Fundamentos evolutivos da ritmicidade biológica

Evolutionary basis of biological rhythmicity

Leiliany Negrão de Moura¹, Maria Luisa da Silva¹
Universidade Federal do Pará, ¹Centro de Ciências Biológicas, Departamento de
Biologia, Rua Augusto Côrrea, 01 - Caixa Postal 8618, 66075-970.

Leiliany Negrão de Moura: mestranda do programa de Pós graduação em Teoria e
Pesquisa do Comportamento da Universidade Federal do Pará.

Orientadora: Profa. Dra. Maria Luisa da Silva, UFPA. Leiliany é Bióloga e trabalha
com o estudo do comportamento de Psitacídeos.

E-mail: leilianybio@yahoo.com.br

Maria Luisa da Silva: Doutora em Neurociências e Comportamento pela USP,
Professora da Universidade Federal do Pará-UFPA (Centro de Ciências Biológicas,
Depto de Biologia, Campus Universitário do Guamá, Rua Augusto Côrrea, 01 - Caixa
Postal 8618, 66075-970 Belém, PA), onde criou o Laboratório de Ornitologia e
Bioacústica. Maria Luisa atua em pesquisas sobre sinais complexos de comunicação
sonora animal, ornitologia e percepção ambiental.

E-mail: mluisa@ufpa.br

Fundamentos evolutivos da ritmicidade biológica

Evolutionary basis of biological rhythmicity

Resumo

Na atualidade é aceito que todos os seres vivos dispõem de um sistema capaz de medir o tempo, definido como um "relógio biológico". Como consequência do funcionamento deste relógio todos os organismos apresentam oscilações em suas funções, tanto no que se refere aos parâmetros bioquímicos, fisiológicos, como de conduta. Por tanto, os valores destas variáveis vão se repetir periodicamente a cada certo tempo. A ritmicidade é deste modo, uma das propriedades fundamentais dos seres vivos, permitindo a antecipação de mudanças ambientais e consequentemente maximizando a sobrevivência e a aptidão. Esses sistemas de marcação de tempo asseguram que processos bioquímicos ocorram em seu nicho temporal ótimo. Conforme a complexidade dos organismos aumenta, os relógios biológicos também se tornam mais complexos para governar tudo: de processos fisiológicos de vegetais ao controle de comportamentos complexos. No geral, os organismos obedecem esse sistema de tempo que foi selecionado durante anos de evolução e que é o pré-requisito mais importante para a manutenção de um desenvolvimento orgânico equilibrado e saudável. A sociedade humana moderna, porém, com a necessidade cada vez maior de trabalhadores em horários irregulares e compromissos sociais noturnos, desrespeita esses aspectos evolutivos, resultando em danos à saúde física e mental dos envolvidos.

Palavras-chave: relógio biológico, evolução, ritmicidade

Abstract

Nowadays it is admitted that all living organisms creature use a system capable to measure the time, a "biological clock". As consequence of this clock all the organisms present oscillations in its functions, as much as for biochemists, physiological, and behavior parameters. Therefore, these variables values will occur periodically. The rhythmicity is in this way, one of the basic properties of the living organisms, allowing the anticipation of environment changes and consequently maximizing the survival and fitness. These time marking systems assure that biochemists processes occur in its optimum temporal niche. As the complexity of the organisms increases, the biological clocks also becomes more complex to govern everything: from vegetables physiological processes to the control of complex behaviors. In general, the organisms follow this time system that was selected during many years of evolution and is the most important prerequisite for the maintenance of a normal development and health. However, in the modern human society, the need of workers in irregular schedules and social commitments at night is increasing, which results ine loss of the physical and mental health of the involved ones.

Key words: biological clock, evolution, rhythmicity

Fundamentos evolutivos da ritmicidade biológica

A organização temporal de um ser vivo pode ser expressa como reação a estímulos ambientais, que apresentam efeitos importantes sobre a expressão dos ritmos endógenos, promovendo ajustes através de mecanismos biológicos específicos e dentro de limites bem definidos para cada espécie (Menna-Barreto, 2003; Rotenberg, Marques e Menna-Barreto, 2003).

Muitos processos fisiológicos e comportamentais expressos por organismos vivos são rítmicos, e ocorrem com periodicidades de cerca de 24 horas. Tais ritmos biológicos são referidos como circadianos (do latim *circa*=cerca, *dies*=dia) ou nictemerais. A periodicidade desses ritmos biológicos equivale quase aos ciclos diários de claro/escuro (Sheeba, Sharma e Joshi, 1999; Roenneberg e Mellow, 2002). Porém, nos organismos também aparecem ritmos com períodos inferiores a 20 horas que se conhecem como ritmos ultradianos (respiração, batimentos cardíacos, disparos de neurônios, etc.) e ritmos cujo período é superior a 28 horas, os ritmos infradianos (ciclo menstrual, ciclo sazonal climático, reprodução, etc.) (Capel, Lozano, Martínez-Zapater e Jarillo, 2003; Marques, Golombek e Moreno, 2003).

Entende-se hoje que os ritmos biológicos, tais como os observamos na natureza, são o resultado da interação entre relógios biológicos endógenos e a fatores ambientais externos aos quais os organismos estão submetidos. O processo através do qual se dá essa interação é conhecido como sincronização ou arrastamento, e os ciclos ambientais capazes de promovê-la em uma determinada espécie são identificados como agentes sincronizadores ou arrastadores (*zeitgebers*) (Menna-Barreto e Marques, 2002). Entretanto, experimentos feitos em condições constantes de laboratório (ex. um laboratório sob iluminação constante), demonstraram que diversos ritmos biológicos continuam a se expressar durante dias, meses ou anos, dependendo da espécie e das condições experimentais. Estes ritmos são conhecidos como ritmos em livre-curso e são a expressão de relógios biológicos endógenos. Em condições de livre-curso, o período torna-se ligeiramente diferente daquele exibido em condições naturais, desviando-se do valor preciso ambiental de 24 horas (Marques e cols., 2003; Rotenberg e cols., 2003). Assim, apesar do relógio endógeno manter a periodicidade, os organismos precisam de pistas ambientais para sincronizar suas atividades de forma mais precisa (Shweiki, 2001).

Origem da ritmicidade biológica

Algumas hipóteses tentam explicar a origem da ritmicidade biológica. Para Pittendrigh (1965) o ciclo diário de luz teria sido o agente primário seletivo para a emergência de oscilações circadianas, seja como causa próxima, ou última. A maior atividade no escuro (noite) teria, no início, protegido os organismos eucariontes primitivos contra os efeitos disruptivos da radiação ultravioleta (UV) da luz solar numa época em que a camada de ozônio ainda não começara a se formar, como resultado do enriquecimento da atmosfera com o oxigênio pelo advento da fotossíntese (no Pré-cambriano). Essa hipótese é aceita por Paietta (1982), que chama a atenção para o perigo desse aparecimento do oxigênio na atmosfera em termos de suas espécies metaestáveis; propõe que esse inconveniente foi grandemente contornado pelo aparecimento de pigmentos (principalmente

carotenóides) citoplasmáticos, que teriam amenizado os efeitos deletérios desses agentes oxidantes surgidos na atmosfera primitiva.

Entretanto, descobriu-se mais tarde que os ritmos biológicos existem também em procariontes, com a expressão da ritmicidade circadiana de cianobactérias sendo obrigatória para separar dois processos celulares vitais para esses organismos: a fotossíntese e a fixação de nitrogênio. Como a enzima fixadora de nitrogênio, a nitrogenase, é inativa na presença de oxigênio, que está diretamente envolvido na fotossíntese, organismos fixadores de nitrogênio desenvolveram algumas soluções para este problema. A estratégia mais simples desenvolvida foi a separação temporal desses dois processos, como ocorre, por exemplo, nas cianobactérias unicelulares do gênero *Synechococcus*, nas quais a fixação de nitrogênio está restrita às horas de escuro do ciclo claro/escuro (Johnson, Golden, Ishiura e Kondo, 1996; Johnson e Golden, 1999; Shweiki, 2001).

Assim, os ritmos biológicos são ubíquos, estando presentes nos vários níveis de organização e complexidade de seres vivos em geral, de cianobactérias até os mamíferos, o que sugere que eles devem fornecer vantagens adaptativas para os mesmos, além de sugerir uma incorporação muito antiga dessa dimensão do ponto de vista da história de evolução da vida (Hall e Rosbash, 1993; Menaker, Moreira e Tosini, 1997; Sheeba e cols., 1999; Menna-Barreto, 2003; Paranjpe e Sharma, 2005).

As hipóteses de Pittendrigh e Palletta citadas acima, por sua vez, não perderam seu sentido. Procariontes rítmicos não mudam a essência da proposta, porque a origem da ritmicidade continua vinculada à proteção dos organismos contra processos foto-oxidantes. O que muda essencialmente é a idade da ritmicidade biológica. Com a evidência de ritmos em procariontes, a origem da ritmicidade é atrasada em um bilhão, ou seja, ela teria surgido há cerca de 2,5 bilhões de anos, provavelmente ao mesmo tempo que a fotossíntese aeróbica (Marques, 2003).

Com a incorporação de relógios biológicos e como consequência da rotação da Terra e subseqüentes mudanças previsíveis no ambiente geofísico, os seres vivos puderam ocupar nichos espacial e temporalmente apropriados e mensurar a passagem do tempo em uma escala de aproximadamente 24 horas (Panda, Hogenesch e Kay, 2002; Brandstatter, 2003; Paranjpe e Sharma, 2005). As interações da Terra com o Sol e a Lua, aliadas à inclinação natural de seu eixo, resultam nos ciclos associados com o dia e a noite, com as estações do ano, com as fases da lua e com a oscilação das marés (Rotenberg e cols., 2003).

Relógios circadianos aumentam a habilidade inata de organismos sobreviverem às constantes modificações ambientais possibilitando-os antecipar eficientemente eventos periódicos tais como disponibilidade de alimento, luz, parceiros entre outros. Um indivíduo que é simplesmente dirigido por mudanças externas é desvantajoso em relação a um que é regulado por um relógio endógeno flexível e antecipatório. Os organismos dotados dessa propriedade de antecipação a eventos recorrentes periódicos se mostraram viáveis e sobreviveram, conservando-a até hoje nas diversas formas que os relógios biológicos têm assumido nas diferentes espécies (Sheeba e cols., 1999; Panda e cols., 2002; Roenneberg e Mellow, 2002a; Brandstatter, 2003; Markus e cols., 2003; Menna-Barreto, 2003; Paranjpe e Sharma, 2005).

A indicação mais forte de que relógios aumentam a aptidão (fitness) veio de um trabalho com cianobactéria (Yan e cols., 1998). Mutantes com períodos endógenos diferentes competiram para o crescimento em diferentes ciclos claro/escuro. Em cada caso, aqueles mutantes que tinham períodos mais próximos

ao do período de ciclo ambiental sobreviveram. Assim, o sistema circadiano endógeno está em harmonia com o ciclo de 24 horas (Roenneberg e Mellow, 2002a).

A habilidade de responder a luz é um aspecto universal dos relógios em todos os organismos, portanto principal estímulo para ajustar ou modificar o ciclo atividade/repouso é a luminosidade (Randall, Burggren e French, 2000). Do ponto de vista físico, a alternância claro/escuro é a forma básica de marcação do tempo (Markus e cols., 2003), mesmo os animais congenitamente cegos (como camundongos da linhagem rd/rd) ainda apresentam respostas circadianas à luz (Foster, 1993). Esta alternância de claro e escuro pode variar de acordo com as estações do ano, de tal forma que a duração do fotoperíodo é maior no verão do que no inverno.

Para que os seres vivos possam acompanhar estas variações de luminosidade há necessidade de um relógio endógeno, de sensores que percebam a variação temporal e de sistemas humorais e neurais que informem a todo o organismo o estado de iluminação ambiental (Markus e cols., 2003).

A medição do comprimento das fases de claro e escuro é fundamental para o desencadeamento da resposta fotoperiódica e também para a regulação dos ritmos diários e durante o desenvolvimento, o sistema de temporização se ajusta aos ciclos ambientais (Andrade, Menna-Barreto e Louzada, 2003).

A informação de claro ou escuro é fornecida aos organismos por um hormônio chamado melatonina, produzido principalmente pela glândula pineal, que é liberado exclusivamente durante a noite, tanto em animais de atividade diurna quanto em animais de atividade noturna (Natesan, Geetha e Zatz, 2002; Markus e cols., 2003; Mustonen, 2003). Assim sendo, a melatonina informa que está escuro e as células-alvo devem ter toda uma maquinaria adequada para adaptar-se a esta condição. O pico de melatonina plasmática também reflete a duração do comprimento do dia, sendo maior durante dias curtos (inverno) do que em dias mais longos (verão) em muitas espécies, participando assim de mudanças sazonais de função de diversos órgãos e sistemas, como por exemplo, a reprodução (Mustonen, 2003). A melatonina é uma molécula filogeneticamente antiga, presente na maioria das espécies, inclusive em organismos unicelulares (Markus e cols., 2003).

Os ritmos biológicos nos vários níveis de organização

Todos os sistemas circadianos se constituem, em pelo menos três elementos: (1) uma via aferente que transmite informações do meio ambiente; (2) um ou mais osciladores capazes de gerar a oscilação, e (3) vias eferentes, através das quais o oscilador regula a expressão de diversos ritmos (Marques, 2003).

Os fotorreceptores são a primeira via de captação e identificação do ciclo ambiental e, dependendo do organismo, os fotopigmentos constituem-se em receptores, que no caso dos microorganismos são as flavoproteínas (Marques, 2003).

Plantas

A luz é um regulador de desenvolvimento crucial durante a história de vida de uma planta, desde a regulação de germinação de sementes até o estabelecimento das horas de floração (revisado em Devlin e Kay, 2001).

Além disso, as plantas usam o relógio biológico circadiano para restringir algumas atividades fisiológicas a horas do dia mais favoráveis. Assim, movimentos foliares e ritmos de abertura de pétalas servem para proteger as plantas contra temperaturas baixas durante a noite. A abertura rítmica dos estômatos previnem a perda de água pela transpiração em horas em que a fotossíntese não está ativa. A assimilação fotossintética de CO₂ é também regulada pelo relógio, bem como o nível de muitas enzimas metabólicas (revisado em Carré, 1996).

Múltiplos fotorreceptores permitem às plantas monitorar mudanças na irradiação e na qualidade da luz (Millar, McGrath e Chua, 1994). Possuem um sistema multioscilaratório constituído de proteínas presentes nos pigmentos fotossensíveis, porém não apresentam sistema nervoso central. Assim, o relógio parece ser capaz de funcionar independentemente em cada órgão se não em todas as células, com nenhuma evidência de ligação entre os vários órgãos da planta. Esses ritmos em diferentes órgãos podem ser independentemente arrastados pela luz, e, os fotorreceptores envolvidos na captação de luz para o relógio estão dispersos por toda a planta (Thain, Hall e Millar, 2000).

Invertebrados

Em invertebrados, que apresentam um sistema nervoso central relativamente simples, o ritmo de atividade é centralmente controlado pela oscilação do relógio dentro de neurônios laterais (Stanewsky e cols., 1998). Os neurônios laterais são sincronizados pela captação de luz por fotopigmentos, mas também pelo menos indiretamente pela entrada de luz por fotorreceptores visuais (Stanewsky e cols., 1998). Em tecidos periféricos, entretanto, o arrastamento do relógio endógeno é muito dependente da entrada de luz por fotopigmentos (Stanewsky e cols., 1998). Além disso, quando órgãos periféricos são removidos de uma mosca, por exemplo, o relógio dentro desses órgãos isolados podem ser arrastados pelos ciclos claro/escuro independentemente de qualquer sinal do sistema nervoso central (Plautz, Kaneko, Hall e Kay, 1997).

Vertebrados

Em vertebrados, que possuem um sistema nervoso central complexo, o arrastamento é totalmente dependente da captação de luz por fotorreceptores e da resposta ao ambiente fótico pelo sistema nervoso central (Foster, 1998). Nos vertebrados em que o sistema nervoso foi lesionado, ritmos periféricos tornaram-se completamente dessincronizados mesmo aplicando-se focos de luz em órgãos periférico desses indivíduos. Assim com o aumento da complexidade do sistema nervoso central, a dependência do ritmo circadiano periférico a um mecanismo ligação central também aumenta (revisado em Devlin e Kay, 2001).

Em vertebrados não mamíferos, três estruturas junto com suas interconexões formam uma central, o “eixo circadiano” que controla e regula seus mais variados ritmos. Essas estruturas são: a retina; o complexo pineal, que de acordo com registro fóssil é um aspecto típico da evolução de vertebrados (Gern e Karn, 1983); e o núcleo supraquiasmático do hipotálamo (Menaker e cols., 1997). Todas essas estruturas apresentam fotorreceptores capazes de fornecer informações sobre a quantidade de luz no ambiente (Zordan, Rosato, Piccin e Foster, 2001).

Os mamíferos são os únicos que não possuem fotorreceptores extrarretinianos, em vez disso, eles usam a retina tanto para detecção de imagem como para a regulação do tempo biológico (revisado em, Zordan e cols., 2001).

Segundo a hipótese de Menaker e cols. (1997), o eixo circadiano dos vertebrados não mamíferos é muito antigo, sendo encontrado até mesmo nos vertebrados mais primitivos, e tem sido modificado muitas vezes nos últimos 500 milhões de anos, cada vez em resposta a pressões seletivas dos nichos ecológicos. Esse eixo circadiano é vantajoso na medida em que cada um dos vários fotorreceptores pode estar sintonizado para responder a diferentes aspectos do ambiente fótico, ou cada fotorreceptor pode prover informação sobre o ambiente fótico para um tecido específico no qual ele reside. Os mamíferos usam exclusivamente fotorreceptores da retina. Essa diferença na localização de fotorreceptores em vertebrados mamíferos e não mamíferos pode ser avaliada pelo início da história evolutiva dos mamíferos. Com sua nova habilidade adquirida de se termorregular fisiologicamente, os mamíferos primitivos que estavam ativos durante a noite podiam sobreviver melhor, já que as horas claras do dia eram ocupadas com predadores répteis. Animais noturnos são expostos apenas à luz fraca do entardecer e/ou do amanhecer. Nesse ambiente fótico apenas os fotorreceptores mais sensíveis, nos locais mais expostos, podem receber luz o suficiente para garantir a resposta. Sob essas circunstâncias o organismo com múltiplos fotorreceptores corre o risco de receber mensagens conflitantes. Um dos fotorreceptores dirá que ainda está claro enquanto os outros sinalizarão escuro. Tais sinais conflitantes não apresentam vantagem seletiva, levando a perda da fotossensibilidade dos demais órgãos. Quando muitos répteis desapareceram e alguns mamíferos voltaram a ser diurnos, não deve ter havido pressão para reobter o sistema distribuído de seus ancestrais. Pode-se ver essas mudanças também em vertebrados noturnos não mamíferos.

Peixes, anfíbios e répteis

Em peixes, anfíbios e répteis identificam-se osciladores circadianos oculares, com as propriedades descritas para invertebrados, como moluscos e crustáceos. Mesmo sem tentar qualquer interpretação de caráter evolutivo, percebe-se que as modificações dos padrões anatômicos tomaram rumos bastante paralelos nos dois grupos zoológicos. Em ambos observa-se uma tendência à interiorização dos osciladores, que em grupos anteriores ocupam uma posição bastante periférica, em geral, junto aos olhos, ou então são estruturas visuais, como células retinianas, que adquiram função de osciladores (Golombek e Aguilar-Roblero, 2003).

Neste nível da escala filogenética aparece a função da glândula pineal como marcapasso circadiano. Além da função da retina e da pineal, como osciladores hierarquizados, identificam-se em certos peixes, anfíbios e nos répteis, especialmente nos lagartos, um conjunto de neurônios hipotalâmicos osciladores, que se pode considerar como precursores dos neurônios supraquiasmáticos de mamíferos (Golombek e Aguilar-Roblero, 2003).

Aves

Os ritmos diários são fundamentais para a organização temporal de comportamento e fisiologia das aves (Pittendrigh, 1993). Como vimos anteriormente seus sistemas de marca-passo circadiano são complexos quando comparados com os dos mamíferos, podendo estar relacionados com a complexidade e diversidade dos vários estilos de vida que as aves apresentam em uma variedade de ambientes diferentes (Gwinner e Brandstätter, 2001).

As aves percebem a informação sobre o ambiente fótico por fotorreceptores da retina, da glândula pineal e do hipotálamo (Cassone e Menaker 1984). Todos esses três componentes podem contribuir na regulação da ritmicidade fisiológica e comportamental. A glândula pineal, produzindo ritmicamente melatonina (Brandstätter, 2003), o oscilador hipotalâmico possivelmente age produzindo sinais neurais, e a retina ou produz melatonina periodicamente ou produz sinais neurais (Gwinner e Brandstätter, 2001).

Um exemplo de ave que utiliza pistas fóticas para seu deslocamento diário (dormitório coletivo → locais de alimentação → dormitório coletivo) é o Papagaio-do-mangue *Amazona amazonica*, espécie que se distribui amplamente pela América do Sul, e realiza esses deslocamentos em função dos horários do nascer e do pôr-do-sol (Moura, 2006).

Porque as aves voam e a massa corpórea é uma limitação, durante a estação não reprodutiva a maioria das aves inativa completamente seu sistema reprodutivo (ex. regressão gonadal), sendo capazes de alocar recursos a outras atividades sazonais como muda ou migração (Hildebrand, 1995; Dawson, King, Bentley e Ball, 2001). Assim como as aves, os morcegos também mostram um grau de regressão gonadal durante a época não reprodutiva (Hildebrand, 1995). Enquanto essa inativação completa do sistema reprodutivo durante a estação não reprodutiva garante benefícios energéticos, também impõe uma restrição temporal porque a reativação do sistema reprodutivo requer semanas ou, até mesmo, meses. Para neutralizar essa restrição temporal, animais que vivem em habitats sazonalmente previsíveis preparam-se para a próxima estação reprodutiva usando o fotoperíodo como um sinal confiável para seguir condições favoráveis (Dawson e cols., 2001). Esta descrição é baseada em estudos de espécies tais como o Estorninho *Sturnus vulgaris* (Young, Ball e Nelson, 2001) e a espécie tropical de codorna japonesa *Coturnix japonica* (Follett e Pearce-Kelly, 1990). Apesar da mudança no fotoperiodismo nos trópicos ser mais branda, as aves tropicais também são fotoperiódicas, como foi visto para a espécie africana Cartaxo-comum *Saxicola torquata axillaris* (Gwinner e Scheuerlein, 1999).

Através das pistas fornecidas pelo fotoperíodo, as aves restringirão sua reprodução aos momentos em que as condições ambientais estiverem favoráveis, porque elas têm altas taxas metabólicas e necessidades de dieta especializada para a manutenção dos filhotes (Dawson e cols., 2001). Portanto, a disponibilidade de alimento para ninhego é um fator significativo para o timing da reprodução em aves (Scheuerlein e Gwinner, 2002; Roenneberg e Merrow, 2002b). O período anual de reprodução em populações de aves tropicais é geralmente mais variável que em aves de latitudes maiores. Contudo, a maioria das espécies de aves estudadas tendem a ter uma discreta estação reprodutiva que é usualmente relacionada com o padrão anual de chuva, quando há alimentos em abundância (Hau, Wikelski, Gwinner e Gwinner, 2004).

Mamíferos

Em mamíferos, a informação de luminosidade na retina influencia o oscilador circadiano primário localizado no núcleo supraquiasmático via uma projeção neural distinta chamada de trato retino-hipotalâmico (Golombek e Aguilar-Roblero, 2003).

Um pré-requisito para um completo desenvolvimento da ritmicidade de recém-nascidos dessa classe é o ritmo circadiano intacto de sua mãe. Informações temporais provenientes da mãe parecem estar envolvidas no arrastamento do

núcleo supraquiasmático do feto, já que o ambiente uterino não é constante, estando submetido a inúmeras oscilações produzidas pelo organismo materno (hormônios, temperatura, suprimento de sangue) (Viswanathan e Davis, 1992).

É bastante provável que essa capacidade de arrastamento fetal tenha conseqüências adaptativas, preparando o organismo para características temporais do novo ambiente que irá enfrentar (Andrade e cols., 2003).

Quanto à produção de melatonina, esta varia de forma importante ao longo dos diversos momentos do desenvolvimento ontogenético, sendo, na espécie humana, máxima nos primeiros anos de vida, caindo no período que precede a puberdade e tornando-se mínima com a idade avançada (Andrade e cols., 2003). Este fato traz algumas conseqüências durante o envelhecimento tais como: aumento da fragmentação do sono, aumento da freqüência de cochilos diurnos, mudanças de fase do sono, com avanço de 1 hora mais cedo por dia (tendência a deitar cedo e levantar cedo), maior fadiga diurna e alteração nos sincronizadores sociais (rotinas de alimentação, sono, atividades físicas e outras) (Geib, Cataldo Neto, Wainberg e Nunes, 2003).

Adaptações temporais de alguns organismos ao ambiente: estado de dormência

Para os seres vivos, é geralmente vantajoso permitir-se entrar em estado de dormência durante períodos em que as condições ambientais não estão favoráveis, principalmente no que se refere à falta de alimentos (Randall e cols., 2000).

O termo estivação, refere-se a uma dormência em que algumas espécies de vertebrados e invertebrados entram em respostas a temperaturas ambientes elevadas e/ou perigo de desidratação. Caramujos terrestres como os dos gêneros *Helix* e *Otala* tornam-se dormentes durante longos períodos de umidade baixa após selar a entrada da concha pela secreção de um opérculo semelhante a um diafragma que retarda a perda de água por evaporação (Randall e cols., 2000).

Os peixes pulmonados africanos do gênero *Protopterus*, para sobreviverem em períodos de estiagem, em seus lagos secos, estivam no fundo semi-seco até que a próxima estação de chuva encharque a área. O peixe pulmonado prende-se em um "casulo", no qual um pequeno tubo liga a boca do peixe ao exterior para permitir a ventilação dos pulmões (Randall e cols., 2000).

Outro tipo de dormência profunda é a hibernação, que dura semanas ou mesmo vários meses em climas frios. A hibernação é comum em mamíferos das ordens Rodentia (ex. marmota *Marmota marmota*), Insectivora (ex. ouriço-cacheiro *Erinaceus europaeus*) e Chiroptera (ex. morcego-rato-grande *Myotis myotis*), que podem estocar reservas de energia suficientes para sobreviver aos períodos em que não há alimentação. Como poderia ser esperado, as funções corporais são bastante prolongadas no tempo abaixamento da temperatura corporal e menor a velocidade de conversão dos estoques de energia, como o tecido adiposo, em calor corporal (Randall e cols., 2000).

Assim, levando em consideração pistas ambientais e o relógio endógeno, os seres vivos podem antecipar condições ambientais desfavoráveis, preparando-se para melhor enfrentá-las.

O caso dos seres humanos

Como todos os seres vivos, os seres humanos também são rítmicos. Desde a Antigüidade as práticas humanas de caça e de pesca, assim como todas as culturas primitivas, incluíam sempre o conhecimento dos ritmos da natureza, especialmente das espécies a serem utilizadas como alimento ou serem evitadas por oferecer perigo (Do Val, 2003).

Os seres humanos são ativos durante o período do dia e, durante a noite apresentam uma maior disposição para o repouso ou período de sono (Martino, 2002). Porém, na sociedade moderna, a intensidade de luz doméstica durante a noite junto com, por exemplo, atividades sociais, assistir televisão até tarde da noite, e horários de trabalhos irregulares podem ser responsáveis pelo atraso na fase de sono e/ou uma fase inapropriada de sono relativa ao relógio endógeno, levando a alterações comportamentais e riscos à saúde das pessoas envolvidas (Lortie, Foret, Teiger e Laville, 1979; Arendt, 2003; Moser, Frühwirth, Penter e Winker, 2006). Efeitos diretamente ligados à privação de sono são: desânimo, fraqueza, insônia, sensação de “ressaca”, descontrole, irritabilidade, agressividade, ansiedade, tremor, alterações gastro-intestinais, obesidade e envelhecimento precoce (Rotenberg, Portela, Marcondes, Moreno e Nascimento, 2001). Além disso, a sonolência pode desencadear a diminuição de atenção e aumentar o risco de acidentes de trabalho (Gaspar, Moreno e Menna-Barreto, 1998; George e Sliley, 1999; Moreno, Fischer e Menna-Barreto, 2003).

Quando uma pessoa troca o dia pela noite, ela passa a dormir de dia, mas outros ritmos biológicos (o de temperatura, por exemplo) não se modificam instantaneamente, o que leva à chamada dessincronização interna. Isso se manifesta quando a pessoa tenta dormir de dia, mas se sente alerta: na realidade, ela precisa repousar no momento em que seu corpo se prepara para a vigília. Portanto, a duração de sono de um trabalhador noturno, por exemplo, é curta e pobre em qualidade (Lortie e cols., 1979). Além da dessincronização interna, outros fatores contribuem para isso, abrangendo desde o ambiente físico onde o sono se realiza, até os compromissos socialmente definidos que condicionam o dia a dia. Entre as condições ambientais que prejudicam o sono, o calor e o ruído são os mais freqüentemente referidos, às vezes aparecendo juntos, às vezes (Rotenberg e cols., 2001).

Para espécies diurnas, dormir à noite parece fazer parte da ordem natural das coisas. A alteração desta ordem é percebida pelo corpo ou pela mente, que se comunicam com a pessoa requisitando o sono (Rotenberg e cols., 2001). Outro fator importante que deve ser levado em consideração são as necessidades individuais de convívio social estritamente dependentes de alocação do tempo livre dos trabalhadores noturnos em períodos compatíveis com os da sociedade (Moreno e cols., 2003). A necessidade de dormir também adentra o fim de semana, prejudicando o lazer. No encontro e desencontro entre turnos de trabalho, a intimidade dos casais que convivem parece ser a mais comprometida. O ritmo de trabalho e o cansaço no fim de semana também afetam a relação com o cônjuge ou, mesmo, a oportunidade de encontrar um parceiro (Rotenberg e cols., 2001).

Dessa maneira, segundo o tempo biológico, as funções orgânicas diferem entre o dia e a noite, de forma que o trabalho ou outras atividades noturnas implicam alterações não só no organismo, mas também na vida social (Rotenberg e cols., 2001).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade, M. M. M., Menna-Barreto, L., e Louzada, F. (2003). Ontogênese da ritmicidade biológica. Em: N. Marques; L. Menna-Barreto. (Org.). *Cronobiologia: princípios e aplicações* (pp. 247-267). São Paulo: Edusp.
- Arendt, J. (2003). Importance and relevance of melatonin to human biological rhythms. *J. Neuroendocrinol.*, 15(4), 427-431.
- Brandstätter, R. (2003). Encoding time of day and time of year by the avian circadian system. *J. Neuroendocrinol.*, 15(4), 398-404.
- Capel, J., Lozano, R., Martínez-Zapater, J. M., e Jarillo, J. A. (2003). Ritmos y relojes circadianos de las plantas. *Ecosistemas*, 1. Obtido em 24 de agosto de 2006 do World Wide Web: <http://www.aeet.org/ecosistemas/031/revisiones2.html>.
- Carré, I. A. (1996). Biological timing in plants. *Sem. Cell Dev. Biol.*, 7(6), 775-780.
- Cassone, V. M., e Menaker, M. (1984). Is the avian circadian system a neuroendocrine loop? *J. Exp. Zool.*, 232(3), 539-549.
- Dawson, A., King, V. M., Bentley, G. E., e Ball, G. F. (2001). Photoperiodic control of seasonality in birds. *J. Biol. Rhythms*, 16(4), 365-380.
- Devlin, P. F. e Kay, S. A. (2001). Circadian photoperception. *Annu. Rev. Physiol.*, 63, 677-694.
- Do Val, F. C. (2003). O tempo no estudo de evolução. Em: N. Marques; L. Menna-Barreto. (Org.). *Cronobiologia: princípios e aplicações* (pp. 281-295). São Paulo: Edusp.
- Follett, B. K. e Pearce-Kelly, A. (1990). Photoperiodic control of the termination of reproduction in japanese quail (*Coturnix japonica*). *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 242(1305), 225-230.
- Foster, R. (1993). Photoreceptors and circadian systems. *Curr. Dir. Psychol. Sci.*, 2, 34-39.
- Foster R. G. (1998). Shedding light on the biological clock. *Neuron*, 20(5), 829-832.
- Gaspar, S., Moreno, C. e Menna-Barreto L. (1998). Os plantões médicos, o sono e a ritmicidade biológica. *Rev. Ass. Med. Brasil*, 44(3), 239-45.
- Geib, L. T. C., Cataldo Neto, A., Wainberg, R., e Nunes, M. L. (2003). Sono e envelhecimento. *R. Psiquiatr. RS*, 25(3), 453-465.
- Gern, W. A. e Karn, C. M. (1983). Evolution of melatonin's functions and effects. *Pineal Res. Rev.*, 1, 49-90.

- George, C. P. F., e Sliley, A. (1999). Sleep apnea e automobile crashes. *Sleep*, 22(6),790-95.
- Golombek, D. A. e Aguilar-Roblero, R. (2003). Mecanismos de temporização nos vertebrados. Em: N. Marques; L. Menna-Barreto. (Org.). *Cronobiologia: princípios e aplicações* (pp. 163-190). São Paulo: Edusp.
- Gwinner, E., e Scheuerlein, A. (1999). Photoperiodic responsiveness of equatorial and temperate-zone stonechats. *Condor* , 101(2), 347-359.
- Gwinner, E., e Brandstätter, R.(2001). Complex bird clocks. *Phil. Trans. R. Soc. London. B*, 356(1415), 1801-1810.
- Hall, J. C., e Rosbash, M. (1993). Oscillating molecules and how they move circadian clocks across evolutionary boundaries. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 90(12), 5382-5383.
- Hau, M., Wikelski, M., Gwinner, H., e Gwinner, E. (2004). Timing of reproduction in a Darwin's finch: temporal opportunism under spatial constraints. *Oikos*, 106(3), 489-500.
- Hildebrand, M. (1995). *Análise da estrutura dos vertebrados*. São Paulo: Atheneu, p. 414.
- Johnson, C. H., Golden, S. S., Ishiura, M., e Kondo, T. (1996). Circadian clock in prokaryotes. *Molecular Microbiol.*, 21(1), 5-11.
- Johnson, C. H., e Golden, S. S. (1999). Circadian programs in cyanobacteria: adaptiveness and mechanism. *Annu. Rev. Microbiol.*, 53, 389-409.
- Lortie, M., Foret, J., Teiger, C., e Laville, A. (1979). Circadian rhythms and behavior of permanent nightworkers. *Int. Arch. Occup. Environ. Health*, 44(1), 1-11.
- Markus, R. P., Afeche, S. C., Barbosa Jr., E. M., Lotufo, C. M. C., Ferreira, Z. S., e Cipola-Neto, J. (2003). Glândula pineal e melatonina. Em: N. Marques; L. Menna-Barreto. (Org.). *Cronobiologia: princípios e aplicações* (pp. 191-222). São Paulo: Edusp.
- Marques, M. D. (2003). Evolução da ritmicidade biológica. Em: N. Marques; L. Menna-Barreto. (Org.). *Cronobiologia: princípios e aplicações* (pp. 269-280). São Paulo: Edusp.
- Marques, M. D. (2003). Mecanismos de temporização em unicelulares, plantas e invertebrados. Em: N. Marques; L. Menna-Barreto. (Org.). *Cronobiologia: princípios e aplicações* (pp. 133-161). São Paulo: Edusp.
- Marques, M. D., Golombek, D. e Moreno, C. (2003). Adaptação temporal. Em: N. Marques; L. Menna-Barreto. (Org.). *Cronobiologia: princípios e aplicações* (pp. 55-98). São Paulo: Edusp.

- Martino, M. M. F. (2002). Estudo comparativo de padrões de sono em trabalhadores de enfermagem dos turnos diurno e noturno. *Rev. Panam. Salud Pública*, 12(2), 95-99.
- Menaker, M., Moreira, L. F., e Tosini, G. (1997). Evolution of circadian organization in vertebrates. *Braz. J. Méd. Biol. Res.*, 30(3), 305-313.
- Menna-Barreto, L. e Marques, N. (2002). O tempo dentro da vida, além da vida dentro do tempo. *Ciência e cultura*, 54 (2), 44-46.
- Menna-Barreto, L. (2003). O tempo na Biologia. Em: N. Marques; L. Menna-Barreto. (Org.). *Cronobiologia: princípios e aplicações* (pp. 26-29). São Paulo: Edusp.
- Millar, A. J., McGrath, R. B., e Chua, N. H. 1994. Phytochrome phototransduction pathways. *Annu. Rev. Genet.*, 28, 325-349.
- Moreno, C., Fischer, F. M., Menna-Barreto, L. (2003). Aplicações da Cronobiologia. Em: N. Marques; L. Menna-Barreto. (Org.). *Cronobiologia: princípios e aplicações* (pp. 321-336). São Paulo: Edusp.
- Moser, M., Frühwirth, M., Penter, R., e Winker, R. (2006). Why life oscillates – from a topographical towards a functional chronobiology. *Cancer Causes Control*, 17(4), 591-599.
- Moura, L. N. (2006). A influência do ciclo nictemeral no comportamento gregário do Papagaio-do-mangue *Amazona amazonica* em uma Ilha dos arredores de Belém, PA. Em: C. C. P. Paracampo; C. M. C. Magalhães; G. Assis; R. C. S. Brito; M. F. Garotti e cols. (Org.). Caderno de resumos da IX Semana Científica do Laboratório e Psicologia (pp. 7-8). Belém: Departamento de Psicologia Experimental.
- Mustonen, A. M. (2003). *Seasonality, photoperiod and nutritional status in the control of endocrinological weight-regulation*. PhD Dissertations in Biology, University of Joensuu, Finland.
- Natesan, A., Geetha, L., e Zatz, M. (2002). Rhythm and soul in the avian pineal. *Cell. Tissue Res.*, 309(1), 35-45.
- Panda, S., Hogenesch, J. B., e Kay, S. A. (2002). Circadian rhythms from flies to human. *Nature*, 417(), 329-335.
- Paietta, J. (1982). Photooxidation and the evolution of circadian rhythmicity. *J. Theor. Biol.*, 97(1), 77-82.
- Paranjpe, D. A., & Sharma, V. K. (2005). Evolution of temporal order in living organisms. *J. Circadian Rhythms*, 3(1), 7-19.
- Pittendrigh, C. S. (1965). On the Mechanism of the Entrainment of a circadian Clock by Light Cycles. Em: D. L. Arm (Org.). *Sciences and the Sixties* (pp. 96-111). Albuquerque : Proc. Cloudcroft Symp.

- Pittendrigh, C. S. (1993). Temporal organization: reflections of a Darwinian clock-watcher. *Annu. Rev. Physiol*, 55(), 17-54.
- Plautz, J. D., Kaneko, M., Hall, J. C, e Kay, S. A. (1997). Independent photoreceptive circadian clocks throughout *Drosophila*. *Science*, 278(5343),1632-35.
- Randall, D., Burggren, W., e French, K. (2000). *Fisiologia animal: mecanismos e adaptações* (4ª ed.). Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.
- Roenneberg, T., e Mellow, M. (2002a). "What watch?... such much!"* Complexity and evolution of circadian clocks. *Cell. Tissue Res.*, 309(1), 3-9.
- Roenneberg, T., e Mellow, M. (2002b). Life before the clock: modeling circadian evolution. *J. Biol. Rhythms*, 17(6), 495-505.
- Rotenberg, L., Portela, L. F., Marcondes, W. B., Moreno, C., e Nascimento C. P. (2001). Gênero e trabalho noturno: sono, cotidiano e vivências de quem troca a noite pelo dia. *Cad. Saúde Pública*, 17(3), 639-649.
- Rotenberg, L., Marques, N., e Menna-Barreto, L. (2003). História e perspectivas da Cronobiologia. Em: N. Marques; L. Menna-Barreto. (Org.). *Cronobiologia: princípios e aplicações* (pp. 31-53). São Paulo: Edusp.
- Scheuerlein, A., e Gwinner, E. (2002). Is food availability a circannual *zeitgeber* in tropical birds? A field experiment on stonechats in tropical Africa. *J. Biol. Rhythms*, 17(2),171-180.
- Sheeba, V., Sharma, V. K., e Joshi, A. (1999). Adaptive significance of circadian rhythms. *Resonance*, pp. 73-75.
- Shweiki, D. (2001). Earth-moon evolution: implications for the mechanism of the biological clock? *Medical Hypotheses*, 56(4), 547-551.
- Stanewsky R, KanekoM, Emery P, Beretta B, Wager-Smith K, e cols. (1998). The *cry(b)* mutation identifies cryptochrome as a circadian photoreceptor in *Drosophila*. *Cell*, 95(5), 681-92.
- Thain, S. C, Hall, A., e Millar, A. J. (2000). Functional independence of circadian clocks that regulate plant gene expression. *Curr. Biol.*, 10(16),951-56.
- Viswanathan, N. e Davis, F. C. (1992). Maternal entrainment of tau mutant hamsters. *J. Biol. Rhythms*, 7(1), 65-74.
- Yan, O.Y., Andersson, C. R., Kondo, T., Golden, S.S., Johnson, C. H, e Ishiura, M. (1998). Resonating circadian clocks enhance fitness in cyanobacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash)*, 95(15),8660-8664.
- Young, K. A., Ball, G. F., e Nelson, R. J. (2001). Photoperiod induced testicular apoptosis in european starlings (*Sturnus vulgaris*). *Biol. Reprod.*, 64(2),706-713.

Zordan, M. A., Rosato, E., Piccin, A., e Foster, R. (2001). Photic entrainment of the circadian clock: from *Drosophila* to mammals. *Semin. Cell Dev. Biol.*, 12(4), 317-328.