membranous and laminar structure, located at the entrance of the pulmonary *conus*, consisting of tissue similar to that of the atrioventricular valves and attached to the walls by filaments similar to the *chordae tendineae* (Figure 6). There are several leaflets forming a net-like structure, with free spaces where the blood flowed.

The septal wall of the right ventricle has two to four papillary muscles, which originate in the middle of the wall and proceed in the cranial direction, ending in a rounded tip (Figure 5B). They are connected to the septal wall only at their caudal end, being detached

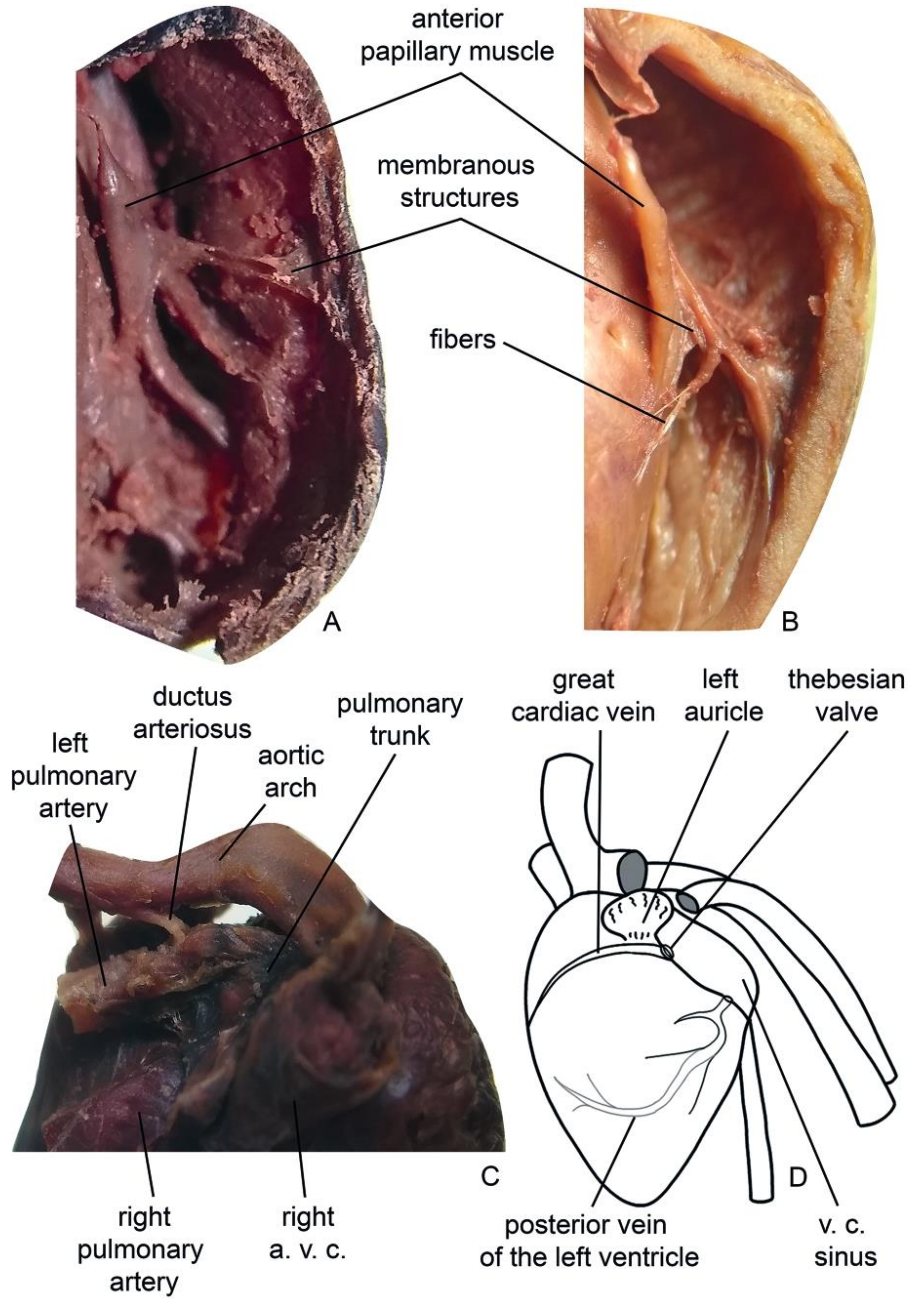


Figure 6: Exceptional structures in the heart of *Artibeus lituratus*. (A) detail of the right ventricle indicating a membranous structure connecting the caudal end of the anterior papillary muscle to the parietal wall; (B) view of the pulmonary *conus* interior indicating a membranous structure associated with fibers similar to *chordae tendinae*; (C) cranial view of the heart indicating the ductus arteriosus; (D) schematic drawing of the path and location of the great cardiac vein and its orifice. a. v. c. = anterior *vena cava*; v. c. = *vena cava*.



from it along its length. From the free end of each muscle comes a bundle of *chordae tendineae* that support the single leaflet of the right atrioventricular valve (Figure 5B). In the same heart, these structures may have different lengths, the right (anterior) papillary muscle is normally the most developed. The shape, number and conformation of the right ventricular papillary muscles vary between bats, and several morphologies have been observed. In some individuals, certain papillary muscles were small elevations over the ventricular wall, while in others, well-developed structures were observed, wider and with a double tip, as if two papillary muscles were fused, each tip with its own bundle of *chordae tendineae*. In some cases, bundles of *chordae tendineae* were attached directly to the septal wall.

The semilunar and atrioventricular valves are located in the cardiac skeleton. The aortic semilunar valve is formed by three equal leaflets with the shape of a bag, there is a ventral, a left dorsal and a right dorsal leaflet (Figure 3C). The pulmonary trunk semilunar valve also has three equal leaflets, a dorsal, a left ventral and right ventral leaflet (Figure 3C). The atrioventricular valves leaflets consist of thin and elastic tissue, with a semicircular or half-moon shape (Figure 5). The left atrioventricular orifice is guarded by a bicuspid (mitral) valve, consisting of two equal leaflets. The aortic leaflet attaches to the orifice septal edge, dividing the flow between the atrioventricular orifice and the aortic orifice, and the parietal one attaches to the parietal edge of the atrioventricular orifice. There is a well-defined *pars membranacea*, which is the extension of the mitral valve aortic leaflet to the aortic valve ventral leaflet. The right atrioventricular valve has a single leaflet that attaches to the parietal edge of the orifice (Figure 5B).

The coronary arteries orifices are located in the *sinuses* of Valsalva. The left coronary artery orifice is guarded by the left dorsal leaflet of the aortic valve, while the right coronary artery orifice is guarded by the ventral leaflet (Figure 3C). The number of orifices for each coronary artery varied between individuals. Coronary arteries cannot be seen from the surface of the heart, but the coronary veins are visible. The great cardiac vein travels through the interventricular groove, passing under the left auricle and opening up in the right atrium (Figure 6D). Two more calibrated coronary veins flow into the caudal edge of the *venae cavae sinus* through separate orifices, one vessel on each side of the dorsal surface, traversing the muscle perpendicular to each other. Both receive minor branches. Other shorter veins also flow directly into the caudal border of the *sinus* medial to the two largest. The posterior vein of the left ventricle runs through the left lateral aspect of the heart, ending at the proximal end of the left anterior *vena cava* (Figures 4C and 6D).

The orifice of the great cardiac vein is located medial to the *venae cavae sinus* wall and the left anterior *vena cava*, dorsal to the left auricle. It is guarded by a

bicuspid valve, the Thebesian valve, whose leaflets are shaped like a half moon, are membranous and translucent, oriented parallel to the median axis of the body (Figure 6D). Therefore, the heart of *A. lituratus* does not have a coronary *sinus*, only the great cardiac vein flows into the atrium, and the other coronary veins are open individually at the caudal edge of the *venae cavae sinus*.

DISCUSSION

Artibeus lituratus presents a well-developed set of pericardial ligaments. Only Rowlett (1967, 1980) describes a sternopericardial ligament similar to that observed in the present study for the Straw-colored fruit bat, *Eidolon helvum* (Kerr, 1792) and the Indian flying fox, *Pteropus medius* (Temminck, 1825). We suggest an explanation for the function of these three extensive ligaments, they possibly share the work of supporting the weight of the heart. As the bat's natural resting position is upside down, if there were no pericardial ligaments or only few anchoring points, the heart would move by gravity to the cranial portion of the rib cage, pressing and collapsing the great vessels. The diaphragm contraction would be compromised, since it would be pulled cranially, and the large vessels that pierce this muscle would stretch under the weight of the heart. In addition, when positioning the heart in the center of the thoracic cavity, such ligaments would prevent the organ from rotating on its transverse axis, pressing on the pulmonary veins. Unfortunately, there are few studies describing the mammal pericardium and many of them focus only on the description of parietal and visceral lamina (Michaëls-son & Ho, 2000; Sisson, 1975). Therefore, to support this hypothesis, studies focusing on the mechanical role of the pericardial ligaments of bats and other mammals in supporting the heart are needed.

The caudal portion of the *A. lituratus* sternopericardial ligament has a white fat infiltration, and deposits of white adipose tissue can be seen on the surface of the heart. The first case, according to Marchington *et al.* (1989), corresponds to the pericardial deposits, which are formed in the parietal pericardium, and the second to the epicardial deposits, which are formed in the visceral pericardium, also called the epicardium. Other authors described similar pericardial deposits for flying foxes, as well as the presence of fat along the vessels that supply the pericardium, between the great vessels and epicardial deposits on the cardiac apex (Alijani & Ghassemi, 2016; Rowlett, 1967; 1980). The epicardial adipose tissue in mammals has specific morphological and biochemical characteristics that relate to the energetic needs and physiological balance of the heart muscle (Marchington *et al.*, 1989). Unlike the deposits present in the skeletal muscle, which are separated from the muscle fibers by a collagenous fascia, the epicardial deposits are closely related to the myocardium (Marchington *et al.*, 1989).



The epicardial adipose tissue also has a high capacity for releasing fatty acids, and the cardiac muscle uses fatty acids and ketone bodies in preference to glucose, especially during fasting, intense exercise and high ingestion of lipids (Marchington *et al.*, 1989). In addition, this tissue possibly acts as a local “buffer” that absorbs excess fatty acids in the blood, keeping the concentration in the local bloodstream below toxic levels (Marchington *et al.*, 1989). Bats consume a large amount of energy during the flight, some species reach maximum heart rates of around 1000 bpm (Carpenter, 1985; O’Mara *et al.*, 2017; Thomas & Suthers, 1972; Thomas, 1975). Thus, the presence of fat in the parietal and visceral pericardium can act as a local energy source (Marchington *et al.*, 1989). O’Mara *et al.* (2017) noted that the Tent-making Bat, *Uroderma bilobatum* Peters, 1866 replaces all of its energy reserves, such as lipids and glycogen, in three days, which could lead to potential famine periods. This can be extrapolated to *A. lituratus*, also frugivorous, whose diet is rich in sugars (Kalko *et al.*, 1996; O’Mara *et al.*, 2017). Therefore, cardiac fat deposits could supply the heart’s energy requirements at those times when *A. lituratus* does not feed.

The right auricle larger than the left was an expected feature. Rowlatt (1980) describes the right auricle of *Pteropus medius* as having walls capable of great distension, suggesting that it is an adaptation to the great differences in blood volume that the heart of the bat experiences. *Artibeus lituratus* presents the aortic trunk and its branches anatomy similar to that observed for Pteropodidae, however, the flying foxes have two innominate arteries (Alcock, 1898; Rowlatt, 1967; 1980). The specimens included in the present study do not have a left innominate artery, with the exception of one individual, indicating an intraspecific variation. In general, for *A. lituratus* the left common carotid and left subclavian originate directly from the distal end of the transverse arch, which is consistent with the description of Park (1954) and Gupta (1966) for phyllostomid bats, the last one included also eleven species from six Neotropical families, besides Phyllostomidae. The presence of a vestigial, non-functional *ductus arteriosus* in some individuals seems to be a common feature in bats (Gupta, 1966; Park, 1954; Rowlatt, 1967; 1980).

Bilateral anterior *venae cavae* was observed in all individuals. These vessels are present in the early stages of embryonic development of all mammals, and frequently these vessels persist in the adult. In several taxa, however, anastomoses appear between both embryonic anterior *venae cavae* and finally the left regresses, leaving only the right one (Amoroso *et al.*, 1942; Barnett *et al.*, 1958). The presence of bilateral *venae cavae* seems to be a common feature for bats (Alcock, 1898; Alijani & Ghassemi, 2016; Amoroso *et al.*, 1942; Gupta, 1966; Park, 1954; Rowlatt, 1967; 1980). Retention of bilateral anterior *venae cavae* in bats allows some inferences regarding their function in the organism. One

of the factors required to sustain the high metabolism of flight is a short whole-body circulatory time (Maina, 2000). Since these animals are dependent on bulky flight muscles, as well as having to circulate blood through the wide wing patagia, optimizing circulation in the thoracic portion of the body is essential. The blood flow (Q), measured in volume per time, is directly proportional to the diameter of the vessels, and inversely proportional to the vessel resistance to the passage of blood (Secomb, 2016). Thus, the presence of two vessels in *A. lituratus*, one draining each side of the chest, can be a way to optimize the blood return to the heart, reducing resistance, rather than just one vessel where all flow should converge. Bats have a high hematocrit, which allows for greater oxygen uptake, on the other hand, increases blood viscosity (Hillman *et al.*, 1985). The ability to carry oxygen grows linearly with the hematocrit, but viscosity grows exponentially (Hillman *et al.*, 1985). This means that more energy is spent to move the fluid, which decreases cardiac output, oxygen consumption and aerobic scope (Maina, 2000). Since Q is inversely proportional to viscosity, adaptations that increase the flow are essential to overcome the detrimental side effects of a high hematocrit (Secomb, 2016).

On the other hand, a higher Q results in a lower blood pressure, and the venous circulation is already less pressurized (Secomb, 2016). The blood needs to return to the heart from the bulky flight muscles and the wide wing patagia, so only the pressure exerted by the heart may not be enough to guarantee this return. However, the venules of the bat’s wing membranes can actively pump blood through peristalsis, relying on valves that prevent the return of the flow, and possibly the cyclic movement of the flight muscles also acts pumping the blood, as is seen in the human hind limbs (Dongaonkar *et al.*, 2011; Secomb, 2016). The larger volume of the right atrium and *venae cavae sinus* cavities combined, including a distending auricle, agrees with the hypothesis that the presence of two *venae cavae* decreases the resistance to the blood that goes to the heart, thus, the greater blood flow that returns during the flight is supported by this wide space. Additionally, the bat’s large lungs, which have a great volume of blood in the pulmonary capillaries, are adapted to receive this increased flow (Jürgens *et al.* 1981; Maina, 2000).

Artibeus lituratus presents a single azygos vein, which empties into the dorsal aspect of the left anterior *vena cava*, which is also observed in other phyllostomids and other small bat families (Gupta, 1966; Park, 1954). Pteropodid bats show this vessel draining into the left anterior *vena cava* or have bilateral azygos veins (Alcock, 1898; Rowlatt, 1967; 1980). Most mammals have a larger right azygos vein and a left hemiazygos that runs along the midline of the body (Barnett *et al.*, 1975).

The *venae cavae sinus* found in *A. lituratus* right atrium is called *sinus venosus* and the pulmonary *conus* found in the *A. lituratus* right ventricle is called the



conus arteriosus by some authors, but they aren't in fact these structures. The true *sinus venosus* and *conus arteriosus* regress during the embryonic development of all mammals, being absent in adults (Bettex *et al.*, 2014; Moorman & Christoffels, 2003; Stephenson *et al.*, 2017). The *venae cavae sinus* of adult bats and other adult mammals with bilateral *venae cavae* is a chamber dorsal to the atrium which receives the three *venae cavae* (Alcock, 1898; Alijani & Ghassemi, 2016; Rowlatt, 1967; 1980) and the pulmonary *conus* is a distinct portion of the right ventricle that show common characteristics to all bats described (Alcock, 1898; Alijani & Ghassemi, 2016; Rowlatt, 1967; 1980). Therefore, we suggest the use of the names "*venae cavae sinus*" and "*pulmonary conus*", respectively, for these structures present in adult bats and other mammals.

Armour *et al.* (1970) demonstrated in dogs that, when the right ventricle is stimulated to contract more vigorously, the pulmonary *conus* acts as a resistor against the increased pressure, possibly protecting the pulmonary vasculature. Bats experience a wide variation in heart rate when they take off, (Canals *et al.*, 2011; Carpenter, 1985; O'Mara *et al.*, 2017; Thomas & Suthers, 1972) so the venous return to the heart also increases. The developed pulmonary *conus* of bats, including that of *A. lituratus*, may have a similar function in protecting the pulmonary vasculature. In one of the examined bats a membranous structure was found forming a network over the entrance of the *conus*, a structure not registered for any other bat in the literature.

Artibeus lituratus presents papillary muscles attached to the right ventricle septal wall, which seems to be a common feature among bats (Alcock, 1898; Alijani & Ghassemi, 2016; Rowlatt, 1967; 1980; 1990). In other mammal taxa, including man, these structures are attached on the parietal wall (Rowlatt, 1990; Truex & Copenhaver, 1947). The intraspecific variation in the number of papillary muscles was also observed, which is registered for Pteropodidae (Alcock, 1898; Alijani & Ghassemi, 2016; Rowlatt, 1967). Gupta (1966) did not find papillary muscles nor *chordae tendineae* for several small bat families, which could be misinterpreted due to the fixation effect in these structures, whose blood inside the cavities hardens into firm clots during the formaldehyde fixation process. By removing these clots during dissection, many delicate structures are damaged, including papillary muscles, *chordae tendineae* and valves.

No specimens analyzed had a moderator band, which agrees with previous records for many bats (Alcock, 1898; Rowlatt, 1967; 1980; 1990). However, in one individual, a membranous structure was found in the same position as a moderator band, connecting the ventricular walls. It consists of a strip of fragile translucent tissue, which tears easily, not being similar to any of the forms of moderator bands found in other mammals (Truex & Copenhaver, 1947; Truex & Warshaw, 1942).

The semilunar valve anatomy is similar to that described in the literature for other bats (Alcock, 1898; Gupta, 1966; Rowlatt, 1967; 1980). The right atrioventricular valve has a single parietal leaflet in *A. lituratus*, while pteropodid bats shows one or two leaflets, and in the second case the septal one is smaller and less developed (Alcock, 1898; Rowlatt, 1967; 1980). The left atrioventricular valve is similar to other mammals (Alcock, 1898; Alijani & Ghassemi, 2016; Rowlatt, 1967; 1968). A well-defined *pars membranacea* was visualized in *A. lituratus*. Rowlatt (1980) describes the structure for *Pteropus medius* and mentions that it may be partially covered by muscle, which is not the case for the species contemplated in the present study.

In *A. lituratus* two coronary arteries arise from orifices located in the walls of the *sinuses* of Valsalva as in most mammals (Rowlatt, 1968). These arteries can present supernumerary orifices in some individuals, characteristics also observed in bats and other mammals (Alcock, 1898; Rowlatt, 1967; 1968; 1980). The coronary *sinus* absence in *A. lituratus* agrees with the description of Gupta (1966) for six families of small bats. Park (1954) describes a coronary *sinus* for phyllostomid bats, while Rowlatt (1967) also describes this structure for *Eidolon helvum*. The orifice of the coronary *sinus*, in humans and other mammals, is guarded by a semilunar valve, or Thebesian valve (Hyde, 1891). A bicuspid valve is present in the orifice of the great cardiac vein in *A. lituratus*, a structure not found in other bats.

The heart of *A. lituratus* presents the anatomical characteristics common to all mammals, with some specific differences in relation to other bats and non-flying mammals described in the literature. Mammals show a conserved cardiac anatomy, which indicates their efficiency in promoting blood circulation in these animals with high metabolism and a diverse range of lifestyles (Rowlatt, 1968; 1990). There are punctual variations between taxa, in relation to the shape and presence of certain elements, but not to the structure and general conformation of the heart (Rowlatt, 1968; 1990). Some of these differences are adaptations to different lifestyles, while others are unrelated to functionality, often remnants of embryonic development and the evolutionary trajectory of the organ (Rowlatt, 1968; 1990). Bats are important examples as flight shows high energy requirements, just punctual adaptations in the cardiac anatomy optimize their blood circulation. *A. lituratus* presents intraspecific variations, a common phenomenon for bats and other mammals. These variations are found in the number of right papillary muscles, the number of orifices in the pulmonary veins, the number of orifices in the coronary arteries, the presence of a left innominate artery, and the presence of a remnant of the ductus arteriosus. The presence of the Thebesian valve guarding the orifice of the great cardiac vein was registered only for *A. lituratus*, as well as the extensive system of pericardial ligaments, never seen before in any mammal,



which is possible related with the upside down resting position. We also suggest that the retention of bilateral *venae cavae* in bats play a role in optimizing blood circulation by counteracting the resistance effects of the bat's blood high viscosity. It is also the first time to observe anomalous membranous structures present inside the pulmonary *conus* in bats. This work added knowledge in bat cardiovascular biology, opening up research possibilities in other fields such as histology, cell biology, physiology, biochemistry, and embryology of this mammal heart. The enormous diversity of bats is still a vast field to be explored within this area.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank Maria Auxiliadora Drummond, Director of Estação Ecológica da UFMG and Denilson dos Santos, Director of Parque Ecológico Francisco Lins do Rego, for making fieldwork possible. The Project expenses was covered by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES (Financial Code 001), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais – FAPEMIG and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq. We gratefully acknowledge Andreza Amaral, Daniela Dutra, João Vítor Melo, Luiz Gustavo Alves and Waldir Alves, by the field assistance.

REFERENCES

- Alcock NH. 1898. On the vascular system of the Chiroptera. Proceedings of the Zoological Society of London banner, 58-79. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1898.tb03130.x>.
- Alijani B, Ghassemi F. 2016. Anatomy and histology of the heart in Egyptian fruit bat (*Rossetus aegyptiacus*). Journal of Entomology and Zoology Studies 5: 50-56.
- Amoroso EC, Barclay AE, Franklin KJ, Prichard MM. 1942. Incidence of bilateral anterior *venae cavae* in a series of Eutherian Fœtuses. Proceedings of the Zoological Society of London B1131-(2): 43-53. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1943.tb00063.x>.
- Armour JA, Pace JB, Randall W. 1970. Interrelationship of architecture and function of the right ventricle. American Journal of Physiology-Legacy Content 218(1): 174-179. <https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1970.218.1.17>.
- Barnett CH, Harrison RJ, Tomlinson JD. 1958. Variations in the venous systems of mammals. Biological Reviews 33(4): 442-487. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1958.tb01411.x>.
- Bettex DA, Prêtre R, Chassot PG. 2014. Is our heart a well-designed pump? The heart along animal evolution. European Heart Journal 35(34): 2322-2332. <https://doi.org/10.1093/eurheartj/ehu222>.
- Canals M, Atala C, Grossi B, Iriarte-Díaz J. 2005. Relative size of hearts and lungs of small bats. Acta Chiropterologica 7: 65-72. [https://doi.org/10.3161/1733-5329\(2005\)7\[65:RSOHAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3161/1733-5329(2005)7[65:RSOHAL]2.0.CO;2).
- Canals M, Iriarte-Díaz J, Grossi B. 2011. Biomechanical, respiratory and cardiovascular adaptations of bats and the case of the small community of bats in Chile. Biomechanics in Applications. V. Kilka, IntechOpen: 299-322. <https://doi.org/10.5772/23599>.
- Carpenter R. 1985. Flight physiology of flying foxes, *Pteropus poliocephalus*. Journal of Experimental Biology 114: 619-647. <https://doi.org/10.1242/jeb.114.1.619>.
- Clark AJ. 1927. Comparative physiology of the heart. Cambridge University Press, Cambridge.
- CONCEA – Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal. 2015. Diretriz da Prática de Eutanásia do CONCEA. CONCEA, Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação, Brasília. 54p.
- Dongaonkar RM, Quick CM, Vo JC, Meisner JK, Laine GA, Davis MJ, Stewart RH. 2012. Blood flow augmentation by intrinsic venular contraction *in vivo*. American Journal of Physiology: Regulatory, Integrative and Comparative Physiology 302(12): R1436-1442. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00635.2011>.
- Fenton MB, Simmons NB. 2014. Bats: a world of science and mystery. The University of Chicago Press, Chicago. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226065267.001.0001>.
- Gupta B. 1966. Morphology of the heart in bats. Mammalia 30: 498-506. <https://doi.org/10.1515/mamm.1966.30.3.498>.
- Hillman SS, Withers PC, Hedrick MS, Kimmel PB. 1985. The effects of erythrocythemia on blood viscosity, maximal systemic oxygen transport capacity and maximal rates of oxygen consumption in an amphibian. Journal of Comparative Physiology B 155: 577-581. <https://doi.org/10.1007/BF00694447>.
- Hyde IH. 1891. Notes on the hearts of certain mammals. The American Naturalist 25(298): 861-863. <https://doi.org/10.1086/275415>.
- Jürgens KD, Bartels H, Bartels R. 1981. Blood oxygen transport and organ weights of small bats and small non-flying mammals. Respiration Physiology 45(3): 243-260. [https://doi.org/10.1016/0034-5687\(81\)90009-8](https://doi.org/10.1016/0034-5687(81)90009-8).
- Kalko EK, Handley VC, Handley D. 1996. Organization, diversity and long-term dynamics of a neotropical bat community. Pp. 503-553. In: Cody ML, Smallwood JA (Eds.), Long-term studies of vertebrate communities. Academic Press (Elsevier), Cambridge.
- Maina JN. 2000. What it takes to fly: The structural and functional respiratory refinements in birds and bats. Journal of Experimental Biology 203(20): 3045-3064.
- Marchington JM, Mattacks CA, Pond CM. 1989. Adipose tissue in the mammalian heart and pericardium: Structure, foetal development and biochemical properties. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry (942): 225-232. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(89\)90337-4](https://doi.org/10.1016/0305-0491(89)90337-4).
- Michaëlsson M, Ho SY. 2000. Congenital heart malformations in mammals: An illustrated text. Imperial College, River Edge. <https://doi.org/10.1142/p136>.
- Moorman AF, Christoffels VM. 2003. Cardiac chamber formation: development, genes, and evolution. Physiological Reviews 83(4): 1223-1267. <https://doi.org/10.1152/physrev.00006.2003>.
- Navaratnam V. 1980. Anatomy of the mammalian heart. Hearts and heart-like organs, Volume 1: Comparative anatomy and development. G. Bourne, Academic Press (Elsevier), Cambridge.
- O'Mara MT, Wikelski M, Voigt CC, Ter Maat A, Pollock HS, Burness G, Desantis LM, Dechmann DK. 2017. Cyclic bouts of extreme bradycardia counteract the high metabolism of frugivorous bats. Elife 6: 1-20. <https://doi.org/10.7554/eLife.26686>.
- Park H. 1954. The heart and its vessels in some new world bats. Transactions of the Kansas Academy of Science 57: 197-199. <https://doi.org/10.2307/3626020>.
- Reis NR, Fregonezi MN, Peracchi AL, Shibatta OA. 2013. Morcegos do Brasil: guia de campo. Technical Books Editora, Rio de Janeiro.
- Rowlatt U. 1967. Functional anatomy of the heart of the fruit-eating bat, *Eidolon helvum*, Kerr. Journal of Morphology 123(3): 213-230. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051230303>.
- Rowlatt U. 1968. Functional morphology of the heart in mammals. American Zoologist 8(2): 221-229. <https://doi.org/10.1093/icb/8.2.221>.
- Rowlatt U. 1980. Functional and nonfunctional determinants of mammalian cardiac anatomy, Parts I and II. Pp. 259-300. In: Anderson RH (Ed.), Hearts and heart-like organs, Volume 1: Comparative Anatomy. Academic Press (Elsevier), Cambridge.
- Rowlatt U. 1990. Comparative anatomy of the heart of mammals. Zoological Journal of the Linnean Society 98: 73-110. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1990.tb01220.x>.
- Secomb TW. 2016. Hemodynamics. Comprehensive Physiology: 975-1003. <https://doi.org/10.1002/cphy.c150038>.
- Sisson S, Grossman JD, Getty R. 1975. Sisson and Grossman's the anatomy of the domestic animals. 5th ed. Saunders, Philadelphia.



Stephenson A, Adams JW, Vaccarezza M. 2017. The vertebrate heart: an evolutionary perspective. *Journal of Anatomy* 231: 787-797. <https://doi.org/10.1111/joa.12687>.

Thomas SP. 1975. Metabolism during flight in two species of bats, *Phyllostomus hastatus* and *Pteropus gouldii*. *Journal of Experimental Biology* 63: 273-293.

Thomas SP, Suthers RA. 1972. The physiology and energetics of bat flight. *Journal of Experimental Biology* 57: 317-335. <https://doi.org/10.1242/jeb.57.2.317>.

Truex RC, Copenhaver WM. 1947. Histology of the moderator band in man and other mammals with special reference to the conduction system. *American Journal of Anatomy* 80(2): 173-201. <https://doi.org/10.1002/aja.1000800203>.

Truex RC, Warshaw LJ. 1942. The incidence and size of the moderator band in man and in mammals. *The Anatomical Record* 82(3): 361-372. <https://doi.org/10.1002/ar.1090820309>.

Submetido em: 17/novembro/2021
Aceito em: 03/maio/2022