



CAPTAR
ciência e ambiente para todos

volume 1 • número 1 • p 1-10

Impacto sinérgico da acidificação dos oceanos, aquecimento global e expansão de zonas hipóxicas na ecologia migratória das lulas Humboldt

As lulas Humboldt, *Dosidicus gigas*, são predadores endêmicos do Pacífico Tropical Oriental, que atingem entre 2 a 3 m de comprimento e mais de 50 quilos de peso. Embora estas lulas apresentem das taxas metabólicas mais elevadas do planeta, elas realizam, diariamente, migrações verticais para regiões profundas (mesopelágicas) “mortas”, também conhecidas como “zonas de oxigénio mínimo” (ZOM). No futuro, os níveis elevados de dióxido de carbono (previstos entre 730-1000 ppm em 2100) desencadearão graves problemas na ecologia migratória destes organismos, uma vez que a conseqüente acidificação dos oceanos ($\Delta\text{pH}=0.3$) diminuirá significativamente as suas taxas metabólicas (31%) e os seus níveis de actividade (45%) durante a sua permanência em águas pouco profundas à noite (~70 m de profundidade). Concomitantemente, com a expansão das ZOM associada ao aquecimento global, as lulas terão de migrar para águas menos profundas para compensar a dívida de oxigénio que acumulam (durante o dia) nas águas profundas e hipóxicas das ZOM (~300 m). Deste modo, o efeito combinado da acidificação e aquecimento na superfície e a expansão da hipóxia em profundidade irá comprimir o habitat pelágico desta espécie e na ausência de adaptação ou migrações horizontais, a interacção destas variáveis ambientais poderá definir, a longo prazo, o futuro deste importante predador no Pacífico Tropical Oriental.

Palavras-chave

acidificação dos oceanos
alterações climáticas
aquecimento global
hipóxia
lulas humboldt

Rui Rosa*

Laboratório Marítimo da Guia, Centro de Oceanografia, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.

*rrosa@fc.ul.pt

INTRODUÇÃO

As lulas Humboldt, *Dosidicus gigas*, são predadores endêmicos do Pacífico Tropical Oriental (PTO), que atingem entre 2 m a 3 m de comprimento e mais de 50 quilos de peso (Figura 1). Estes invertebrados têm das taxas metabólicas mais elevadas nos oceanos (Figura 1), um facto que reflecte uma estratégia de vida extremamente activa no ecossistema pelágico¹ e um modo de locomoção (propulsão a jacto) pouco eficiente energeticamente. Tais características, aliadas às limitações do seu sistema respiratório (reduzida capacidade de transporte de oxigénio no sangue, inexistência de reserva venosa e a capacidade de ligação do oxigénio pelas células sanguíneas ser muito sensível a alterações de pH), fazem com que estes organismos vivam no limite de extracção de oxigénio e estejam particularmente vulneráveis às alterações climáticas. No entanto, mesmo com estes constrangimentos do sistema circulatório, as lulas Humboldt realizam migrações verticais desde a superfície até regiões mesopelágicas² “mortas” (durante o dia), também designadas como “zonas de oxigénio mínimo” (ZOM; Figura 2). A relevância ecológica destas migrações diárias é pouco clara, mas constitui, provavelmente, um compromisso entre fuga aos predadores (e.g. cachalotes, tubarões) e oportunidades de procura de alimento (e.g. peixes-lanterna).

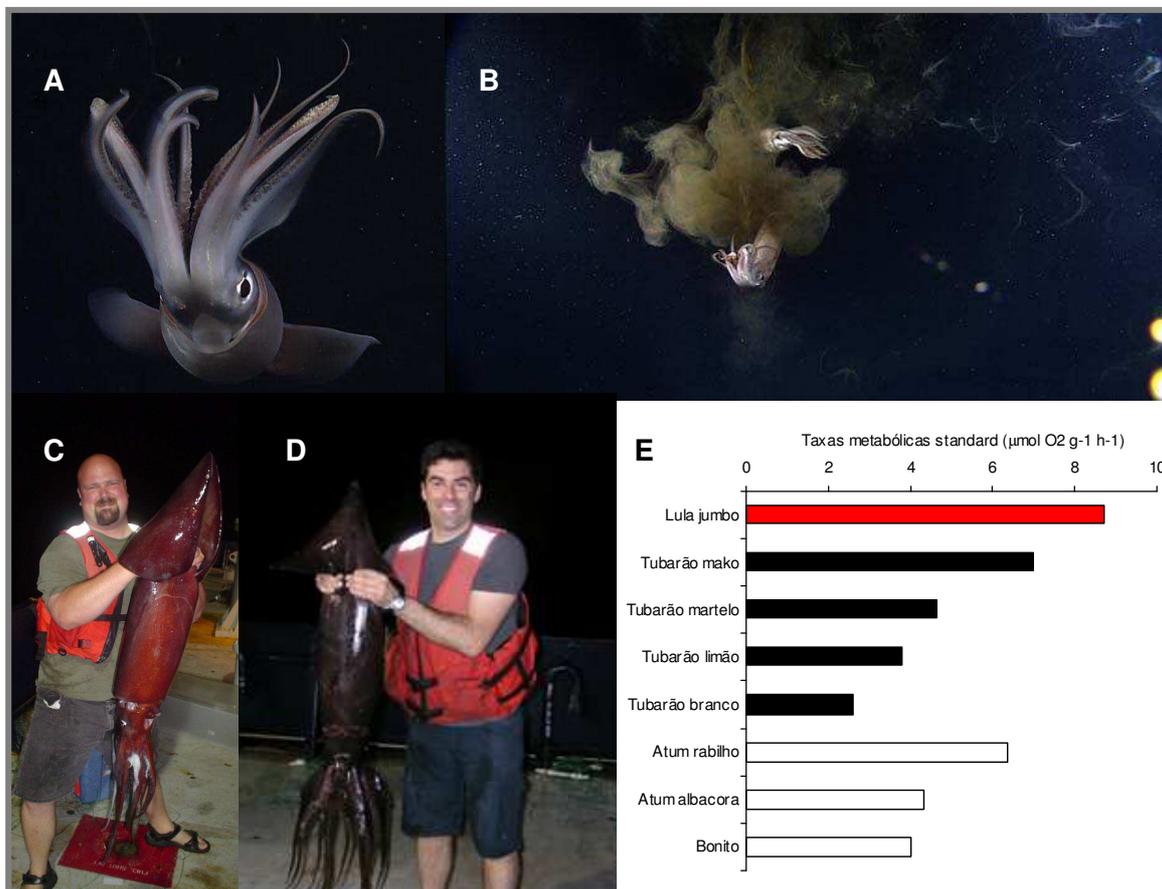


FIGURA 1: Lulas jumbo ou Humboldt, *Dosidicus gigas*. (A,B) fotos das lulas jumbo na ZOM (~300m) na Baía de Monterey, California (MBARI); (C,D) lulas capturadas no Golfo da California (ver localização na Figura 4); (E) comparação da sua taxa metabólica standard ($\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) com a de outros predadores de topo no PTO (dados de Rosa e Seibel, 2008). Valores foram estimados para animais com 1 Kg e corrigidos para 20°C.

¹ Ecossistema em que os organismos vivem em mar aberto, na coluna de água, sem dependência do substrato marinho.

² Zonas mais superficiais da zona afótica (sem luz solar), entre 200 e 1000 m de profundidade.

As ZOM são mais acentuadas em regiões de grande produtividade primária³, com o PTO, onde se estendem por centenas de metros de profundidade e milhares de quilómetros horizontalmente (Figuras 2 A,B). Os níveis de oxigénio podem chegar abaixo dos $10 \mu\text{mol Kg}^{-1}$, até a uma pressão parcial de 0.3 KPa, o que influencia significativamente a distribuição vertical e a ecologia dos animais marinhos e, consequentemente, o fluxo de carbono para o oceano profundo (Morrison et al., 1999).

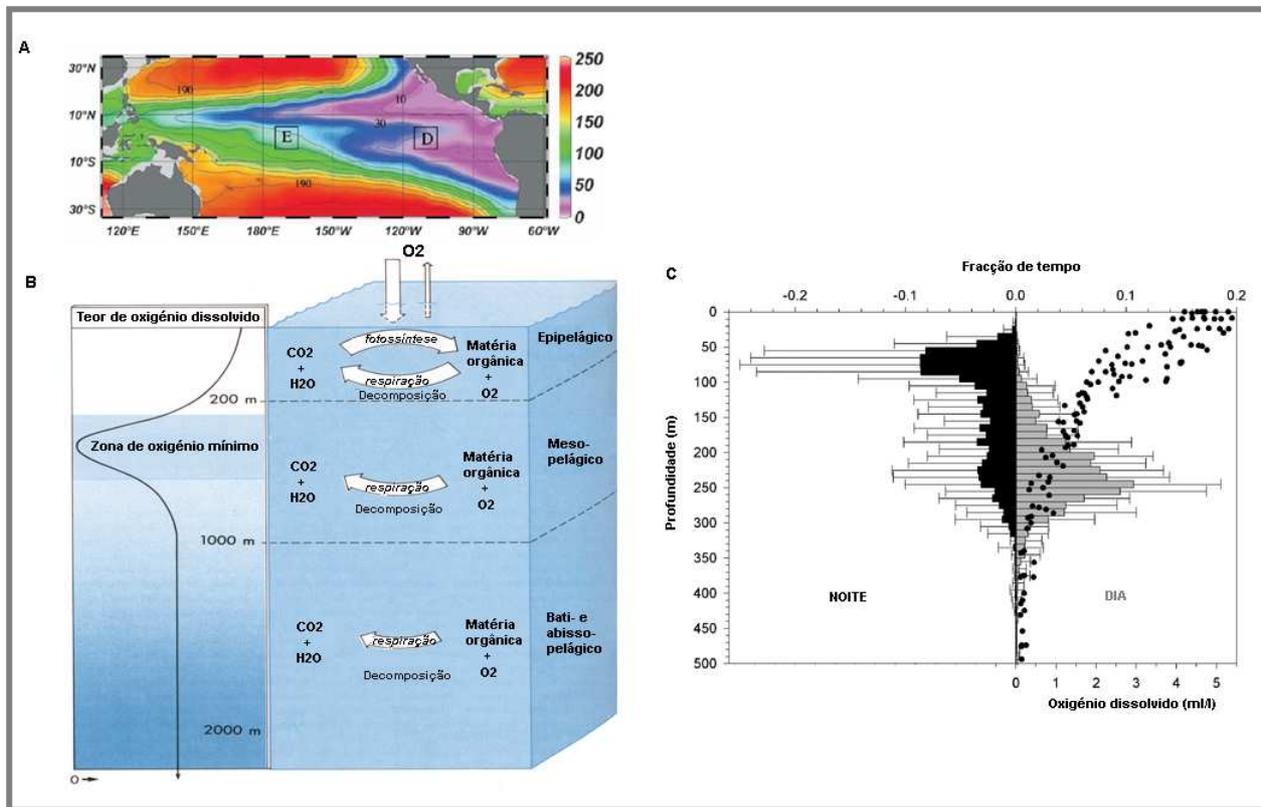


FIGURA 2: (A) Extensão da zona de oxigénio mínimo (ZOM; cor roxa) no Pacífico Tropical Oriental (valores de oxigénio em $\mu\text{mol Kg}^{-1}$; dados de Stramma et al. 2008); (B) formação das ZOM em zonas mesopelágicas; (C) distribuição diurna e nocturna das lulas jumbo no Golfo da Califórnia (CG); os valores de oxigénio (ml/l) da ZOM no GC encontram-se representados por círculos pretos (dados de Gilly et al. 2006).

Devido às alterações climáticas, a estabilidade temporal e espacial das ZOM tem vindo a ser alterada. De facto, as ZOM têm vindo a expandir-se vertical e horizontalmente nas últimas décadas um pouco por todos os oceanos (Stramma et al., 2008). Para além da expansão destas zonas hipóxicas oceânicas, o aumento das concentrações de dióxido de carbono na atmosfera tem vindo a acidificar os oceanos. Desde a Revolução Industrial, os níveis de CO_2 aumentaram de 280 ppmv⁴ até 380 ppmv, sendo expectável atingir 730–1020 ppmv em 2100 (IPCC 2007). Cerca de 30% destas emissões têm sido absorvidas pelos oceanos, o que tem alterado a sua química, nomeadamente através da diminuição do pH (aumento de acidez) e da concentração de iões carbonato (Figura 3). Concomitantemente, a temperatura global dos oceanos tem vindo a aumentar (estimando-se que se verifique um incremento de $+2^\circ\text{C}$ até 2100 no PTO), o que ditará,

³ Produção de compostos orgânicos através do processo de fotossíntese. Os produtores primários, também designados por organismos autotróficos, constituem a base da cadeia alimentar oceânica.

⁴ ppmv – partes por milhão em volume.

num futuro próximo, respostas fisiológicas adversas nos organismos, e desencadeará impactos profundos na diversidade e distribuição geográfica das espécies (Somero, 2005).

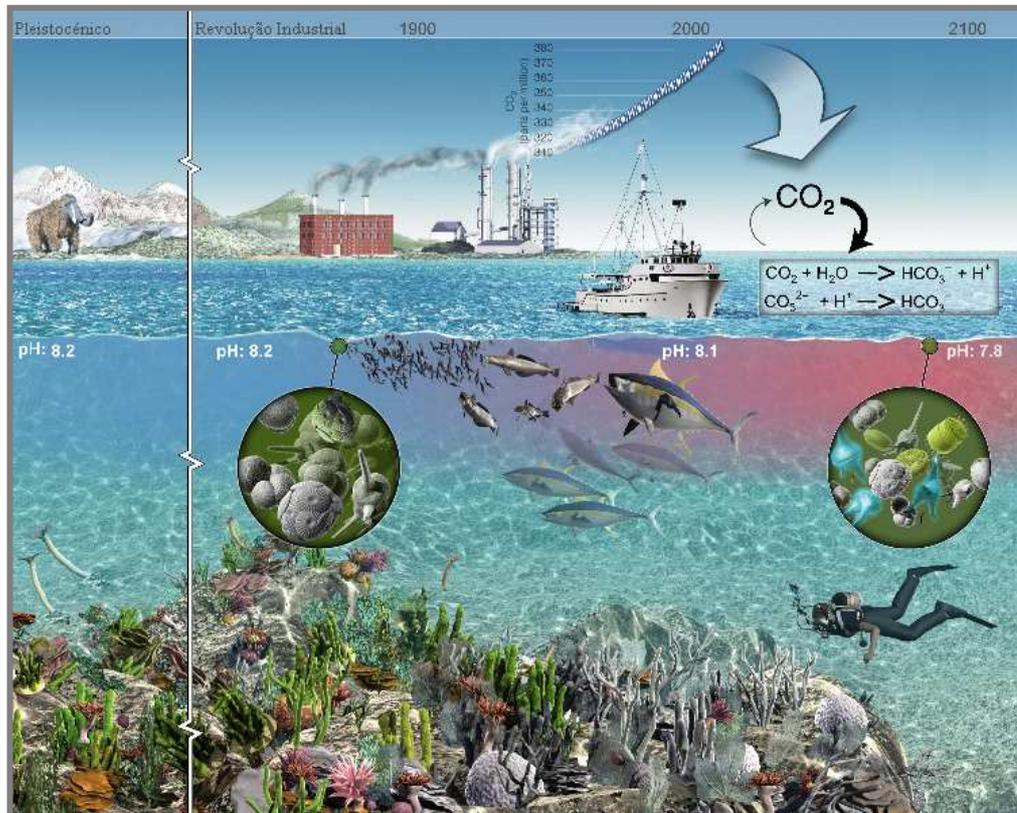


FIGURA 3: Evolução das emissões antropogênicas de CO₂ e da consequente acidificação (diminuição do pH) dos oceanos (adaptado de MBARI).

Neste contexto, o presente trabalho teve como objectivos principais: i) compreender os mecanismos fisiológicos que permitem as lulas jumbo sobreviverem em hipóxia extrema (na ZOM) durante o dia e ii) avaliar os efeitos sinérgicos⁵ da acidificação, aquecimento e expansão das ZOM no PTO na ecologia vertical destes predadores oceânicos.

MATERIAL E MÉTODOS

As lulas jumbo, *D. gigas*, foram capturadas em Santa Rosalia (27°N, 112°W) e Guaymas (27°N, 111°W), no Golfo da Califórnia (a bordo do navio de investigação *New Horizon*, Scripps Institution) em Maio e Junho de 2006 e Junho de 2007, e no Pacífico Tropical Oriental (ETP 1, 13°N, 104°W; ETP2, 8.5°N, 90°W; a bordo do navio de investigação *Seward Johnson*, Harbor Branch) em Outubro e Novembro de 2007 (Figura 4). Os espécimens foram recolhidos à superfície durante a noite e imediatamente transferidos para aquários a 10°C e 20°C (total de animais usados nas experiências: 86). Os espécimens foram colocados em respirómetros de corrente contínua (Loligo systems), os quais por sua vez estavam imersos em banhos termostáticos (Lauda). A água salgada foi filtrada (0.2 µm), tratada (50 mg L⁻¹ streptomycina) e bombeada de uma coluna de equilíbrio para os respirómetros a uma velocidade constante de 140 mL min⁻¹. A água na

⁵ Interação de dois ou mais factores (neste caso ambientais) cujo efeito é superior ao do sumatório dos efeitos individuais.

coluna de equilíbrio foi continuamente borbulhada com misturas de gases certificadas, para manter a água com o PO_2 normal (21% O_2) ou baixo (mistura certificada de 1% O_2) nas experiências de hipóxia, e PCO_2 alta (mistura certificada de 0.1% CO_2) e normal (0.03% CO_2) nas experiências de hipercapnia ambiental (i.e. aumento do CO_2 nos oceanos). O tratamento com CO_2 resultou num decréscimo de 0.3 unidades de pH (normocapnia: pH 7.93 ± 0.05 ; hypercapnia: pH 7.62 ± 0.08). As concentrações de oxigénio foram registadas na entrada e na saída dos respirómetros com eléctrodos do tipo Clarke ligados a um interface (Strathkelvin Instruments). O sistema foi calibrado usando água saturada em azoto (zero) e ar. Todas as experiências foram conduzidas à pressão atmosférica. Os animais revelaram oscilações rítmicas (periódicas) nas taxas metabólicas (de cerca de 20 min) associadas a ciclos de contracção do manto para propulsão. Durante os períodos de actividade (taxa metabólica activa – TMA), os valores eram *circa* 20% mais elevados que os níveis de

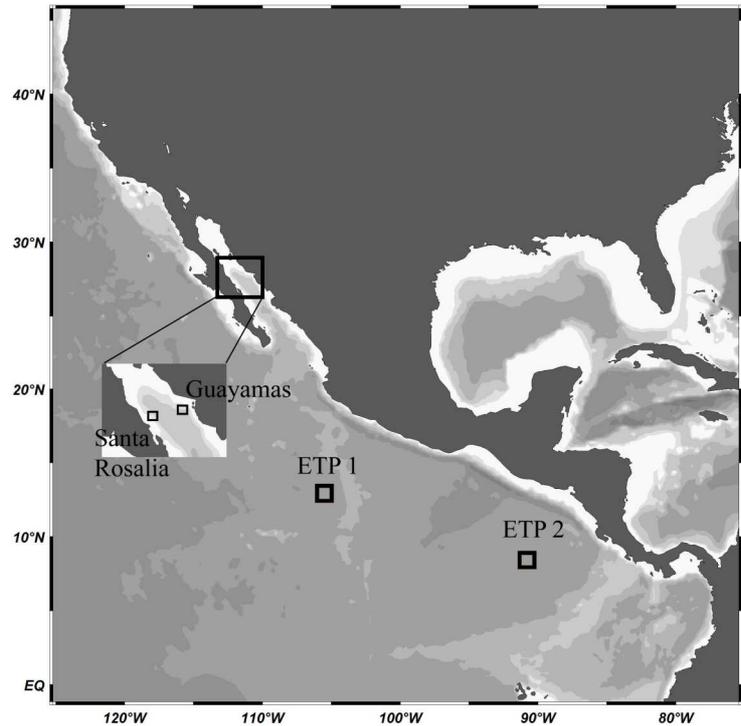


FIGURA 4: Mapa da área de estudo no Golfo da Califórnia (Santa Rosalia, 27°N, 112°W, e Guayamas, 27°N, 111°W) e no Pacífico Tropical Oriental (ETP1 – 13°N, 104°W; ETP2 – 8.5°N, 90°W). Locais de amostragem estão representados por quadrados.

rotina (TMR - taxa média durante toda a experiência). Os valores durante os momentos de inactividade (TMI; semelhantes a níveis basais ou *standard*) eram ~15% mais baixos que TMR. As taxas metabólicas máximas (TMM) foram quantificadas como sendo o valor mais alto registado durante todo o tratamento. Estes eram, geralmente, 35% mais elevados que os valores de TMR. Após as experiências de hipóxia e hipercapnia, o músculo dos espécimens testados foi guardado para posterior quantificação de metabolitos anaeróbicos, nomeadamente octopina, um produto final da via fermentativa glucose-opina que resulta da condensação de uma molécula de piruvato com a do aminoácido arginina (quantificação através do método espectrofotométrico de Bergmeyer et al., 1985).

RESULTADOS

Hipóxia e temperatura

O efeito da hipóxia e temperatura nas taxas metabólicas inactivas (TMI) das lulas jumbo encontra-se representado na Figura 5. Os valores médios de TMI variaram significativamente com a temperatura (análise estatística: ANCOVA, $p < 0.05$; co-factor: peso), de 8.9 (10°C) até 47.5 $\mu\text{mol } O_2 \text{ g}^{-1}\text{h}^{-1}$ (25°C). A dependência do metabolismo em relação à temperatura, expressa pelo Q10 (coeficiente que revela o efeito que um aumento de 10°C tem nas taxas metabólicas), também se alterou ao longo do intervalo de temperatura testado. Enquanto que o Q10 entre 10 e 20°C foi de 2, entre 20°C e 25°C aumentou para 8.

Consequentemente, com o previsto aquecimento do PTO de +2°C até ao final deste século (IPCC, 2007), é expectável que, no futuro, a TMI e as respectivas taxas de ventilação (quantidade de água bombeada por hora, L h⁻¹, para extrair o oxigénio necessário para a manutenção do TMI) aumentem drasticamente nas águas superficiais quentes (linha descontínua a vermelho na Figuras 7A e C, respectivamente).

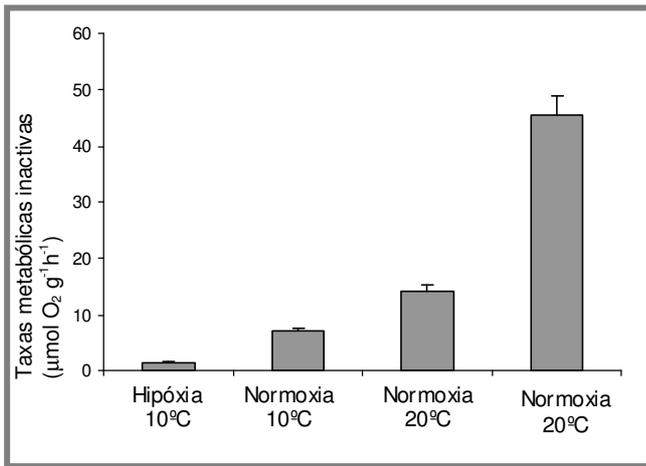


FIGURA 5: Efeito do oxigénio (hipóxia, 1% O₂; normoxia, 21% O₂) e temperatura (10°C, 20°C e 25°C) nas taxas metabólicas inactivas (TMI) das lulas jumbo (dados de Rosa e Seibel, 2008).

Por outro lado, em condições hipóxicas, a TMI decresceu cerca de 80%, de um valor médio de 7.0 (controlo) para 1.4 μmol O₂ g⁻¹ h⁻¹ (Figura 5). Concomitantemente, houve um aumento da glicólise⁶, evidenciado pela acumulação anaeróbica de octopina no músculo (de 0.5 para 5.2 μmol g⁻¹, Figura 6B). No entanto, esta produção anaeróbica apenas representou uma pequena fracção (< 10%) do défice energético, i.e., do declínio de síntese aeróbica de ATP (Figura 6C). Se a supressão metabólica não ocorresse, e se as necessidades de oxigénio não fossem dramaticamente reduzidas com a migração vertical diária para a ZOM, as taxas de

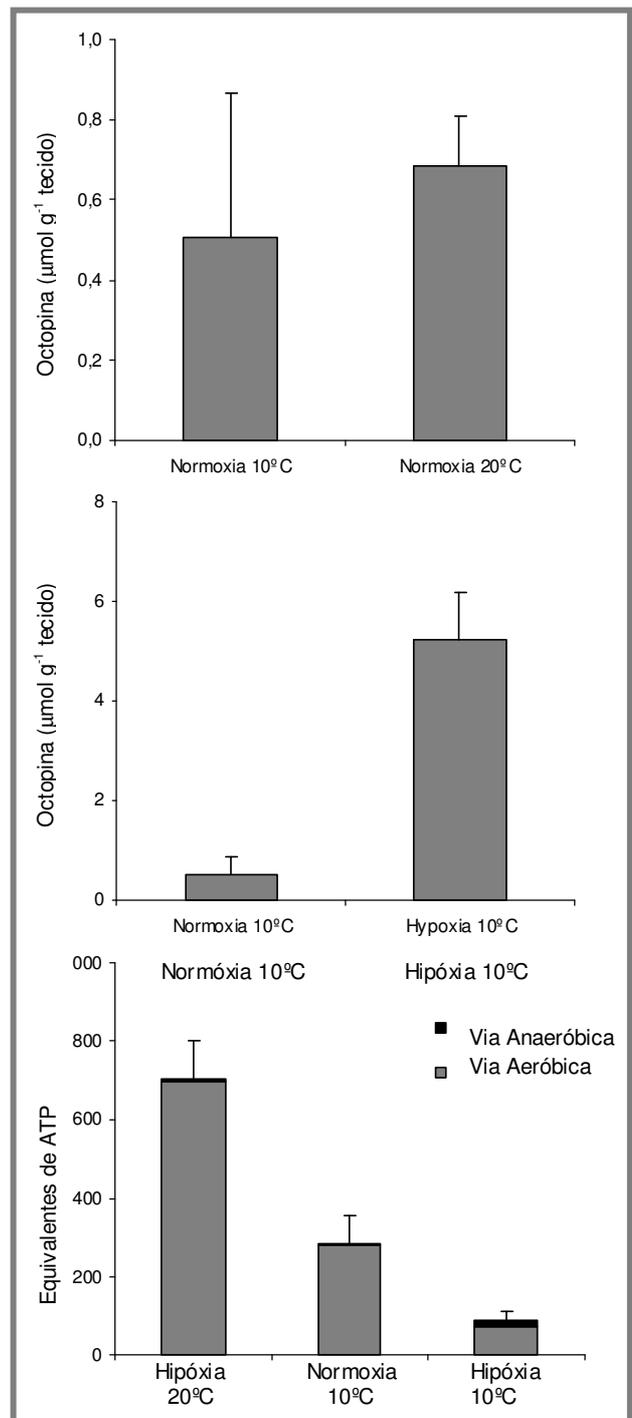


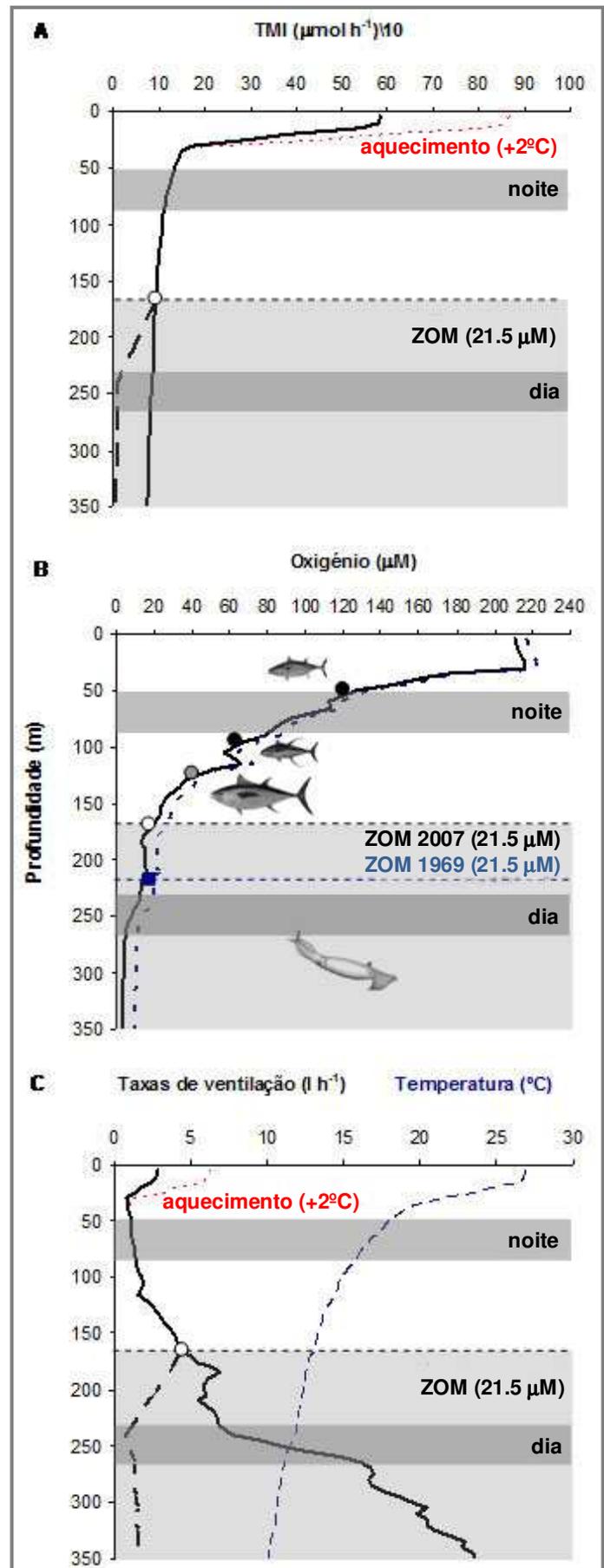
FIGURA 6: Teores de octopina (μmol g⁻¹) no músculo das lulas jumbo: (A) a 10°C (n= 5) e 20°C (n= 11) em condições normóxicas; (B) em condições normóxicas (21% O₂, n=5) e hipóxicas (1% O₂, n=7) (a 10°C); e (C) equivalentes de ATP em condições normóxicas (a 10-20°C) e hipóxicas (a 10°C). O metabolismo total foi calculado assumindo uma equivalência de ATP de 6 por mole de oxigénio consumido e 1,5 por mole de octopina gerada. Dados de Rosa e Seibel (*in press*).

⁶ Via metabólica na qual a glicose (C₆H₁₂O₆) é convertida em piruvato (C₃H₃O₃). A energia libertada neste processo é usada na produção de componentes altamente energéticos: ATP (Trifosfato de adenosina) e NADH (dinucleótido de nicotinamida-adenina). Os processos anaeróbicos ocorrem em condições hipóxicas (com a resultante acumulação de lactato nos humanos e de octopina em cefalópodes e outros moluscos) e permitem oxidar as moléculas de NADH em NAD⁺ para que a glicólise continue e mais energia seja produzida.

ventilação seriam proibitivas na manutenção das taxas metabólicas dentro da ZOM (linha contínua a preto na Figura 7C).

O início da supressão metabólica (linha descontínua a preto na Figura 7A) dá-se a partir do ponto em que *D. gigas* atinge a sua pressão parcial crítica (P_c ; ~ 1.5 kPa, ~ 21.5 mM; círculo branco na Figura 7A,B,C). A partir deste nível, as taxas metabólicas deixam de ser independentes dos níveis de oxigénio no ambiente e o metabolismo anaeróbico, embora pouco relevante em termos energéticos totais (Figura 6C), entra em acção. Dado que a ZOM no PTO expande-se verticalmente a uma taxa de $0.13 \mu\text{mol Kg}^{-1} \text{ano}^{-1}$ (Stramma et al., 2008), estima-se que a P_c das lulas jumbo tem vindo a ficar cada vez menos profundo, *circa* 65m desde 1960 (quadrado azul na Figura 7B) até 2007 (círculo branco na Figura 7B).

FIGURA 7: Fisiologia metabólica e ecologia vertical de *Dosidicus gigas*. (A) Taxas metabólicas inactivas (TMI; $\mu\text{mol O}_2 \text{h}^{-1}$; linha preta sólida) em função da profundidade no Golfo da Califórnia. A linha descontínua preta representa a depressão metabólica depois da pressão parcial crítica de oxigénio (P_c) ter sido atingida ($21.5 \mu\text{M}$, círculo branco). A linha descontínua vermelha revela o aumento no TMI devido à subida das temperaturas oceânicas superficiais no PTO ($+2^\circ\text{C}$, IPCC, 2007). As barras cinzentas representam o intervalo de profundidade ocupado por *D. gigas* durante o dia (~ 250 m) e durante a noite (~ 70 m). (B) Variações dos níveis de oxigénio (mL L^{-1} , linha contínua preta) e os limites hipóxicos (P_c) de alguns predadores de topo (atuns) no PTO. A linha descontínua azul representa os níveis de oxigénio estimados para 1960 (com base no valor de $-0.13 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{ano}^{-1}$ entre 1960 e 2007 no PTO (Stramma et al., 2008)). (C) Temperatura ($^\circ\text{C}$, linha descontínua azul) e taxas de ventilação (L h^{-1} ; linha contínua preta) em função da profundidade. A linha descontínua preta reflecte a redução das taxas de ventilação após o P_c da lula ter sido atingido. A linha descontínua vermelha representa o aumento da ventilação resultante do aquecimento da superfície do oceano, em 2100, no PTO. (Figura adaptada de Rosa e Seibel, 2008)



Dióxido de carbono

O aumento de CO₂ (0.1% CO₂; hipercapnia ambiental) resultou num decréscimo significativo ($p < 0.05$) das taxas metabólicas de *D. gigas* (Figura 8). A 25°C, TMM decresceu de 70 para 48 $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ($p < 0.05$; triângulo azul), o que representa uma diminuição de 31%. Os níveis de actividade foram reduzidos em 45% (dados não apresentados, ver Rosa e Seibel, 2008). Resultados semelhantes foram obtidos para o TMM a 10°C (polígonos) e 20°C (círculos) e para outras taxas e temperaturas, com a excepção das TMR e TMI a 10°C (Figura 8).

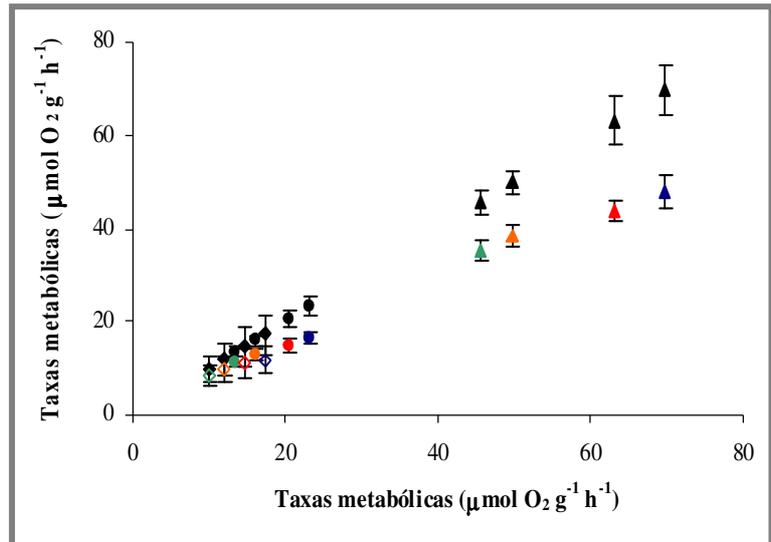


FIGURA 8: Efeito da hipercapnia na fisiologia metabólica das lulas jumbo, *Dosidicus gigas*. Valores médios de consumo de oxigénio ($\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) em diferentes níveis de actividade (inactivo – TMI, verde; rotina – TMR, laranja; activo – TMA, vermelho; máximo – TMM, azul) no controlo (símbolos pretos) e nos tratamentos de hipercapnia (símbolos com cores). Polígonos representam experiências a 10°C; círculos - 20°C; triângulos - 25°C (Figura adaptada de Rosa e Seibel, 2008).

DISCUSSÃO

As lulas jumbo têm das taxas metabólicas mais elevadas nos oceanos, o que faz com que a sua presença nas ZOM durante o dia seja surpreendente. Este paradoxo foi resolvido ao se demonstrar, pela primeira vez, a ocorrência de uma pronunciada supressão do metabolismo total em condições de hipóxia (e de temperaturas baixas) características na ZOM.

Enquanto que os seus predadores estão restringidos às camadas superficiais da coluna de água, porque têm uma menor tolerância à hipóxia (P_c mais altos, Figura 7B), as lulas circundam estes constrangimentos via supressão metabólica. Esta resposta fisiológica aumenta o seu tempo de sobrevivência na ZOM ao permitir: i) conservar as reservas (finitas) de substrato fermentativo, ii) minimizar a citotoxicidade (i.e. evitar a acumulação de produtos anaeróbicos tóxicos nos seus tecidos), iii) e limitar a dívida de oxigénio que tem de ser compensada após o retorno a águas superficiais durante a noite (dívida de oxigénio representa o custo metabólico necessário para repor as reservas de glicogénio e de creatina fosfato, e remover os produtos finais tóxicos do metabolismo anaeróbico, durante o período de recuperação após hipóxia ou exercício extremo).

No final do século XXI, o PTO deverá aquecer entre 2°C a 3°C, devido a uma diminuição da circulação tropical nesta região do globo, e prevê-se que o pH decresça cerca de 0.3 unidades (IPCC, 2007). Deste modo, as temperaturas mais elevadas vão aumentar substancialmente o metabolismo destes invertebrados à superfície (Figura 7A), o que exigirá um esforço adicional no sistema de transporte de oxigénio, que por sua vez vai estar debilitado, especialmente a temperaturas altas (Figura 8), pela acidificação dos oceanos.

Tanto o aquecimento como a acidificação dos oceanos irão exercer uma pressão (ou stress) nos sistemas circulatório e ventilatório das lulas jumbo com repercussões importantes na sua estratégia de vida pelágica activa. Este efeito terá implicações negativas nas interações predador-presa, dado que reduz sua capacidade de resposta a estímulos exteriores, deixando-as mais vulneráveis aos seus predadores. Concomitantemente, com a expansão das ZOM (Figura 7B) associada ao aquecimento global, as lulas terão de migrar para águas ainda menos profundas para se alimentarem e compensarem a eventual dívida de oxigénio que acumulam, durante o dia, nas águas profundas e hipóxicas da ZOM (entre 250 m e 300 m de profundidade).

Deste modo, a acidificação e o aquecimento da zona epipelágica do PTO podem criar um “tecto” que impossibilita a permanência das lulas em águas superficiais, enquanto que a expansão da hipóxia em profundidade pode elevar o “chão” a partir do qual não podem penetrar durante a sua recuperação (relativamente à hipóxia) ao longo da noite (Figura 9). Este sinergismo irá comprimir a distribuição vertical e o habitat pelágico nocturno desta espécie (Figura 9), o que condicionará a sua ecologia comportamental com efeitos em cascata no seu crescimento e reprodução. As lulas jumbo constituem uma importante pescaria no PTO (~800.000 toneladas anuais) e são importantes componentes na dieta de aves marinhas, peixes e mamíferos marinhos. Na ausência de adaptação ou migrações horizontais, a interacção destas variáveis ambientais poderá definir, a longo prazo, o futuro deste importante predador no Pacífico Tropical Oriental.

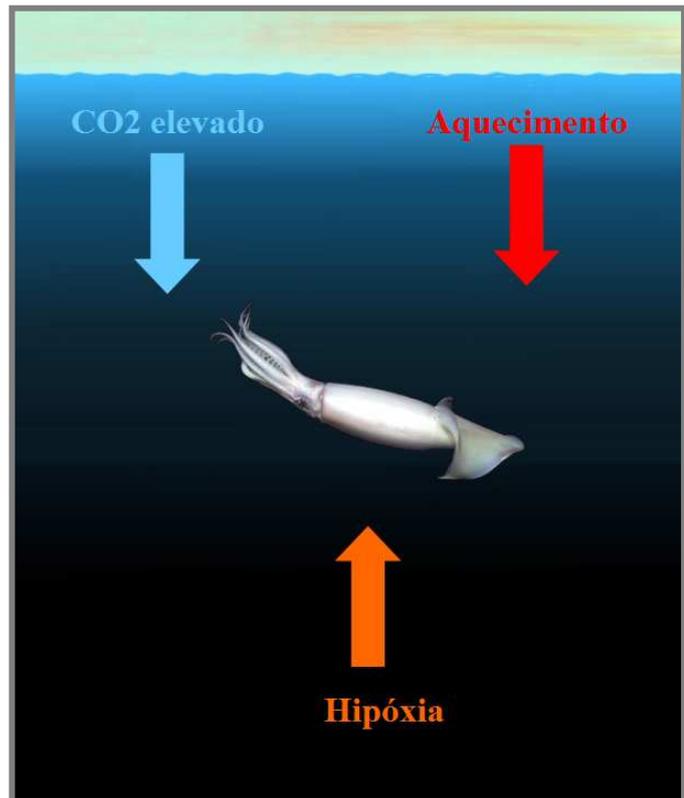


FIGURA 9: Esquema representativo dos potenciais efeitos sinérgicos da acidificação e aquecimento das águas superficiais e da expansão da hipóxia em profundidade na compressão do habitat pelágico das lulas jumbo.

agradecimentos • O trabalho do autor foi financiado pela Fundação para a Ciência e Tecnologia (FCT) e pela Fundação Calouste Gulbenkian através de bolsas de pós-doutoramento.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bergmeyer HU, Bergmeyer J, Grabl M (1985). *Methods of Enzymatic Analysis*, Vol. VIII. Verlag Chemie, Weinheim. 629pp.
- Gilly WF, Markaida U, Baxter CH, Block BA, Boustany A, Zeidberg L, Reisenbichler K, Robison B, Bazzino G, Salinas C (2006). Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging. *Marine Ecology Progress Series* 324: 1–17.
- IPCC (2007). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, New York, 996pp.
- Morrison JM, Codispoti LA, Smith SL, Wishner K, Flagg C, Gardner WD, Gaurin S, Naqvi SWA, Manghnani V, Prosperie L, Gundersen JS (1999). The oxygen minimum zone in the Arabian Sea during 1995 - overall seasonal and geographic patterns, and relationship to oxygen gradients. *Deep Sea Research II* 46: 1903-1931.
- Rosa R, Seibel BA (2008). Synergistic effects of climate-related variables suggest future physiological impairment in a top oceanic predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 20776-20780.
- Rosa R, Seibel BA (*in press*) Metabolic physiology of the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*: implications for vertical migration in a pronounced oxygen minimum zone. *Progress in Oceanography*.
- Somero GN (2005). Linking biogeography to physiology: evolutionary and acclimatory adjustments of thermal limits. *Frontiers in Zoology* 2: 1-9.
- Stramma L, Johnson GC, Sprintall J, Mohrholz V (2008). Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans. *Science* 320: 655-658.