

www.ib.usp.br/revista

Revista da Biologia

Volume 5
Dezembro de 2010



Universidade de
São Paulo



Instituto de
Biociências

Sumário

Volume 5
Dezembro de 2010

1 REGULAÇÃO DA TEMPERATURA CORPORAL EM DIFERENTES ESTADOS
TÉRMICOS: ÊNFASE NA ANAPIREXIA

Carolina da Silveira Scarpellini e Kênia Cardoso Bicego

7 MODELOS COMPUTACIONAIS APLICADOS À NEUROCIÊNCIA COGNITIVA

Rodrigo Pavão

13 AMIGOS, AMIGOS, BANCAS À PARTE

Eleonora Trajano

16 AUTODEPURAÇÃO DOS CORPOS D'ÁGUA

Larice Nogueira de Andrade

20 HISTÓRICO DOS ESTUDOS SOBRE A MALACOFUNA FÓSSIL DA FORMAÇÃO
CORUMBATAÍ, BACIA DO PARANÁ, BRASIL

Rodrigo B. Salvador e Luiz R. L. Simone

25 FISILOGIA SENSORIAL

Felipe Viegas Rodrigues



Universidade de
São Paulo



Instituto de
Biociências

Expediente

Editor Executivo:

Welington Braz Carvalho Delitti

Coordenação:

Agustín Camacho Guerrero

Pedro Ribeiro

Rodrigo Pavão

Comissão Científica:

Editor Botânica: Déborah Yara Alves Cursino dos Santos e Lucia Soares-Silva

Editor Ecologia: Marcelo Luiz Martins Pompêo e Paulo Enrique Cardoso Peixoto

Editor Fisiologia: André Frazão Helene e Gilberto Fernando Xavier

Editor Genética e Biologia Evolutiva: Carlos Ribeiro Vilela

Editor Zoologia: Rui Cerqueira Silva e Sônia Godoy Bueno Carvalho Lopes

Consultores desse volume:

Agustín Camacho Guerrero

Amanda da Moraes Narcizo

Ananda Brito de Assis

André Frazão Helene

Andreas Betz

Arnaldo Cheixas-Dias

Carlos Eduardo Amancio

Daiane Gil Franco

Danilo Flores

Evelyn Loures de Godoi

Gustavo Requena Santos

João Paulo Matsumoto

José Eduardo Amoroso Rodriguez Marian

Laura Leal

Leandro C.S. Assis

Lucile Maria Floeter-Winter

Marcia Laguna

Meirielen Caroline da Silva

Olívia Mendonça Pimenta

Pedro Leite Ribeiro

Renato Sousa Recoder

Sérgio N. Stampar

Tatiana Hideko Kawamoto

Thaís Diniz-Reis

Thallita Oliveira de Grande

REGULAÇÃO DA TEMPERATURA CORPORAL EM DIFERENTES ESTADOS TÉRMICOS: ÊNFASE NA ANAPIREXIA

Carolina da Silveira Scarpellini^{1,2}, Kênia Cardoso Bicego¹

¹ Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal, FCAV, UNESP – Jaboticabal, SP, Brasil

² Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, USP – São Paulo, SP, Brasil

¹ carolinascarpellini@gmail.com

Editores responsáveis:

André Frazão Helene e Gilberto Fernando Xavier

Recebido 24set09 / Aceito 14set10 / Publicação inicial 30dez10

Resumo. Indiscutivelmente a temperatura é um dos principais fatores que afetam os processos fisiológicos e bioquímicos. Por isso, o estudo de como os animais regulam sua temperatura corporal (T_c) e respondem às alterações da temperatura ambiente é imprescindível. Os cinco estados térmicos definidos até o momento incluem eutermia, hipo e hipertermia (queda e aumento, respectivamente, da T_c devido à incapacidade de mantê-la sem variação), febre e anapirexia (aumento e queda regulados, respectivamente, da T_c). Nesta revisão são apresentados alguns dados clássicos e recentes sobre mecanismos termorreguladores envolvidos nesses estados térmicos e especial atenção é direcionada à anapirexia, um estado menos conhecido e que tem atraído a atenção dos pesquisadores devido ao seu potencial terapêutico.

Palavras-chave. Área pré-óptica, hipóxia, receptores opióides.

BODY TEMPERATURE REGULATION IN DIFFERENT THERMAL STATES: FOCUS ON ANAPYREXIA

Abstract. Temperature is certainly one of the major factors that affect biochemical and physiological processes. So, the investigation of how animals regulate body temperature (T_b) and respond to changes in ambient temperature is indispensable. There are five thermal states defined up to date that include euthermia, hypo and hyperthermia (forced fall and increase of T_b, respectively), fever and anapyrexia (regulated increase and fall of T_b, respectively). In this review, we present some classic and recent data about thermoregulatory mechanisms involved in those thermal states with special attention directed to anapyrexia, a phenomenon that has attracted the interest of researchers due to its potential therapeutic benefits.

Keywords. Preoptic area, hypoxia, opioid receptors

1. INTRODUÇÃO

Poucos fatores ambientais têm tanta influência sobre a fisiologia animal como a temperatura. A temperatura corporal (T_c) afeta de tal forma os parâmetros fisiológicos e bioquímicos que sua manutenção torna-se especialmente importante (Randall e col., 2000. Branco e col., 2005).

A maioria das espécies endotérmicas – mamíferos e aves – praticamente não altera sua T_c diante de uma ampla faixa de flutuação da temperatura ambiente (T_a), por meio de mecanismos termorreguladores autonômicos e comportamentais. Por outro lado, grande parte dos ectotermos – peixes, anfíbios, répteis e alguns invertebrados – depende de fontes externas de energia térmica (como a radiação solar) para a regulação da T_c, isto é, seu principal mecanismo termorregulador é o comportamental. Tais animais não são capazes de manter sua T_c sem alteração diante das flutuações da T_a (Bicego e col., 2007), pois, ao contrário dos endotermos, apresentam taxa metabólica e isolamento térmico reduzidos.

Os mecanismos termorreguladores autonômicos permitem que o organismo evite variações em sua T_c mesmo que a T_a sofra grandes alterações. Entre esses mecanismos

estão os de ganho (conservação e produção) e os de perda de energia na forma de calor (Branco e col., 2005). A conservação de energia térmica nos mamíferos ocorre principalmente por vasoconstrição periférica e piloereção. Já a produção de energia térmica, além do resíduo obrigatório do metabolismo basal, pode ser resultado do tremor da musculatura esquelética, pela não produção de trabalho muscular, ou de mecanismos independentes de tal tremor. Estes últimos podem ocorrer: no tecido adiposo marrom de mamíferos placentários – importante para os de pequeno tamanho, recém-nascidos ou aclimatados ao frio – e no músculo esquelético de aves (Bicudo e col., 2002; Bicego e col., 2007). Finalmente, os mecanismos de perda de energia térmica são basicamente: vasodilatação periférica, sudorese (importante para humanos, eqüinos, bovinos, entre outros) e ofego (essencialmente em cães, gatos, ovelhas e aves) (Bicego e col., 2007).

O mecanismo termorregulador comportamental é considerado o mais antigo na escala filogenética. Está relacionado ao contato com superfícies mais quentes ou frias ou à procura por ambientes com temperaturas de conforto, ou ainda à adoção de posturas corporais que facilitem ou evitem a troca de calor entre o

animal e o ambiente. Por exemplo, ratos expostos a um ambiente quente apresentam comportamento de espalhar saliva sobre os pêlos aumentando dessa forma a perda de calor por evaporação da saliva (Bícego e col., 2007).

Atualmente, tem-se observado um grande avanço no entendimento dos mecanismos neurais envolvidos na termorregulação, especialmente de mamíferos e em estados fisiopatológicos como febre e anapirexia. Desse modo, nessa revisão serão abordados alguns aspectos do controle da Tc pelo sistema nervoso central (SNC), além da apresentação dos 5 estados térmicos descritos até o momento. Ainda, uma sessão será destinada à anapirexia, um estado térmico ainda pouco conhecido, mas que tem despertado o interesse dos pesquisadores devido ao seu potencial terapêutico.

2. PAPEL DO HIPOTÁLAMO NA REGULAÇÃO DA Tc

Dados sugerem que nos vertebrados os mecanismos termorreguladores são controlados pelo SNC, principalmente por uma região que se situa na transição entre o diencéfalo e o telencéfalo de vertebrados, chamada área pré-óptica do hipotálamo anterior (APO).

A APO contém neurônios sensíveis ao calor (C), que aumentam sua atividade com o aumento da temperatura, inibindo mecanismos de ganho e ativando mecanismos de perda de energia sob a forma de calor. Também possui neurônios insensíveis à variação da temperatura (I) (Matsuda e col., 1992; Boulant, 1998), que dependem de uma redução na atividade dos

neurônios C para que seus efeitos sobre os mecanismos termorreguladores sejam evidentes (Fig 1; Boulant, 2006).

Na Fig. 1 é apresentado um esquema do possível mecanismo neuronal hipotalâmico de regulação da Tc baseado em dados recentes (Boulant, 2006) e no modelo proposto inicialmente por Hammel (1965). O modelo atual sugere que os neurônios C aumentem sua frequência de disparos com o aumento da Tc (linha vermelha do gráfico 1) enquanto a atividade dos I praticamente não se altera (linha verde do gráfico 1). Diante de uma elevação da temperatura ambiente ou corporal, quando os receptores cutâneos e/ou espinais sensíveis ao aumento de temperatura são ativados, a atividade dos C se sobrepõe à dos I (Fig. 1; gráfico 1) causando estimulação da perda e inibição da produção de energia térmica (Fig. 1, gráficos 2 e 3) levando à manutenção da Tc. Por outro lado, frente ao frio, quando os receptores cutâneos e/ou espinais de frio são ativados, há inibição da atividade dos C, tornando menos preponderante seu efeito sobre os efetores (c e f) em relação à influência dos I (Fig 1; gráfico 1). Isso leva a redução de perda e aumento de produção de energia térmica (Fig. 1, gráficos 2 e 3) com conseqüente manutenção da Tc.

Considera-se que a APO exerça desta forma um importante papel integrador de todas as informações térmicas vindas das várias regiões do organismo, além de ser inerentemente sensível a alterações térmicas locais (Matsuda e col., 1992; Boulant, 1998).

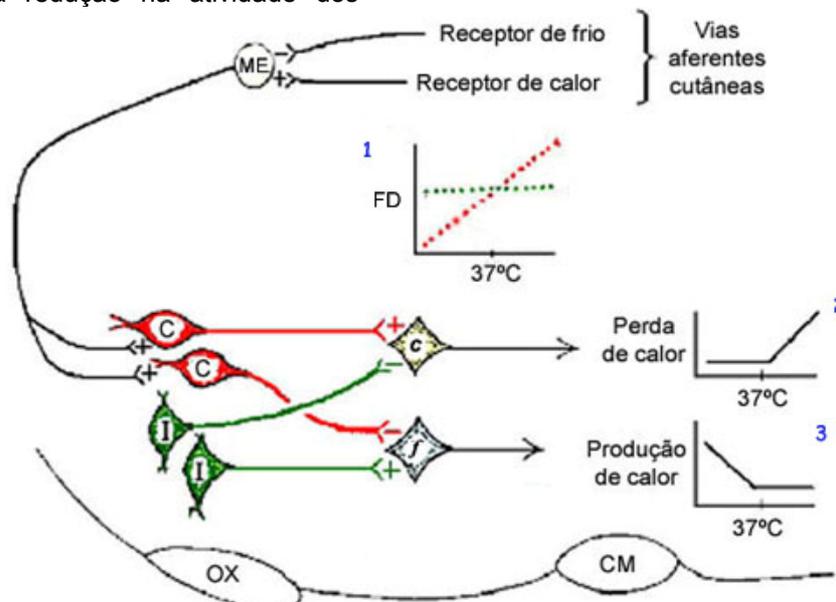


Fig. 1 – Esquema da modificação sugerida por Boulant (2006) ao modelo neuronal proposto por Hammel em 1965 para explicar o mecanismo hipotalâmico de regulação da temperatura corporal. C, neurônio sensível ao aumento de temperatura; I, neurônio insensível à variação de temperatura; c, neurônio efector indutor de perda de energia na forma de calor; f, neurônio efector indutor de produção de energia na forma de calor; ME, neurônio do corno dorsal da medula espinhal; OX, quiasma óptico; CM: corpo mamilar. O gráfico 1 mostra a frequência de disparos (FD) dos neurônios C e I em relação à temperatura hipotalâmica. E os gráficos 2 e 3 mostram as mudanças termorreguladoras (perda e produção de energia na forma de calor) de acordo com a temperatura hipotalâmica. (+) sinapses excitatórias (-) sinapses inibitórias. (Adaptado de Boulant, 2006)

3. ESTADOS TÉRMICOS

Atualmente, existem 5 estados térmicos descritos: eutermia, hiper e hipotermia, febre e anapirexia (Gordon, 2001; Branco e col., 2005). Eutermia é o termo que se refere à condição em que o animal (em repouso) apresenta a Tc típica da espécie, empregando ou não energia metabólica extra, isto é, além daquela já consumida pelo metabolismo basal, para a manutenção da Tc. Quando o animal mantém a Tc apenas por meio do metabolismo basal, dizemos que este se encontra dentro da zona termoneutra, isto é, aquela faixa de Ta de conforto térmico. Por exemplo, a Tc em eutermia é aproximadamente 36-37°C para humanos (não se esquecendo que há variações circadianas) e, geralmente, a zona termoneutra para humanos adultos nus, encontra-se entre 28 e 30°C (Blatteis, 1998). Dessa forma, energia extra é utilizada quando a Ta está acima ou abaixo da zona termoneutra.

Quando ocorre aumento ou redução extremos da Ta, a Tc pode acompanhar essas alterações e não mais se manter em eutermia, mesmo com a ativação de mecanismos de perda ou de ganho de energia térmica, o que se caracteriza por quadros de hipertermia e hipotermia, respectivamente. Estas são condições resultantes de falhas do sistema termorregulador em manter o estado eutérmico. Finalmente, os outros dois estados térmicos (febre e anapirexia) referem-se a alterações **reguladas** da Tc. No primeiro caso, mecanismos de ganho de energia térmica (Kluger, 1991; Cooper, 1995) são ativados para elevar a Tc e desenvolver febre, diferentemente da hipertermia, na qual mecanismos de perda de energia são ativados. Por outro lado, ocorre ativação de mecanismos de perda de energia térmica para reduzir a Tc durante anapirexia, ao contrário do estado de hipotermia (Gordon, 2001; Steiner e Branco, 2002). Nesse contexto, há situações em que uma alteração regulada da Tc, como a febre durante uma infecção ou a anapirexia durante uma queda do aporte de O₂, é mais vantajosa para o organismo, do que a manutenção da eutermia.

A resposta febril é uma reação fisiopatológica resultante, dentre outros fatores, do contato com agentes infecciosos ou inflamatórios. Tal elevação da Tc traz vários benefícios ao organismo, como o aumento das funções do sistema imune e da sobrevivência.

Por outro lado, queda de Tc, que pode ocorrer em condições de baixa disponibilidade de água, alimento e/ou oxigênio, como durante períodos de estivação, hibernação, torpor, exposição a grandes altitudes ou isquemia tecidual, confere benefícios ao organismo que se refletem no aumento da sobrevivência durante esses períodos hostis (Bícego e col., 2007). Se todas essas condições induzem anapirexia, ainda não está esclarecido.

4. ANAPIREXIA

Apesar de existirem vários estímulos que parecem induzir anapirexia, como mencionado acima, a hipóxia (queda da pressão parcial de O₂) é o mais estudado dentre estes. O oxigênio é crucial para o metabolismo oxidativo e para a síntese de ATP. Dessa forma, o fornecimento adequado de oxigênio para os tecidos é um desafio para os organismos aeróbios, pois um déficit pode produzir lesões celulares irreversíveis (López-Barneo e col., 2001).

Por outro lado, muitos animais podem enfrentar situações de hipóxia durante a vida, seja devido à exposição ambiental (ex: elevadas altitudes, tocas) ou à insuficiência circulatória, respiratória e/ou metabólica, como durante a apnéia obstrutiva do sono, doenças pulmonares obstrutivas crônicas, traumatismos cranianos ou acidentes vasculares encefálicos (Bao e col., 1997; Reissmann e col., 2000; Gordon, 2001). A habilidade dos organismos em sustentar as funções celulares vitais em situações como estas varia amplamente entre os animais. Pode-se observar, nos vários grupos de vertebrados e até em um organismo unicelular, o *Paramecium caudatum*, a existência da capacidade de gerar respostas adaptativas à hipóxia, que ajudam a minimizar os efeitos deletérios da deficiência de oxigênio (Wood, 1995). Uma dessas respostas parece ser a anapirexia (Steiner e Branco, 2002). Durante a anapirexia ocorre diminuição do consumo de oxigênio (lembrando que esta é uma resposta vantajosa numa condição hipóxica), da formação de radicais livres e de edema tecidual, além de redução da toxicidade de várias substâncias, o que constitui efeito protetor para tecidos isquêmicos (Gordon, 2001). Além disso, ocorre atenuação da hiperventilação e do aumento do débito cardíaco (Wood, 1995; Steiner e Branco, 2002) e inibição da termogênese (Mortola e Gautier, 1995; Gautier, 1996; Barros e col., 2001), respostas de alto custo energético. Neste sentido, os benefícios da anapirexia refletem-se no aumento da sobrevida durante exposição à hipóxia, o que já foi observado em ratos (Wood, 1995, Wood e Stabenau, 1998), camundongos (Artru e Michenfelder, 1981), lagartos (Hicks e Wood, 1985) e no *Paramecium* (Malvin e Wood, 1992).

Sabe-se que a queda de Tc induzida por hipóxia é resultado de um decréscimo na produção de energia térmica e um aumento na perda desta por calor (Gautier e col., 1987; Barros e col., 2001; Tattersall e Milson, 2003). Isto indica que tal queda da Tc induzida pela hipóxia é um mecanismo **regulado**, e não uma ausência de controle por causa da baixa disponibilidade de oxigênio. Vários estudos mostram que quando animais de diversas espécies (ectotérmicos e endotérmicos) são submetidos à hipóxia e colocados em um gradiente de temperatura (uma câmara onde existem várias opções de Ta), estes

selecionam regiões mais frias do que normalmente o fariam em uma situação controle (Wood, 1991; Bicego e col., 2007). A seleção de uma Ta mais baixa contribui para a queda da Tc. Essa é mais uma evidência de que a anapirexia não é uma falha no sistema termorregulador como a hipotermia.

Num contexto clínico, em situações em que o O₂ constitui um fator limitante, como hemorragia, anemia, isquemia, envenenamento e em alguns procedimentos cirúrgicos, como cirurgias cardíacas e traumas cranianos, uma das terapêuticas empregadas é a hipotermia forçada (Schwab e col., 1997; Holzer e col., 1997, Gordon, 2001; Kline e col., 2004), como forma de facilitar a recuperação e o tratamento do paciente. Entretanto, a hipotermia forçada, apesar de seus benefícios terapêuticos, apresenta uma desvantagem que é o aumento do gasto energético (diferentemente da anapirexia) do paciente em resposta ao resfriamento forçado, o que torna necessário o uso de agentes farmacológicos inibidores das respostas de produção de energia térmica (Gordon, 2001).

Dessa forma, o conhecimento dos mecanismos envolvidos na anapirexia é relevante tanto para o melhor entendimento dos processos termorreguladores e metabólicos em condições encontradas naturalmente quanto para uma possível aplicação clínica.

Foram descritos alguns mediadores químicos da anapirexia induzida por hipóxia atuando na região anteroventral da APO (AVPO – sítio pré-óptico envolvido no desenvolvimento da anapirexia e da febre), tais como: dopamina (Barros e col., 2004), serotonina (Gargaglioni e col., 2005), óxido nítrico (Steiner e col., 2002) e opióides endógenos (Scarpellini e col., 2009). Por outro lado, adenosina (Barros e Branco, 2000) e monóxido de carbono (Paro e col., 2001) parecem atuar em algum outro sítio no SNC para induzir e inibir, respectivamente, a anapirexia hipóxica.

Recentemente, acrescentou-se à lista de mediadores da anapirexia hipóxica, opióides endógenos atuando em receptores kappa, mi e delta na AVPO (Scarpellini e col., 2009). Foi demonstrado que os receptores kappa participam da indução da queda de Tc durante exposição à hipóxia e os receptores mi e delta estão envolvidos no retorno da Tc ao estado eutérmico após o término do estímulo hipóxico (Scarpellini e col., 2009).

Em suma, a anapirexia parece ser o resultado da ação de agentes químicos indutores e inibidores da queda de Tc, atuando no SNC. Na Fig. 2 está representada uma resposta anapirética típica de ratos sob exposição aguda (60 minutos) a uma mistura gasosa contendo 7% de oxigênio, mostrando os mediadores envolvidos no desenvolvimento da anapirexia e no retorno ao estado eutérmico pós hipóxia.

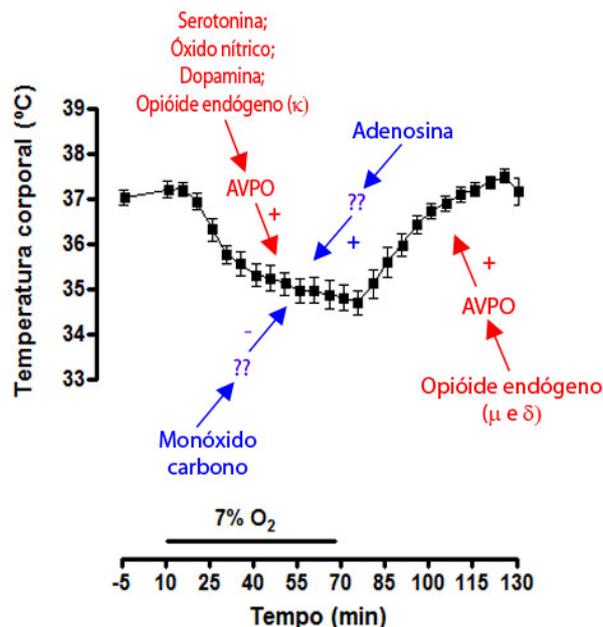


Fig. 2 – Gráfico de resposta típica da queda de Tc frente à hipóxia (7% O₂) por 1h em ratos. Em vermelho estão evidenciados os agentes que atuam na área pré-óptica anteroventral (AVPO) induzindo (+) a redução da Tc durante a exposição à hipóxia (serotonina, óxido nítrico, dopamina e opióides endógenos atuando em receptor κ) e o retorno da Tc aos valores basais após o término da hipóxia (opióides endógenos atuando em receptores μ e δ). Além desses, outros agentes (em azul) atuam no sistema nervoso central, em sítios ainda não descritos (??), estimulando (adenosina; +) e inibindo (monóxido de carbono; -) tal resposta anapirética. Fonte: Branco e col., 2006; Scarpellini e col., 2009

5. CONCLUSÃO

É interessante notar que, grande avanço tem sido observado em relação ao entendimento dos mecanismos termorreguladores nos últimos anos, mas ainda há muito que se pesquisar nesse campo, como as vias específicas (sensores, processamento central e efetores) envolvidas em cada estado térmico, inclusive na anapirexia. Quanto a essa última, os resultados do nosso estudo (Scarpellini e col., 2009) juntamente com os dados da literatura (revisado por Branco e col. 2006 e Bicego e col., 2007) indicam que a APO é uma região encefálica chave para a redução da Tc durante a exposição à hipóxia, onde atua uma combinação de agentes indutores e inibidores de tal resposta.

Agradecimentos. FAPESP.

Bibliografia

- Akil, H., Watson, S. J., Young, E., Khachaturian, H. e Walker, J. M. (1984). Endogenous opioides: biology and function. *Annual Review of Neuroscience* 7, 223-255.
- Appelbaum, B. D. e Holtzman, S. G. (1986). Stress-induced changes in the analgesic and thermic effects of opioid peptides in the rat. *Brain Research* 377, 330-336.
- Artru, A. A., e Michenfelder, J. D. (1981) Influence of hypothermia or hyperthermia alone or in combination with pentobarbital and phenytoin on survival time in hypoxic mice. *Anesthesia and Analgesia* 60, 867-870.

- Bao, G., Randhawa, P. M. e Fletcher, E. C. (1997). Acute blood pressure elevation during repetitive hypocapnic and eucapnic hypoxia in rats. *Journal of Applied Physiology* 82(4), 1071-1078.
- Blatteis, C. M., (1998). Body temperature. In: Blatteis, C. *Physiology and Pathophysiology of Temperature Regulation*. Singapore : World Scientific 13-22.
- Barros, R. C. H. e Branco, L. G. S. (2000). Role of central adenosine in the respiratory and thermoregulatory responses to hypoxia. *Neuroreport* 11,193-197.
- Barros, R. C., Zimmer, M. E. e Branco, L. G., Milsom, W. K. (2001). Hypoxic metabolic response of the golden-mantled ground squirrel. *Journal of Applied Physiology* 91(2), 603-612.
- Barros, R. C. H., Branco, L. G. S. e Cárnio, E. C. (2004). Evidence for thermoregulation by dopamine D1 and D2 receptors in the anteroventral preoptic region during normoxia and hypoxia. *Brain Research* 1030(2), 165-171.
- Bicego, K. C., Barros, R. C. H. e Branco, L. G. S. (2007). Physiology of temperature regulation: Comparative aspects. *Comparative Biochemistry and Physiology* 147, 616-639.
- Bicudo, J. E. P. W., Bianco, A. C. e Vianna, C. R. (2002). Adaptive thermogenesis in hummingbirds. *Journal of Experimental Biology* 205, 2267-2273.
- Boulant, J. A. (1998). Neural thermal reception and regulation of body temperature. In: Blatteis, C. *Physiology and Pathophysiology of Temperature Regulation*. Singapore :World Scientific 93-105.
- Boulant, J. A (2006). Neuronal basis of Hammel's model for set-point thermoregulation. *Journal of Applied Physiology* 100,1347-1354.
- Branco, L. G. S., Steiner, A. A. e Bicego, K. C. (2005). Regulação Endócrina da Temperatura Corporal. In: Antunes-Rodrigues, J., Moreira, A. C., Elias, L. L. K., Castro, M. *Neuroendocrinologia Básica e Aplicada*. São Paulo: Guanabara Koogan, 64-80.
- Branco, L. G. S., Gargaglioni, L. H. e Barros, R. C. H. (2006). Anapnoea during hypoxia. *Journal of Thermal Biology* 31, 82-89.
- Broccardo, M. e Improta, G. (1992). Hypothermic effect of D-Ala-deltorphin II, a selective δ opioid receptor agonist. *Neuroscience Letters* 139, 209-212.
- Cavicchini, E., Candeletti, S. e Ferri, S. (1988). Effects of dynorphins on body temperature of rats. *Pharmacological Research communications* 20, 603-604.
- Cooper, K. E. (1995). *Fever and antipyresis: the role of the nervous system*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Gargaglioni, L. H., Steiner, A. A. e Branco, L. G. S. (2005). Involvement of serotonergic receptors in the anteroventral preoptic region on hypoxia-induced hypothermia. *Brain Research* 1044, 16-24.
- Gautier, H., Bonora, M., Schultz, S. A. e Remmers, J. E. (1987). Hypoxia-induced changes in shivering and body temperature. *Journal of Applied Physiology* 62(6), 2477-2484.
- Gautier, H. (1996). Interactions among metabolic rate, hypoxia, and control of breathing. *Journal of Applied Physiology* 81, 521-527.
- Gordon, C. J. (2001). The therapeutic potential of regulated hypothermia. *Emergency Medicine Journal* 18, 81-89.
- Hammel H. T.(1965). Neurons and temperature regulation. In: Yamamoto, W. S., e Brobeck, J. R. *Physiological Controls and Regulations*. Philadelphia: Saunders 71-97.
- Handler, C. M., Geller, E. B. e Adler, M. W. (1992). Effect of mu-, kappa-, and delta-selective opioid agonists on thermoregulation in the rat. *Pharmacology Biochemistry and Behavior* 43, 1209-1216.
- Handler, C. M., Piliero, T. C., Geller, E. B. e Adler, M. W. (1994). Effect of ambient temperature on the ability of mu-, kappa- and delta-selective opioid agonists to modulate thermoregulatory mechanisms in rat. *Journal of Pharmacological and Experimental Therapeutics* 268, 847-855.
- Hicks, J. W. e Wood, S. C. (1985). Temperature regulation in lizards: effects of hypoxia. *American Journal of Physiology* 248, 595-600.
- Holzer, M., Behringer, W., Schorkhuber, W., Zeiner, A., Sterz, F., Laggner, A. N., Frass, M., Siostrozzonek, P., Ratheiser, K. e Kaff, A. (1997). Mild hypothermia and outcome after CPR. Hypothermia for Cardiac Arrest (HACA) Study Group. *Acta Physiologica Scandinavica Supplement* 111, 55-58.
- Jordan, B., e Devi, L. A. (1998). Molecular mechanisms of opioid receptor signal transduction. *British Journal of Anaesthesia* 81, 12-19.
- Kline, A. E., Massucci, J. L., Dixon, C. E., Zafonte, R. D. e Bolinger, B. D. (2004). The therapeutic efficacy conferred by the 5-HT(1A) receptor agonist 8-Hydroxy-2-(di-n-propylamino)tetralin (8-OH-DPAT) after experimental traumatic brain injury is not mediated by concomitant hypothermia. *Journal of Neurotrauma* 21(2), 175-85.
- Kluger, M. J. (1991). Fever: role of pyrogens and cryogens. *Physiological Review* 71, 93-127.
- López-Barneo, J., Pardal, R. e Ortega-Sáenz, P. (2001) Cellular mechanisms of oxygen sensing. *Annual Review of Physiology*. 63, 259-287.
- Malvin, G. M. e Wood, S. C. (1992). Behavioral hypothermia and survival of hypoxic protozoans *Paramecium caudatum*. *Science*. 255,1423-25.
- Matsuda, T., Hori T. e Nakashima. T. (1992). Thermal and PGE₂ sensitivity of the organum vasculosum lamina terminalis region and preoptic area in rat brain slices. *The Journal of Physiology* 454, 197-212.
- Mortola, J. P., Gautier, H. (1995). Interaction between metabolism and ventilation: effects of respiratory gases and temperature. In: Dempsey, J. A. e Pack, A. I. *Regulation of breathing*. Nova York:Marcel De&er 1011-1064.
- Paro, F. M., Steiner, A. A. e Branco, L. G. (2001). Thermoregulatory responses to hypoxia after inhibition of the central carbon monoxide-heme oxidase pathway. *Journal of Thermal Biology* 26, 339-343.
- Randall, D., Burggren, W. e French, K. (2000). *Eckert - Fisiologia Animal*. 4ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 729 p.
- Reissmann, H. K., Ranieri, V. M., Goldberg, P. e Gottfried, S. B. (2000) Continuous positive airway pressure facilitates spontaneous breathing in weaning chronic obstructive pulmonary disease patients by improving breathing pattern and gas exchange. *Journal of Intensive Care Medicine* 26,1764-1772.
- Scarpellini, C, S., Gargaglioni, L. H., Branco, L. G. S. e Bicego, K. C. (2009). Role of preoptic opioid receptors in the body temperature reduction during hypoxia. *Brain Research*. 1286, 66-74.
- Schwab, M., Bauer, R. e Zwiener, U. (1997). Physiological effects and brain protection by hypothermia and cerebrolisin after moderate forebrain ischemia in rats. *Experimental and Toxicologic Pathology* 49, 105-116.
- Spencer, R. L., Hruby, V. J. e Burks, T. F. (1988) Body temperature response profiles for selective mu, delta, and kappa opioid agonists in restrained and unrestrained rats. *The Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutics* 246, 92-101.
- Steiner, A. A. e Branco, L. G. S. (2002) Hypoxia-induced anapnoea: implications and putative mediators. *Annual Review of Physiology*. 64, 263-288.
- Steiner, A. A., Rocha, M. J. A. e Branco, L. G. S. (2002). A neurochemical mechanism for hypoxia-induced anapnoea. *American Journal of Physiology* 283, 1412-1422.
- Tattersall, G. e Milsom, W. K. (2003). Transient peripheral warming accompanies the hypoxic metabolic response in the golden-mantled ground squirrel. *The Journal of Experimental Biology* 206, 33-42.
- Xin, L., Geller, E. B. e Adler, M. W. (1997). Body temperature and analgesic effects of selective mu and kappa opioid receptor agonists microdialyzed into rat brain. *Journal of*

Pharmacology and Experimental Therapeutics 281, 499-507.

Wood, S. C. (1991). Interaction between hypoxia and hypothermia Annual Review of Physiology 53, 71-85.

Wood, S. C. (1995). Oxygen as a modulator of body temperature. Brazilian Journal of Medical and Biological Research. 28, 1249-1256.

Wood, S. C, e Stabenau, E. K. (1998). Effect of gender on thermoregulation and survival of hypoxic rats. Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology 2(2), 155-158.

MODELOS COMPUTACIONAIS APLICADOS À NEUROCIÊNCIA COGNITIVA

Rodrigo Pavão

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, USP – São Paulo, SP, Brasil
rpavao@gmail.com

Editores responsáveis:

André Frazão Helene e Gilberto Fernando Xavier

Recebido 15dez09 / Aceito 14set10 / Publicação inicial 30dez10

Resumo. A ciência trabalha com modelos o tempo todo, assim como a neurociência cognitiva, que usa modelos para o estudo de funções mentais como a memória e a atenção. No entanto, a criação de modelos para cada uma das funções mentais é apenas uma das estratégias de estudo. A modelagem computacional é uma estratégia de construção de modelos centrada nos processos envolvidos nessas funções mentais; esses modelos são então estruturados através do desenvolvimento de algoritmos capazes de executar tais processos. A teoria de detecção de sinais pode ser usada na geração desses modelos, que podem ser aplicados no estudo da memória e atenção de modo a gerar os comportamentos envolvidos, sem a necessidade das separações presentes nos modelos tradicionais. Assim, a visão defendida aqui é a de que há grande similaridade entre essas funções cognitivas, de modo que seria vantajoso compreender tais fenômenos através da adoção de um mesmo modelo geral que fizesse a tradução dos processos neurofisiológicos para o comportamento.

Palavras-chave. Modelagem, atenção, memória, aprendizagem, teoria de detecção de sinais.

COMPUTATIONAL MODELS APPLIED TO COGNITIVE NEUROSCIENCE

Abstract. Science deals with models all the time, as well as cognitive neuroscience, which uses models for studying mental functions as memory and attention. However, creating models of each mental function is just one of the strategies of study. Computational modeling is a strategy of building models of the processes involved in such mental functions; these models are then structured by developing algorithms capable of performing such procedures. The signal detection theory can be used in the generation of computational models that can be applied in the study of memory and attention in order to generate the behaviors involved, without the need for the separations present on traditional models. Thus, the view advocated here is that there is great similarity between these cognitive functions, so that would be advantageous to understanding these phenomena adopt the same general model that makes the translation of the neurophysiological processes for behavior.

Keywords. Modeling, attention, memory, learning, signal detection theory.

Modelos de funções cognitivas são representações simplificadas das faculdades mentais. Os modelos propostos pela área de neurociência cognitiva descrevem sistemas (como memória, atenção, emoção etc.) e também as interações entre estes sistemas. Adicionalmente, os modelos podem representar características adicionais desses sistemas como as estruturas neuroanatômicas e os mecanismos neurofisiológicos envolvidos. Serão apresentados sucintamente duas funções cognitivas e alguns dos seus modelos tradicionais.

Exemplo 1 - Memória

Diversos modelos tentaram identificar a existência de múltiplas formas de memória associadas a sistemas neurais distintos, cada qual com diferentes características. Por exemplo, o modelo proposto por Atkinson e Shiffrin (1971), atualmente em desuso, define três tipos de estocagem mnemônica, incluindo (1) registros sensoriais, o primeiro estágio da percepção, cujo conteúdo seria transferido para (2) registros de curta duração, que consiste de um armazenamento temporário das informações, que poderiam vir a ser transferidas para (3) um

registro de longa duração (Figura 1). Nessa concepção, a informação fluiria através de estágios sucessivos de processamento, podendo ser estocada em uma memória de longa duração, o último estágio da cascata.



Figura 1 – Modelos de memória com estágios de estocagem sucessivos (modificado de Atkinson e Shiffrin, 1971).

No entanto, contrariamente a essa proposta de que a informação passaria sucessivamente por esses três estágios, há evidência de que a informação poderia fluir para memória de longa duração independentemente de sua permanência na memória de curta duração. Essa evidência é sintetizada pelo achado de que pacientes amnésicos apresentam memória de longa duração prejudicada e memória de curta duração preservada, enquanto pacientes com lesões no córtex frontal ou parietal apresentam o quadro oposto (Baddeley e Warrington, 1970).

Assim, como alternativa aos registros sensoriais e de curta duração do modelo de

memória (estágios 1 e 2 do modelo de Atkinson e Shiffrin), Baddeley e Hitch (1974) propuseram o modelo de memória operacional para descrever a retenção temporária e manipulação de informações. Esse modelo descreve um sistema de controle de atenção, o executivo central, auxiliado por dois sistemas de suporte responsáveis pelo arquivamento temporário e pela manipulação de informações, um de natureza vívido-espacial e outro de natureza fonológica (Figura 2).



Figura 2 – Modelo de memória operacional (modificado de Baddeley e Hitch, 1974).

Adicionalmente, como alternativa ao registro de longa duração (estágio 3 do modelo de Atkinson e Shiffrin) é concebido o sistema de memória de longa duração. Este pode ser dividido em conhecimento explícito e conhecimento implícito, com base na dupla dissociação envolvendo pacientes com lesões ou disfunções no lobo temporal medial (amnésicos, com lembrança da informação sob forma passível de relato verbal prejudicada e capacidade de desempenho habilidoso preservada; isto é, prejuízo exclusivamente explícito) e nos gânglios basais (parkinsonianos, com quadro inverso ao dos amnésicos; prejuízo exclusivamente implícito). Esses subsistemas podem ainda ser adicionalmente subdivididos (para mais detalhes sobre sistemas de memória em Pavão, 2008) (Figura 3).



Figura 3 – Modelo de memória de longa duração (modificado de Squire e Knowton, 1995).

Exemplo 2 - Atenção

Modelos da função atencional são menos consensuais que os modelos de memória. O debate existe, por exemplo, no modo em que ocorreria essa seleção: 1) como filtro (permitindo processamento adicional de apenas uma parte da informação transmitida pelo sistema sensorial), 2) filtro atenuador (manutenção do sinal a ser processado, associado à redução dos demais sinais não atendidos (isto é, que não receberam atenção), ou 3) intensificador (amplificação do sinal a ser processado, associado à manutenção dos demais sinais não atendidos) (Figura 4). Além disso, a seleção do que seria processado preferencialmente poderia ocorrer em diferentes níveis do sistema nervoso – desde o sistema sensorial até as áreas integrativas.

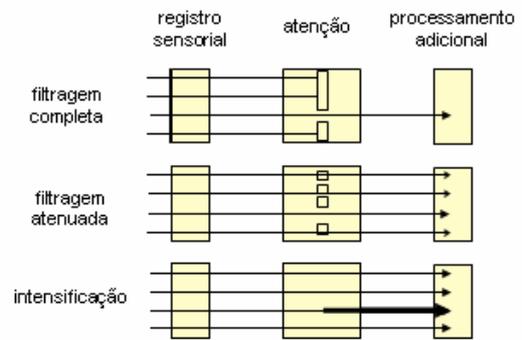


Figura 4 – Seleção por filtros simples, atenuador ou amplificador (acima) (modificado de Helene e Xavier, 2003).

Há também o debate sobre como ocorre o direcionamento da atenção. Este tem sido diferenciado entre atenção manifesta, que envolve direcionamento das superfícies sensoriais para o estímulo, e atenção encoberta, que envolveria apenas mecanismos centrais, sem direcionamento sensorial (Posner, 1980). O modelo dos mecanismos centrais de direcionamento atencional diferencia direcionamento exógeno (quando a atenção é automaticamente direcionada pelo estímulo) do direcionamento endógeno (quando a atenção é direcionada por ação voluntária do indivíduo), envolvendo diversas estruturas com diferentes funções (Aston-Jones e col., 1999; Posner e col., 1987) (Figura 5 – esquerda). Há ainda a interpretação de que a atenção seja um processo de seleção modulado pelo registro do passado, expectativa e funções superiores (LaBerge, 1989) (Figura 5 – direita).

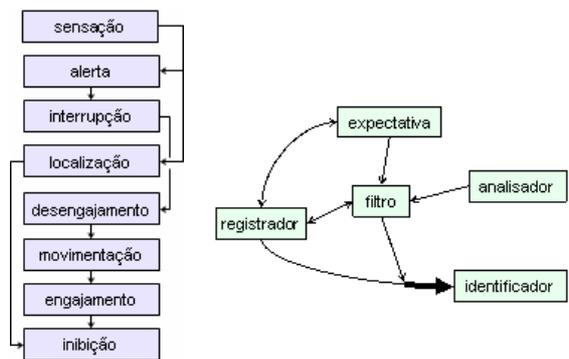


Figura 5 – Modelo de etapas do direcionamento da atenção visual (esquerda) (modificado de Posner, 1987). Interação do filtro atencional com outros processos cognitivos (direita) (modificado de LaBerge, 1989).

Construção de modelos cognitivos

A estratégia aplicada na neurociência cognitiva de assumir que existem módulos para cada uma das funções cognitivas tem seu ganho na organização do estudo da cognição. Essa abordagem levou à criação de modelos para cada uma dessas faculdades cognitivas, facilitando a compreensão dessas funções; porém, é clara a interação (e até mesmo sobreposição) entre as

diversas funções cognitivas. Isso sugere que talvez a estratégia de estudo centrada nas funções não seja a mais eficiente.

Essa interação/sobreposição permite que se investigue as funções cognitivas correlatas sob um mesmo prisma, isto é, adotando um mesmo modelo básico das computações ou processos envolvidos. A área da neurociência computacional aborda diretamente as computações realizadas em funções cognitivas. Um dos modelos dessa área de estudo será apresentado aqui, a teoria de detecção de sinais, que é aplicável de modo similar a diferentes funções cognitivas como atenção e memória (incluindo suas subdivisões).

De fato, a estreita relação entre atenção e memória já foi apresentada previamente por Helene e Xavier (2003). A visão a ser defendida aqui, entretanto, é que a computação dessas duas funções é de tal modo similar que haveria ganho na compreensão e na previsão de fenômenos através da adoção de um mesmo modelo geral que fizesse a tradução da neurofisiologia para o comportamento.

Modelagem Computacional

A neurociência cognitiva tem usado a modelagem computacional como ferramenta para explicação e entendimento dos mecanismos neurais subjacentes às funções cognitivas, por meio da implementação de programas de computador que traduzem modelos abstratos em simulações concretas de processos cognitivos. Uma ampla gama de processos pode ser modelada computacionalmente, desde a neurofisiologia neuronal até as computações envolvidas em funções cognitivas complexas. A modelagem computacional tem, portanto, um grande potencial na simulação de processos de integração incluindo os níveis da neurofisiologia, neuroanatomia e neuropsicologia, podendo oferecer *insights* sobre as computações envolvidas no funcionamento integrado de redes neuronais e na determinação do comportamento.

Um modelo computacional que vem sendo aplicado cada vez mais frequentemente nas neurociências é a teoria de detecção de sinais, que será apresentada a seguir.

Teoria de Detecção de Sinais

A teoria de detecção de sinais é uma adaptação da teoria de decisão estatística para o campo da percepção (Swets e col., 1961). Uma estratégia interessante de explicação dessa teoria é o uso do exemplo do diagnóstico de tumor por um médico observando imagens de tomografia computadorizada (adaptado de Heeger, 2007).

A interpretação de imagens de tomografia é difícil e demanda bastante treino. Em razão dessa dificuldade, há sempre incerteza sobre o julgamento. Pode existir um tumor (sinal presente) ou não (sinal ausente). O médico pode ver o tumor (resposta “sim”) ou não (resposta

“não”). Existem quatro possibilidades, duas boas (identificação e rejeição corretas) e duas ruins (omissão e alarme falsos) (Figura 6).

	resposta “sim”	resposta “não”
sinal presente	acerto	omissão
sinal ausente	alarme falso	rejeição correta

Figura 6 – Combinações possíveis entre presença/ausência de sinal e resposta sim/não da teoria de detecção de sinais. Acertos (sinal presente, resposta “sim”) e rejeições corretas (sinal ausente e resposta “não”) são positivos; alarmes falsos e omissões são negativos.

Dois fatores são fundamentais para a decisão: a aquisição de informação e o critério

A *aquisição de informação*, no nosso exemplo, se dá pela observação das imagens da tomografia: formato, cor, textura etc. do tecido observado. Com bastante treino, o médico consegue obter informação suficiente dessas imagens. Além disso, outros métodos poderiam ser usados, como ressonância magnética, que poderiam fornecer informação adicional. A aquisição de informação define a resposta interna (explicada mais adiante no texto).

O *critério*, por outro lado, é mais subjetivo ao próprio médico. Dois médicos diferentes com mesma capacidade de análise, observando o mesmo exame, podem ter diferentes opiniões sobre o que fazer. Um deles pode assumir que estará perdendo a oportunidade de fazer um diagnóstico precoce que pode significar a diferença entre a vida e a morte, e que um alarme falso poderia resultar em uma operação de rotina para biópsia; e, nesse contexto, opta pela resposta “sim”. Outro médico pode assumir que cirurgias desnecessárias, mesmo de rotina, são ruins, caras, estressantes etc.; e, nesse contexto, pode adotar uma postura mais conservadora e optar pela resposta “não”. Este último médico deixará de diagnosticar pacientes com tumor, principalmente em estágios iniciais, mas estará reduzindo o número de cirurgias desnecessárias. Assim, o critério não se refere à informação, mas sim à decisão que será tomada com essa informação.

Adicionalmente, existem ruídos que são processados juntamente com o sinal. Ruídos, no nosso exemplo, correspondem às limitações da técnica, ou algo no tecido sadio que é similar ao tumor. Além disso, o médico também exibe variações na maneira pela qual analisa o exame. A soma do sinal com os ruídos determina a resposta interna.

A *resposta interna* poderia ser colocada de forma mais concreta, supondo que o médico possuía “neurônios-tumor” que têm a frequência de disparo (em *spikes/s*) aumentada ao ver exame com evidência de tumor. Note que apesar de este ser um exemplo bastante didático, é bem

pouco provável que o processamento realmente se dê desse modo. No entanto, é bastante certo que o reconhecimento de tumores em exames de tomografia envolva atividade diferenciada em alguns circuitos neurais de médicos neurologistas. A atividade diferenciada nos circuitos neurais referentes ao reconhecimento de sinais será referido como resposta interna.

O processo pode ser formalizado como representado na Figura 7. A curva à esquerda expressa apenas ruído (tecido sadio), e a curva à direita expressa sinal (tumor presente) mais ruído. A abscissa representa a resposta interna, e a ordenada a probabilidade de ocorrência. Numa situação envolvendo apenas ruído haverá, em média, 10 unidades de resposta interna; porém, algumas vezes pode haver bem mais do que isso, i.e., até 18 ou 19 unidades de resposta interna. De maneira similar, numa situação envolvendo ruído mais sinal pode haver menos do que 20 unidades de resposta interna, podendo gerar uma sobreposição entre as curvas das duas condições.

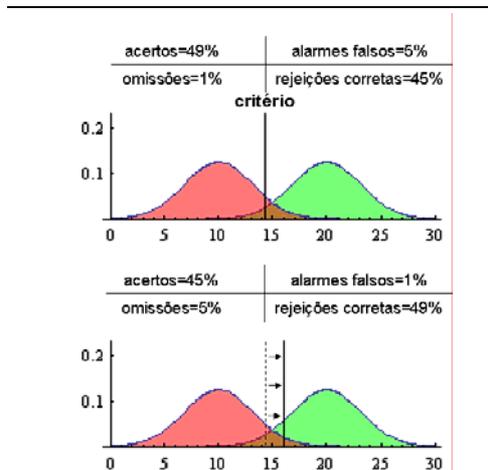
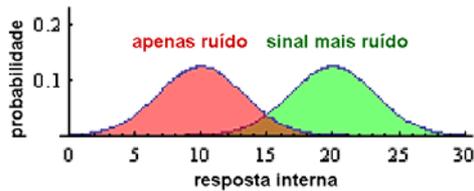


Figura 7 – Resposta interna do observador (no exemplo, o médico que analisa os exames) para as condições apenas ruído (tecido sadio) e sinal (tumor) mais ruído (acima). Dois médicos com a mesma habilidade podem adotar critérios distintos, levando a mais acertos e mais alarmes falsos (centro) ou menos alarmes falsos e menos acertos, i.e., omissões (abaixo).

Exemplo 1 - Memória e a Teoria de Detecção de Sinais

A teoria de detecção de sinais tem sido usada nos modelos formais de aprendizagem e memória. O modelo apresentado por Berry e col. (2008), por exemplo, expressa valores de familiaridade amostrados em uma distribuição normal (análogo à resposta interna) a cada item.

A familiaridade exprime a força da memória que, na prática, pode ser entendida como a facilidade de lembrar este item.

O treinamento de um item específico gera o aumento do valor da familiaridade daquele item (Figura 8); assim, assume-se que a média da familiaridade é maior para itens treinados do que para itens não treinados, já que a familiaridade aumenta face a exposições repetidas do item em questão.

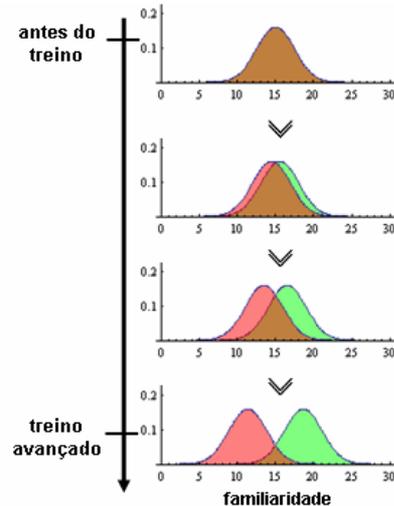


Figura 8. Ao longo do treino os valores de familiaridade são alterados, fazendo com que itens inicialmente indiferenciados (parte superior) tornem-se paulatinamente distintos (parte inferior).

O valor de familiaridade é usado para fazer julgamentos de reconhecimento (“já vi” se valor de “f” (familiaridade) for maior que um dado critério, e “não vi” se “f” for menor que o critério). A familiaridade é usada também para obter medidas de pré-ativação, por exemplo, o tempo de resposta para o item (Figura 9).

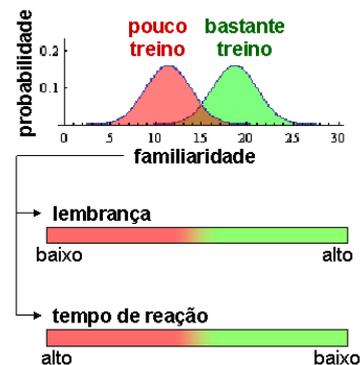


Figura 9 – Familiaridade para um item em função da quantidade de treino e seu reflexo sobre a lembrança e o tempo de reação. Esse modelo pode ser aplicado a diversas situações em que tradicionalmente se julga como necessários os sistemas de memória explícita (lembrança de lista de palavras, ou diferencial palavras apresentadas de não-apresentadas – inserindo critério de distinção dessas categorias) e implícita (como executar o mais rápido possível uma seqüência completa de posições, p.ex., 1-2-3-4, ou modificada, p.ex., 1-2-3-9).

Exemplo 2 - Atenção e a Teoria de Detecção de Sinais

A aplicação dos conceitos da teoria de detecção de sinais ao estudo da atenção leva à sugestão de que a atenção atua aumentando a resposta interna aos estímulos selecionados (Figura 10 – acima). Esse tipo de abordagem é bastante utilizada em experimentos de detecção de contraste (isto é, diferença de cor e brilho entre o estímulo e o fundo), havendo relatos de alterações neurofisiológicas associadas a estímulos aos quais a atenção foi direcionada. Por exemplo, quando a atenção é direcionada para um dado estímulo, a taxa de disparos de neurônios isolados aumenta em relação à apresentação de um estímulo de mesmo contraste, porém, sem o direcionamento da atenção ao mesmo (Kim e col., 2007) (Figura 10 – abaixo).

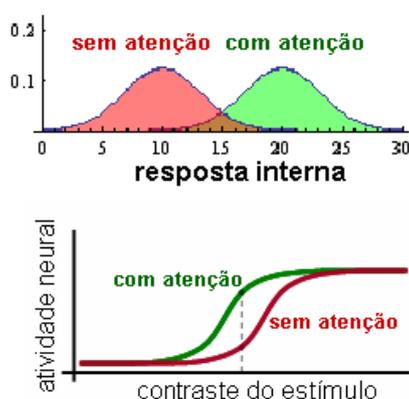


Figura 10 – Acima: distribuição de probabilidades da resposta interna, conforme a teoria de detecção de sinais aplicada à atenção. Abaixo: resposta neural a estímulos aos quais a atenção foi ou não direcionada; note na linha cinza pontilhada os diferentes níveis de atividade neural para estímulo de mesmo contraste quando atendidos e não atendidos. (Modificado de Kim e col., 2007).

Assim, da mesma maneira como apresentado anteriormente para memória, os processos atuantes na função atencional também podem ser modelados pela teoria de detecção de sinais. A seleção de estímulos envolvendo a facilitação do processamento (possibilitando a emissão de respostas mais rápidas ou melhor detecção de estímulos) poderiam, inclusive, ser interpretados como fundamentados na mesmas computações que os presentes nas funções de memória. De fato, o experimento de Kim e col. (2007) consiste em apresentar uma pista indicando o lado provável de apresentação do estímulo (que pode ter diferentes contrastes) que se assemelha ao experimento de aprendizagem de seqüências de posições (em que estímulos anteriores indicam qual é o provável próximo estímulo); assim, parece bastante plausível o uso do mesmo modelo.

Conclusão

O princípio de utilização de modelos científicos é reduzir a complexidade dos fenômenos a serem estudados. A neurociência cognitiva avançou no estudo de funções como memória e atenção elaborando modelos usualmente centrados na distinção entre sistemas e subsistemas. Pouco esforço foi feito no sentido de apresentar as semelhanças entre os processos desempenhados pelas diferentes funções. A modelagem computacional tem preenchido exatamente essa lacuna, evidenciando computações semelhantes em funções distintas. A teoria de detecção de sinais, por exemplo, é um modelo que tem se mostrado capaz de atuar desse modo; de fato, a generalidade dessa teoria é tal que outros processos cognitivos poderiam vir a ser modelados vantajosamente. Nesse modelo, o processamento de estímulos seria facilitado de acordo com respostas internas; ou seja, os tempos de resposta, lembrança, detecção etc. seriam definidos pelo grau de preparação prévio do sistema nervoso. Esse grau de preparação é dado pela estrutura e atividade dos circuitos neurais. Assim, a força das sinapses, a quantidade ou a sincronização da atividade elétrica, entre outros, definiriam a facilidade de resposta aos eventos.

Agradecimentos. André Frazão Helene, Gilberto Fernando Xavier, Pedro Leite Ribeiro e Tatiana Hideko Kawamoto pelos comentários e sugestões.

Bibliografia

- Aston-Jones, G.S., Desimone R., Driver, J., Luck, S. J. e Posner, M. I. (1999) Attention. In: Zigmond, J. Z e col. (ed.) *Fundamental Neuroscience*. San Diego: Academic Press, 1385-1409.
- Atkinson, R.C. e Shiffrin, R. M. (1971) The control of short-term memory. *Scientific American* 225, 82-90.
- Baddeley, A. D. e Hitch, G. (1974). Working memory. In: Bower, G. A. (Ed.). *The Psychology of Learning and Motivation*. New York: Academic Press. 8, 47-89.
- Baddeley, A. D., Warrington, E.K. (1970). Amnesia and the distinction between long-and short- term memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*. v. 9, p. 176-189.
- Berry, C.J., Shanks, D.R., e Henson, R.N.A. (2008). A unitary signal-detection model of implicit and explicit memory. *Trends in Cognitive Sciences*. 12, 10.
- Heeger, D. (2007). Signal Detection Theory. Disponível no sítio eletrônico <http://www.cns.nyu.edu/~david/handouts/sdt/sdt.html>
- Helene, A. F. e Xavier, G. F. (2003). A construção da atenção a partir da memória. *Revista Brasileira de Psiquiatria*, 25(Supl.II), 12-20.
- Kim, Y.J., Grabowecy, M., Paller, K, Muthu K, Satoru Suzuki S (2007). Attention induces synchronization-based response gain in steady-state visual evoked potentials. *Nature Neuroscience* 10, 117 – 125.
- LaBerge, D. e Brown, V. (1989). Theory of attentional operations in shape identification. *Psychological Review*, 96, 101-124.
- Pavão (2008). Aprendizagem e memória. *Revista da Biologia*, 1, 16-20.

Posner, M. I., Inhoff, A. W., Friedrich, F. J. e Cohen, A. (1987) Isolating attentional systems: A cognitive-anatomical analysis. *Psychobiology*, 15, 107-121.

Posner, M.I. (1980). Orienting of attention, *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32:2-25.

Squire, L.R. e Knowlton, B.J. (1995). Memory, hippocampus, and brain systems. In Gazzaniga, M S (Ed.). *The cognitive neurosciences*. Cambridge, A Bradford Book, 825-837.

Swets. J. A., Tanner, W. P. Jr e Birdsall, T. G. (1961). Decision processes in perception. *Psychology Review*. 68, 301-40.

AMIGOS, AMIGOS, BANCAS À PARTE

Eleonora Trajano

Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, USP– São Paulo, SP, Brasil
etrajano@usp.br

Editor responsável:

Sônia Godoy Bueno Carvalho Lopes

Recebido 25mai10 / Aceito 19out10 / Publicação inicial 30dez10

Resumo. São discutidos aspectos éticos relativos à formação de bancas examinadoras, com foco na presença de ex-orientadores e co-autores de candidatos. Vieses e parcialidade são brevemente analisados no contexto da evolução humana, chegando à questão da discriminação. Argumenta-se que, para evitar conflitos de interesse, deve-se evitar a presença tanto de amigos (no sentido do favorecimento) como de inimigos (definidos no sentido da rejeição, levando ao desfavorecimento de candidatos) nas referidas bancas. Finalmente, questiona-se co-autoria como fator de predição de amizade.

Palavras-chave. Ética, bancas examinadoras, critérios para formação, conflito de interesses, relação co-autorias / amizade.

ON THE PRESENCE OF ADVISORS ON UNIVERSITY SELECTION COMMITTEES

Abstract. Ethical aspects are discussed concerning the formation of examining boards, focusing on the presence of former advisors and co-authors of the candidates. Bias and partiality are reviewed in the context of human evolution, also taking into account to the issue of discrimination. It is argued that, to avoid conflict of interests, it should be avoided the presence of both friends (in the sense of favored) and enemies (in the sense of rejection) in these committees. Finally, co-authorship nature is questioned as a predictor of friendship.

Keywords. Ethics, examination committees, criteria for composing selection committees, conflict of interest, relationship between co-authorship/friendship.

Há tempos a Universidade discute a questão dos conflitos de interesses nas bancas de concursos, focando principalmente a questão da participação de ex-orientadores. Hoje o assunto ultrapassou os limites dos campi e atingiu a grande mídia, que vem explorando, de forma sensacionalista e sem uma discussão qualificada, processos como o recurso para anulação de concurso para cargo de Professor Doutor junto ao Museu de Zoologia da USP, impetrado pela perdedora inconformada e recentemente divulgado em jornais impressos de grande circulação, como a Folha de São Paulo. Passa-se ao ataque sumário contra as universidades, expostas como antros de egos inflados e favorecimentos escusos, sem uma discussão conceitual e filosófica mais ampla e sem uma análise apropriada das situações particulares. Juízes extrapolam suas competências e legislam sobre questões que não atendem aos dispositivos legais (p. ex., não há dispositivos proibindo pessoas não-aparentadas de participarem de bancas acadêmicas), dando provimento a recursos de candidatos que se julgam prejudicados, o que geralmente ocorre depois destes não serem aprovados no concurso em questão (e não antes, como deveria ocorrer se o candidato efetivamente se sentisse prejudicado pela banca em si, e não pelo resultado a ele desfavorável).

De fato, a questão do conflito de interesses pertence ao campo da Ética e não ao da Lei, no seu sentido jurídico. Portanto, falemos de Ética. P. Singer, filósofo, professor de bioética e renomado defensor dos direitos dos humanos e

não humanos, traz uma definição interessante de ética aplicada: trata-se do conjunto de ações e decisões que levam em consideração os interesses do “Outro” (Singer, 2001, entre outros). No caso de concursos, quem são os interessados cujos interesses devem ser levados em consideração, e quais são esses interesses legítimos, que devemos considerar? Podemos considerar que o interesse legítimo de cada candidato é contar com um julgamento justo, não tendo suas chances de indicação diminuídas pelo favorecimento de outro candidato (um interesse ilegítimo, por interferir no direito do Outro, é ser favorecido). Os interesses do conjunto traduzem-se em que ninguém seja favorecido ou prejudicado por vieses alheios ao mérito acadêmico. Evidentemente, temos de levar em consideração também o interesse da instituição que receberá o candidato indicado, que, no caso de uma universidade como a USP, é o de receber o indivíduo com o melhor equilíbrio de capacidades em Pesquisa, Ensino e Extensão para o cargo em concurso. Ou seja, eticamente, o mérito acadêmico deve ser analisado no contexto do interesse da instituição, que não se restringe a receber o docente com maior mérito curricular, mas que também se enquadre no perfil acadêmico desejado. Portanto, a pura e simples análise quantitativa, não contextualizada, de um currículo fere os interesses na instituição, portanto fere a Ética. Daí o julgamento através da análise aprofundada, acompanhada de arguição, de memoriais previsto na grande maioria dos concursos.

Bem, falemos agora dos prejuízos legítimos, cuja responsabilidade de evitar cabe à instância que aprova as bancas. Tais prejuízos são claramente decorrentes de vieses não acadêmicos. Há algo que ninguém questiona: Queremos imparcialidade! Mas será que isto existe?

Através de milhares de anos da evolução humana, fomos selecionados para preferir membros de nosso próprio grupo social – é questão de sobrevivência, vital em qualquer momento de limitação de recursos. Ou seja, somos naturalmente parciais em favor de nossa “tribo”, o que explica preferências individuais, mas não justifica eticamente decisões no contexto da escolha por mérito. Desdobramentos da existência de vieses dessa natureza incluem o sexismo – ninguém ignora que mulheres têm sido historicamente excluídas de atividades e profissões para as quais são consideradas menos aptas ou menos eficientes que os homens em função de características supostamente ligadas ao gênero: menor agressividade, menor disponibilidade para dedicação à profissão etc.. Até mesmo ideais socialistas equivocados são evocados em argumentos do tipo: vamos dar o cargo ou vantagem para esse indivíduo, pois ele foi desfavorecido, precisa mais, é casado e/ou tem filhos – solteiros(as) sem filhos conhecem muito bem esse tipo de discriminação, que fere a ética e invalida os princípios básicos da meritocracia. E assim por diante, podemos listar um número imenso de tipos de discriminação, ou preconceitos, que atuam consciente ou inconscientemente em nossas decisões.

Pode-se argumentar que amizade é um viés muito forte, determinante mesmo. Assim, no caso das bancas acadêmicas, o que tem sido levantado é basicamente o problema das amizades, já que ninguém, em sã consciência, admitiria a possibilidade de outros tipos de viés, como a discriminação por gênero, etnia, classe social etc.. Novamente, o que é amizade? São laços sociais mais fortes entre indivíduos dentro de um grupo, tratando-se, mais uma vez, de vínculo social de natureza adaptativa, observado igualmente em animais não-humanos sociais – por exemplo, dentro dos grupos matriarcais do vampiro comum, *Desmodus rotundus*, duplas de fêmeas estabelecem laços mais fortes, cooperando mais frequentemente entre si que com as demais (Greenhall, 1988). Na divisão de trabalho de sociedades progressivamente mais numerosas e complexas, tais laços são fundamentais para a sobrevivência da espécie: é possível que mulheres que cooperam no cuidado à prole devam permanecer juntas mais tempo, enquanto os homens mais aptos para a caça devam aliar-se mais fortemente e assim por diante. Enfim amizade também é biológica.

A questão é: que fatores determinariam o estabelecimento desses laços? Por que

selecionamos tais e tais pessoas para serem nossos amigos? Nas culturas modernas onde recursos básicos (alimento, abrigo, acesso a parceiros reprodutivos) deixaram de ser limitantes, outros fatores passaram a ser determinantes na nossa escolha, multiplicando-se o número de variáveis envolvidas nas mesmas. Laços acadêmicos dentro de uma área de pesquisa são apenas um entre esses muitos fatores. A experiência individual diz que isso é verdadeiro: dentro do leque mais ou menos amplo de amigos de cada um, o número daqueles com os quais trabalhamos diretamente em uma cooperação que resulta em produtos em co-autoria não é necessariamente alto. Conversamente, nem todos os co-autores são nossos amigos, muitas vezes nem sequer os conhecemos suficientemente bem para estabelecer qualquer tipo de laço emocional que possa influir no julgamento de um candidato.

Amigos versus inimigos?

Esta discussão vem sendo pautada basicamente por impressões e extrapolações. É preciso migrar para o campo da Razão, da Lógica, que dá as únicas bases possíveis para decisões éticas – ao contrário da percepção mais freqüente, Ética, como subárea da Filosofia, é racionalidade (Singer, 2001).

É bastante claro que não existe a dicotomia maquiavélica “amigos versus inimigos”. O que se observa é um contínuo, tendo em um extremo os amigos no sentido, que aqui nos interessa, da preferência (que pode levar ao favorecimento) e, no outro, os inimigos no sentido mais amplo da rejeição do indivíduo em si (levando ao desfavorecimento, consciente ou não), que extrapola o sentido clássico da “vendetta”, daquele que tem a intenção de prejudicar. [note-se que, sendo o Outro o foco das decisões éticas, o resultado sobre esse outro é que importa, sendo irrelevantes os motivos dos que tomam tais decisões – um paralelo no campo do Bem-Estar Animal refere-se aos maus tratos, à medida que o sofrimento é o mesmo não importando se esses maus tratos foram infringidos por ignorância, negligência ou sadismo – Trajano & Silveira, 2008].

Dentro desse contexto, o que se procuraria é basicamente eliminar, na formação das bancas, os extremos do contínuo. Um princípio ético básico é o da equanimidade: qualquer esforço no sentido de excluir amigos deve ser acompanhado de esforço equivalente (o que implica em igual eficácia – novamente, é o resultado que importa) de retirar os inimigos. Ou seja, se não é possível excluir inimigos, não se sustenta eticamente a exclusão apenas dos amigos.

Chegamos aqui em outro problema crucial: como reconhecer uns e outros? No caso dos amigos, a auto-declaração costuma funcionar bem. Socialmente, ter muitas amizades traz

prestígio – quem tem muitos amigos pode ter muito a oferecer no balanço de trocas de benefícios, que regula as relações sociais no nível mais básico de nossa natureza animal (muitos sociobiólogos duvidam da existência do altruísmo “verdadeiro”). Já possuir muitos inimigos pode gerar desconfiança – o que tem essa pessoa de errado? Sentimentos de inimizade tendem a ser dissimulados, inclusive como parte de uma estratégia social perfeitamente compreensível: enquanto os vínculos de amizade devem ser declarados para permitir a esperada reciprocidade, as inimizades não devem sê-lo pelo motivo inverso – ninguém deseja retribuição de inimizade.

Para compreender melhor essa questão, é relevante pensar nos fatores que regem amizades e inimizades, situando orientação e co-autoria no contexto da formação de bancas que avaliam mérito acadêmico e adequação para cargos e funções. É intuitivo, e provavelmente verdadeiro, que amizades reais (e não pseudo-amizades oportunistas), cujo impacto em uma situação potencial de conflito de interesses é previsível, nascem da combinação de uma pluralidade de fatores, desde fatores históricos, de coincidências na vida e interesses e gostos em comum até a convivência acadêmica e admiração mútua, com oportunidades para cooperação científica. A mesma variedade de fatores aplica-se às inimizades, e mérito acadêmico não é desprezível à medida que pode gerar ressentimento. Ademais, traços de personalidade completamente desvinculados desse mérito podem atrair respectivamente mais amigos ou inimigos: por exemplo, pessoas muito francas, que dizem abertamente o que pensam, tendem a atrair mais sentimentos negativos que aquelas mais cordatas e reservadas, ou mais simpáticas e que evitam sistematicamente confrontos. Sem entrar no mérito desses diferentes perfis psicológicos, o fato é que eles também são fonte de vieses: afinal, o que é mais importante ou interessante para a instituição: um encrenqueiro esclarecido ou uma pessoa que não cria problemas? A questão não é de modo algum trivial, e reforça a importância de se tratar de forma simétrica os extremos do contínuo amizades – inimizades (no sentido preferência – rejeição).

Temos aqui um problema complexo: o tratamento simétrico é um pré-requisito ético, mas aplicado a entidades que não são exatamente simétricas. Isto está bem ilustrado em uma frase de filosofia eletrônica (recebida em um desses emails de ampla circulação), que impressionou pela verdade implícita: “Amigos vem e vão, inimigos se acumulam”. Proponho aqui uma explicação biológica: nas condições prevalentes na pré-história, quando atributos físicos, de saúde e idade, eram muito importantes nas atividades cooperativas, os laços de amizade deviam ser mais frouxos para permitir ajustes a

mudanças temporais nesses atributos. Por outro lado, uma vez perdida a confiança, é arriscado colocar a própria sobrevivência nas mãos do outro.

Enfim, reconhecer um inimigo é muito mais difícil que um amigo, mas isto não justifica a incoerência filosófica e lógica de se ignorar a observância da simetria nas exclusões visando evitar conflitos de interesses.

Finalmente, cabe abordar uma questão mais específica e aplicada à discussão atual sobre os critérios de seleção de bancas: qual o valor da ocorrência de, ou mesmo do número de trabalhos publicados em co-autoria na predição de laços de amizade? Por que, se este não for um fator seguro, ou estatisticamente significativo, para a detecção de amizades, não há qualquer sentido lógico, ou justificativa ética, para a exclusão a priori de co-autores de bancas. Será que amizade leva necessariamente a cooperação e, conseqüentemente, à co-autoria, ou, inversamente, que co-autoria leva a amizade? Intuitivamente, e por experiência pessoal, sabemos que não. Mas é possível trazer à questão para o campo científico (da razão), através de estudos de correlação que visem testar a hipótese (a meu ver, pouco provável), de que co-autorias são uma boa variável para a predição de amizades e, portanto, um indicativo seguro de conflito de interesses. Note-se que o caso dos orientadores e supervisores configura uma situação diferente, especial, pois se trata de uma relação hierárquica forte e continuada, que geralmente cria algum tipo de sentimento bem definido, que tende a situar-se próximo de algum dos dois extremos do contínuo “amigos – inimigos”. Neste caso, justifica-se excluir (ex-) orientadores e supervisores de bancas, ao menos por precaução.

Um estudo cientificamente orientado sobre o problema da cooperação prévia e conflito de interesses em bancas examinadoras pode ser uma contribuição fundamental e totalmente inédita. Talvez nós, biólogos, tenhamos muito a dizer nessa questão.

Agradecimentos. Agradeço os colegas Miguel Rodrigues, Luis Fábio Silveira e Marcelo Carvalho, entre outros, pelas idéias que afloram de nossas constantes discussões e, incluindo o revisor anônimo, pelas sugestões que contribuíram para o aperfeiçoamento deste artigo.

Bibliografia

- Greenhall A.M. (1988). Natural History of Vampire Bats. CRC Press, Boca Ratón.
- Singer P. (2001). Writings on an Ethical Life. HarperCollins Publ., N.Y., 359 p.
- Trajano, E. & Silveira, L.F. (2008). Ética e Bem-Estar Animal: há lógica por trás da lógica? Bol. Soc. Mastozologia. 51, 1-4.

AUTODEPURAÇÃO DOS CORPOS D'ÁGUA

Larice Nogueira de Andrade

Programa de Pós-Graduação em Engenharia Ambiental, UFES – Vitória, ES, Brasil
lariceandrade@gmail.com

Editor responsável:

Marcelo Luiz Martins Pompêo

Recebido 22jul10 / Aceito 24nov10 / Publicação inicial 30dez10

Resumo. A proteção dos recursos hídricos envolve o monitoramento e a avaliação de sua qualidade ao longo dos rios, estabelecendo metas e controlando as descargas de poluentes, de forma que um nível aceitável de qualidade da água seja mantido. A compreensão da autodepuração dos corpos d' água constitui em elemento básico para a adoção destas medidas e ações. Desse modo, esta revisão tem como objetivo relatar alguns dos principais processos integrantes do fenômeno de autodepuração, dando merecido destaque para os processos biológicos, principais indutores das alterações ecológicas e do restabelecimento do equilíbrio no meio aquático.

Palavras-chave. Autodepuração, matéria-orgânica, poluição.

SELF - PURIFICATION OF WATER BODIES

Abstract The protection of water resources involves monitoring and evaluating their quality along the rivers setting goals and controlling discharges of pollutants looking for to keep an acceptable level of water quality. The understanding of self-purification of water bodies constitutes a basic element for the adoption of these measures and actions. So this review objective to report some of the most important processes of the self-purification phenomenon focusing on the biological processes, which are the main inducer of ecological changes and balance reinstatement in the aquatic environment.

Keywords. Self - Purification, organic matter, pollution.

Introdução

Em virtude da crescente poluição de nossos rios, faz-se hoje imperativo a busca de maiores esforços para o controle dessa poluição. Uma das formas de se controlar essa poluição é justamente estudar e conhecer a capacidade de autodepuração de cada corpo hídrico, estimando a quantidade de efluentes que cada rio é capaz de receber sem que suas características naturais sejam prejudicadas. Dependendo do nível de poluição dos rios, o processo de autodepuração pode ser bastante eficiente na melhoria da qualidade d'água.

A autodepuração é um processo natural, no qual cargas poluidoras, de origem orgânica, lançadas em um corpo d'água são neutralizadas. De acordo com Sperling (1996), a autodepuração pode ser entendida como um fenômeno de sucessão ecológica, em que o restabelecimento do equilíbrio no meio aquático, ou seja, a busca pelo estágio inicial encontrado antes do lançamento de efluentes, é realizada por mecanismos essencialmente naturais.

Segundo Stehfest (1973), a decomposição da matéria orgânica por microorganismos aeróbios corresponde a um dos mais importantes processos integrantes do fenômeno da autodepuração. Esse processo é responsável pelo decréscimo nas concentrações de oxigênio dissolvido na água devido à respiração dos microorganismos, que por sua vez decompõem a matéria orgânica.

A quantidade de oxigênio dissolvido na água necessária para a decomposição da matéria orgânica é denominada de Demanda Bioquímica de Oxigênio – DBO. Ou seja, a DBO não é

propriamente um poluente, mas sim o indicativo da quantidade de oxigênio molecular requerida pelas bactérias para a decomposição da matéria orgânica presente na água. Do mesmo modo, segundo Braga e col. (2002), a matéria orgânica em si não é um poluente, porém, seu despejo no meio aquático pode ocasionar um desequilíbrio entre a produção e o consumo de oxigênio.

Com o intuito de fornecer um embasamento teórico a respeito da autodepuração dos corpos d'água, nas próximas seções são apresentados os principais fundamentos necessários à compreensão desse processo, tendo como principais referências os trabalhos desenvolvidos pelo pesquisador Von Sperling.

Autodepuração dos corpos d'água

A autodepuração é decorrente da associação de vários processos de natureza física (diluição, sedimentação e reaeração atmosférica), química e biológica (oxidação e decomposição) (Hynes, 1960; Sperling, 1996).

No processo de autodepuração, há um balanço entre as fontes de consumo e de produção de oxigênio, conforme ilustrado na Figura 1 (Sperling, 2007).

Os principais fenômenos interagentes no consumo de oxigênio são:

- A oxidação da matéria orgânica;
- A nitrificação;
- A demanda bentônica.

Na produção de oxigênio são:

- A reaeração atmosférica;
- A fotossíntese.

A oxidação é o processo nos quais elétrons são removidos de uma substância, aumentando o seu estado de oxidação. Ou seja, a oxidação é uma forma de transformar poluentes em compostos menos indesejáveis ao meio ambiente.

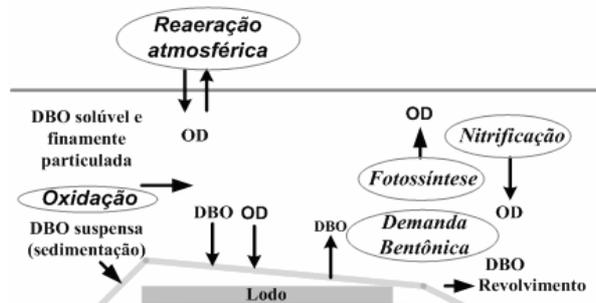
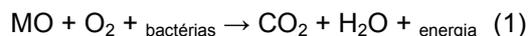


Figura 1 – Fenômenos interagentes no balanço de OD (adaptado de Sperling, 2007).

A oxidação total da matéria orgânica, também conhecida como mineralização, gera produtos finais, simples e estáveis (por exemplo, CO_2 , H_2O , NO_3^-). Os organismos decompositores, principalmente as bactérias heterotróficas aeróbias, são capazes de oxidar a matéria orgânica (MO), como representado na equação abaixo:



A nitrificação é o processo pelo qual bactérias autotróficas (*Nitrosomonas* e *Nitrobacter*), utilizam o oxigênio dissolvido para transformar formas nitrogenadas de matéria orgânica em nitritos (NO_2^-) e nitratos (NO_3^-). As *Nitrosomonas* são responsáveis pela oxidação da amônia a nitrito e as *Nitrobacter* pela oxidação do nitrito a nitrato.

O consumo de oxigênio por estas reações é denominado demanda nitrogenada ou demanda de segundo estágio, por ocorrer numa fase posterior a das reações de oxidação da matéria orgânica carbonácea. Isso ocorre porque as bactérias nitrificantes, autotróficas, possuem uma taxa de crescimento menor que as bactérias heterotróficas (Sperling, 1996).

A matéria orgânica decantada também pode consumir oxigênio dissolvido, e nesse caso, essa demanda é denominada demanda bentônica ou demanda de oxigênio pelo sedimento. Grande parte da conversão dessa matéria orgânica se dá em condições anaeróbias, em virtude da dificuldade de penetração do oxigênio na camada de lodo, como demonstrado na Figura 2.

Esta forma de conversão, por ser anaeróbia, não implica, portanto, em consumo de oxigênio. Porém, a camada superficial do lodo em contato direto com a água geralmente sofre decomposição aeróbia, resultando no consumo de oxigênio (Sperling, 1996). Na maioria das vezes, a sedimentação dessa matéria orgânica

implica na diminuição de DBO da massa líquida, porém, quando a massa decantada é ressuspensa, devido, por exemplo, a turbulências ou a altas velocidades de escoamento do líquido, ocorre o contrário.

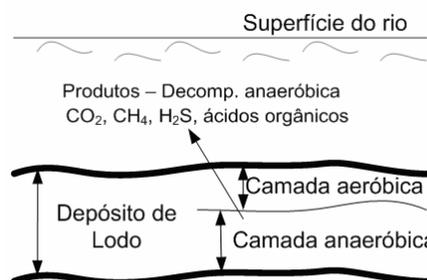


Figura 2 – Demanda bentônica (adaptado de Eckenfelder, 1980)

Com relação à produção de oxigênio, a reaeração atmosférica pode ser considerada como o principal processo responsável pela introdução de oxigênio no corpo hídrico. Esse processo se dá por meio da transferência de gases, que é um fenômeno físico no qual moléculas de gases são trocadas entre o meio líquido e gasoso pela sua interface. Esse intercâmbio resulta num aumento da concentração do oxigênio na fase líquida, caso esta não esteja saturada com o gás. Esta transferência do meio gasoso para o meio líquido se dá basicamente por meio de dois mecanismos: a difusão molecular e a difusão turbulenta (Sperling, 1996).

O processo de fotossíntese, apresentado na equação abaixo, pode representar a maior fonte de OD em lagos e rios de movimento lento.



A fotossíntese é o principal processo utilizado pelos seres autotróficos para a síntese da matéria orgânica (Equação 2), sendo característica dos organismos clorofilados, particularmente algas. De acordo com Sperling (1996), os seres autótrofos realizam muito mais síntese do que oxidação, gerando sempre um superávit de oxigênio.

O processo de autodepuração se desenvolve ao longo do tempo e da direção longitudinal do curso d'água, e segundo Braga e col. (2002), os estágios de sucessão ecológica presentes nesse processo são fisicamente identificados por trechos (Figura 3). Braga e col. (2002) define esses trechos como zonas de autodepuração e os divide em:

- Zona de águas limpas - localizada em região à montante do lançamento do efluente (caso não exista poluição anterior) e também após a zona de recuperação. Essa região é caracterizada pela elevada concentração de oxigênio dissolvido e vida aquática superior;

- Zona de degradação - localizada à jusante do ponto de lançamento, sendo caracterizada por uma diminuição inicial na concentração de oxigênio dissolvido e presença de organismos mais resistentes;
- Zona de decomposição ativa - região onde a concentração de oxigênio dissolvido atinge o valor mínimo e a vida aquática é predominada por bactérias e fungos (anaeróbicos);
- Zona de recuperação - região onde se inicia a etapa de restabelecimento do equilíbrio anterior à poluição, com presença de vida aquática superior.

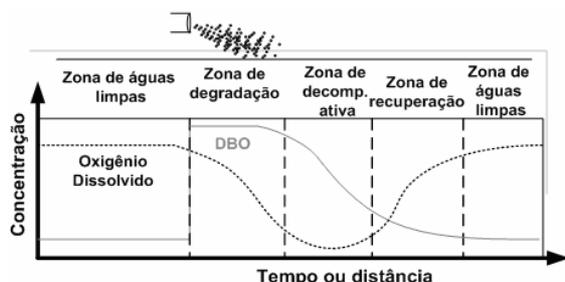


Figura 3 - Principais zonas de autodepuração (adaptado de Braga e col., 2002).

A quantificação e a compreensão do fenômeno de autodepuração são de extrema importância, principalmente quando se busca controlar o lançamento de cargas de efluentes que estejam acima da capacidade de assimilação do corpo hídrico (Sperling, 1996).

Os pesquisadores Streeter e Phelps desenvolveram um modelo em 1925, que propiciou grande impulso para o entendimento do fenômeno de autodepuração em águas receptoras de cargas poluentes.

Modelo Streeter e Phelps

Uma das primeiras formulações matemáticas utilizadas para o cálculo do perfil de oxigênio dissolvido, após o lançamento de matéria orgânica no corpo hídrico, foi proposta por Streeter e Phelps (1925). Tal formulação passou a ser conhecida como o Modelo de Streeter - Phelps.

A hipótese básica do modelo Streeter - Phelps é que a taxa de decomposição da matéria orgânica no meio aquático (ou taxa de desoxigenação dL/dt) é proporcional à concentração da matéria orgânica presente em um dado instante de tempo, que é dada por:

$$\frac{dL}{dt} = -K_1 L \quad (3)$$

L é a DBO remanescente ao fim do tempo t , em mg/l e, K_1 é o coeficiente de decaimento, ou constante de desoxigenação, dada por dia^{-1} e t é o tempo, em dias. Na literatura, o coeficiente de

desoxigenação (K_1) é também denominado coeficiente de decomposição (K_d).

Integrando a equação 3, entre L_0 e L , tem-se:

$$L = L_0 e^{-K_1 t} \quad (4)$$

Onde: L_0 é a DBO inicial de mistura (efluente + corpo receptor), no ponto de lançamento, em mg/l.

Em termos de consumo de oxigênio, é importante a quantificação da DBO exercida, que pode ser obtida pela equação abaixo:

$$y = L_0 (1 - e^{-K_1 t}) \quad (5)$$

y é a DBO exercida em um tempo t (mg/l)

Segundo Sperling (2005), o conceito de DBO pode ser representado tanto pela DBO remanescente quanto pela DBO exercida (Figura 4). O primeiro termo significa a concentração de matéria orgânica remanescente na massa líquida em um dado instante. Já o segundo, é o oxigênio consumido para estabilizar a matéria orgânica até determinado instante, ambos tendo como unidade de massa o oxigênio por unidade de volume.

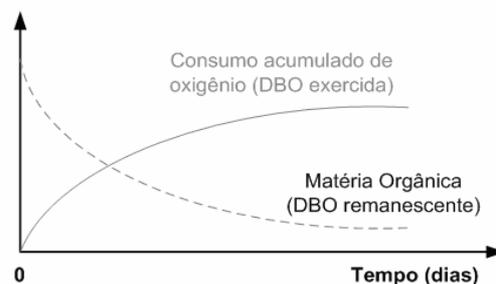


Figura 4 – Progressão temporal da oxidação da matéria orgânica (adaptado de Sperling, 1996).

O consumo de OD no meio líquido ocorre simultaneamente à reação de reoxigenação desse meio, na qual, por meio de reações exógenas, o oxigênio passa da atmosfera para a água. Esse processo é modelado pela seguinte equação:

$$\frac{dL}{dt} = -K_2 D \quad (5)$$

Dessa forma, como o déficit de saturação de oxigênio dissolvido corresponde a resultante da soma dos efeitos de desoxigenação e reaeração, obtém-se a seguinte equação diferencial:

$$\frac{dD}{dt} = K_1 L - K_2 D \quad (6)$$

D é o déficit de oxigênio, ou seja, a diferença entre a concentração de saturação do oxigênio no meio líquido e a concentração de oxigênio dissolvido na água em um dado instante, e K_2 é a constante de reoxigenação do corpo d'água. Com a integração da equação 6, tem-se:

$$D_t = \frac{K_1 L_0}{K_2 - K_1} (e^{-K_1 t} - e^{-K_2 t}) + D_0 e^{-K_2 t} \quad (7)$$

D_t é o déficit de saturação de oxigênio no tempo t, em mg/l; D_0 é o déficit inicial de oxigênio dissolvido no curso de água, em mg/l; L_0 é a DBO no ponto de lançamento. A concentração de oxigênio no tempo $C(t)$ é dada pela diferença entre a concentração de saturação nas condições do experimento (C_s) e o déficit de oxigênio dissolvido num tempo $D(t)$.

$$C(t) = C_s - D(t) \quad (8)$$

$$C_t = C_s - \left\{ \frac{K_1 L_0}{K_2 - K_1} (e^{-K_1 t} - e^{-K_2 t}) + (C_s - C_0) e^{-K_2 t} \right\} \quad (9)$$

A curva do perfil de OD em função do tempo é apresentada na figura 5. De acordo com Sperling (2007), nesse perfil são identificados os seguintes pontos: a concentração de OD no rio a montante (C_r), a concentração de OD na mistura (C_0), a concentração crítica de OD (C_c).

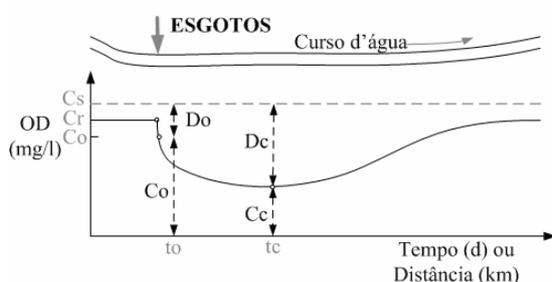


Figura 5 – Pontos característicos da curva de depleção de OD (adaptado de Sperling, 2007).

É importante ressaltar que as equações descritas são válidas apenas em condições aeróbias, ou seja, enquanto a disponibilidade de oxigênio igualar ou exceder o seu consumo (Sperling, 2007).

O modelo Streeter - Phelps considera, no balanço do oxigênio, apenas dois processos: o consumo de oxigênio, pela oxidação da matéria orgânica durante a respiração, e a produção de oxigênio, pela reaeração atmosférica. Além disso, o modelo adota as seguintes simplificações:

- Sistema unidimensional;
- Regime permanente com vazão e seção constante;
- Lançamento do efluente pontual e constante.

Atualmente, a maioria dos modelos de qualidade de água existentes, tais como QUAL2E (Brown e Barnwell, 1987), DoSag (Burke, 2004), WASP (Wool e col., 2001) e WEAP (Sieber e col., 2005), simula uma maior quantidade de processos e parâmetros, mas, tem como princípio básico o modelo clássico de Streeter - Phelps.

Considerações finais

Nota-se que a grande maioria das reações, aqui descritas, é de origem biológica, tendo estas, participações mais diretas, a depreender pelo fato de que as atividades biológicas de respiração (aeróbia ou anaeróbia) e nutrição (heterotrófica ou autotrófica), responsáveis pela oxidação da matéria orgânica, são comuns a todos os organismos vivos que habitam as águas.

As reações de oxidação aeróbia podem ser consideradas como principal processo responsável pelas alterações ecológicas sofridas pelo meio, por reduzirem substancialmente as concentrações de oxigênio dissolvido no meio líquido. Por outro lado, a oxidação também pode ser considerada como um processo fundamental na estabilização da matéria orgânica.

Além disso, verifica-se que para se avaliar a influência de lançamento de efluentes na qualidade de determinado corpo hídrico, bem como propor medidas de controle, é necessário o uso de modelos, como o de Streeter - Phelps, que represente o comportamento de umas das características mais importantes de uma situação real, que é capacidade de autodepuração do corpo d'água.

Bibliografia

- Braga, B., Hespanhol, I., Lotufo, J.G., Conejo (2002). Introdução à engenharia ambiental. São Paulo: Prentice Hall.
- Brown, L. C., Barnwell T. O. (1987). The enhanced stream water quality models QUAL2E and QUAL2E-UNCAS: documentation and user manual. Athens, Georgia: EPA; EPA/600/3-87/007.
- Burke, R. (2004). Personal Conversation. Atlanta, Ga.: Georgia mental Protection Division.
- Eckenfelder Jr., W.W. (1980). Principles of water quality management. Boston: CBI.
- Hynes, H.B.N (1960). The Ecology of Running Waters. University of Toronto Press.
- Stehfest, N. (1973). Modelltheoretische Untersuchungen zur Selbstreinigung von Fließgewässern. KFK 1654 UF.
- Sperling, V. M. (1996). Introdução à qualidade das águas e ao tratamento de esgotos. 2 ed. Belo Horizonte: Departamento de Engenharia Sanitária e Ambiental - UFMG.
- Sperling, V. M. (2007). Estudos e modelagem da qualidade da água de rios. DESA/UFMG. Belo Horizonte- MG.
- Streeter, H.W.; Phelps E.B. (1925). A Study of the Pollution and Natural Purification of the Ohio River. Public Health Bulletin, 146. Washington D.C.: U.S. Public Health Service.
- Sieber, J., Swartz, C., Huber-Lee, A.H. (2005). Water Evaluation and Planning System (WEAP): User Guide. Stockholm Environment Institute, Boston.
- Wool, T. A., R. B. Ambrose, J. L. Martin, E. A. Comer. (2001). Water Quality Analysis Simulation Program (WASP) version 6.0: User's manual. Atlanta, Ga.: U.S. Environmental Protection Agency, Region 4.

HISTÓRICO DOS ESTUDOS SOBRE A MALACOFUNA FÓSSIL DA FORMAÇÃO CORUMBATAÍ, BACIA DO PARANÁ, BRASIL

Rodrigo B. Salvador¹, Luiz R. L. Simone²
Instituto de Biociências, USP – São Paulo, SP, Brasil
Museu de Zoologia, USP – São Paulo, SP, Brasil
¹salvador.rodrigo.b@gmail.com; ²lrsimone@usp.br

Editor responsável:

Sônia Godoy Bueno Carvalho Lopes

Recebido 15dez09 / Aceito 14set10 / Publicação inicial 30dez10

Resumo. A Formação Corumbataí é uma das formações que compõem o Grupo Passa Dois na Bacia do Paraná e data do final da Era Paleozóica, mais precisamente do Período Permiano (Superior). Seu registro fóssil é composto principalmente por moluscos bivalves e começou a ser estudado nas primeiras décadas do século XX, no início principalmente por paleontólogos estrangeiros. Somente na década de 1940 cientistas brasileiros começaram a produzir estudos sobre essa Formação e o fizeram até o início da presente década. Apesar da extensa pesquisa, o estudo sobre alguns tópicos, como, por exemplo, sistemática, permanece incompleto.

Palavras-chave. Bivalves, Grupo Passa Dois, moluscos, Permiano Superior.

HISTORICAL REVIEW OF THE RESEARCH ON THE FOSSIL MOLLUSKS FROM CORUMBATAÍ FORMATION, PARANÁ BASIN, BRAZIL

Abstract. The Corumbataí Formation belongs to the Passa Dois Group in Paraná Basin, Brazil, and dates from the end of the Paleozoic Era, more precisely from the (Upper) Permian Period. The Formation's fossil record, which is composed mainly of bivalve mollusks, has begun to be studied at the first decades of the 20th century. At first, the research was primarily conducted by foreigner paleontologists; only by the 1940's Brazilian scientists joined them in the study of the Formation, which was conducted until the beginning of the present decade. Despite the intense research, the study on some topics such as systematics remains incomplete.

Keywords. Bivalves, mollusks, Passa Dois Group, Upper Permian.

A Formação Corumbataí

A Formação Corumbataí, como definida em 1916 pela Comissão Geográfica e Geológica do Estado de São Paulo, deve seu nome ao rio Corumbataí que atravessa sua localidade tipo, o Vale do Rio Corumbataí, e se estende desde a fronteira entre os Estados do Paraná e de São Paulo até o Estado de Minas Gerais. Em sua seção inferior apresenta argilitos, siltitos e folhelhos, além de níveis coquinóides, e na superior, argilitos e arenitos finos de coloração geralmente avermelhada. A Formação Corumbataí situa-se acima da Formação Irati, constituindo a camada superior do Grupo Passa Dois, a última da Era Paleozóica. Contudo, na região nordeste do Estado de São Paulo, a Formação Irati está ausente e a Formação Corumbataí assenta-se diretamente sobre a Formação Tatuí (Carbonífero), do Grupo Tubarão. A Formação Corumbataí é correlata da Formação Estrada Nova, os dois nomes sendo considerados sinônimos, mas preferindo-se usar "Corumbataí" (Mezzalira, 1981).

A subdivisão da Formação Corumbataí em membros sempre foi muito controversa, com cada autor utilizando sua própria classificação. As fácies, zonas e assembléias que a compõem já foram descritas de diversas maneiras, sempre levando em consideração principalmente a

abundante malacofauna fóssil, mas também, em alguns casos, os restos vegetais.

Os Fósseis da Formação

Os principais fósseis da Formação Corumbataí são os bivalves das subclasses Anomalodesmata (que apresenta o maior número de espécies da Formação), Pteriomorpha, Heterodonta e Palaeoheterodonta. Ao todo são 33 espécies distribuídas em 20 gêneros, sendo que para 7 dessas espécies ainda restam dúvidas sobre sua alocação em táxons mais inclusivos (Simone e Mezzalira, 1994; Simões e Anelli, 1995; Simões e col., 1997). Embora os bivalves do Grupo Passa Dois sejam atribuídos a famílias marinhas, não é possível afirmar com certeza se esses animais eram, de fato, exclusivamente marinhos, principalmente devido à ausência de fósseis de outras formas tipicamente marinhas (Simões e col., 1998). A Tabela 1 apresenta uma lista das espécies de bivalves da Formação Corumbataí e sua atual classificação.

Os demais fósseis encontrados na Formação consistem em elasmobrânquios (espinhos de nadadeiras, escamas e "coprólitos espiralados"), crustáceos (ostrácodes) e alguns restos vegetais (incluindo palinórfos). Contudo, há poucos trabalhos versando sobre estes fósseis (ver, por exemplo, Mendes e Mezzalira, 1946;

Ragonha, 1987; Ragonha e Santos, 1987; Maranhão e Petri, 1996).

Histórico dos Estudos

Tendo em vista a grande importância da Formação Corumbataí no cenário da paleontologia brasileira, é apresentado aqui um breve histórico dos estudos acerca dessa Formação. Entretanto, o presente trabalho não pretende ser uma lista exaustiva ou uma revisão de todos os trabalhos já publicados sobre a Formação Corumbataí. Neste, foi dada preferência para aqueles artigos julgados de maior relevância para o conhecimento sobre a Formação e/ou que versaram sobre sua malacofauna fóssil.

1918 – 1940: Os primeiros estudos

O primeiro estudo efetivo sobre a Formação Corumbataí data de 1918: a descrição de alguns espécimes de bivalves dos Estados do Paraná e São Paulo pelo paleontólogo austríaco Karl Holdhaus. Os animais descritos são dos gêneros *Plesiocyprinella*, *Leinzia*, *Jacquesia* e *Terraia*, sendo que os três últimos haviam sido identificados por Holdhaus como pertencentes a gêneros já conhecidos na época, mas que posteriormente foram reclassificados com os nomes genéricos supracitados (no presente trabalho se optou por usar sempre a nomenclatura atual a fim de evitar confusões desnecessárias). Holdhaus (1918) sugeriu que esses fósseis seriam do período Carbonífero, devido a suas similaridades com alguns fósseis europeus desse período geológico. Oliveira (1918), em um trabalho que acompanhava o de Holdhaus no mesmo periódico, apontou a presença de restos vegetais ocorrendo pouco acima das camadas de onde provinham os bivalves e, baseando-se nessas evidências, estabeleceu a idade Permiana Inferior para os fósseis da Formação.

Dez anos depois, em 1928, o paleontólogo inglês Frederick R. C. Reed descreveu novas espécies de bivalves provenientes da Formação na região do Paraná. Novamente, os animais foram alocados em gêneros já existentes na época, mas dessa vez do Triássico. Reed sugeriu, portanto, que ao menos a parte superior da Formação Corumbataí pertenceria ao Triássico. Em 1929, Reed descreveu novas espécies fósseis provenientes de várias localidades do Paraná e concluiu que os espécimes que ele e Holdhaus haviam descrito anteriormente constituíam duas assembléias distintas da Formação, as quais denominou "Horizontes A e B", ambas pertencentes ao Triássico. Em 1932 e 1935, Reed, ao descrever novos fósseis da Formação, constatou a existência de uma terceira assembléia, que ocorria abaixo das duas previamente descritas. De acordo com Reed, essas três assembléias podem ser definidas pelas principais espécies

que possuem: a inferior por *Plesiocyprinella carinata*, a média por *Pinzonella neotropica* e a superior por *Leinzia similis* e *Terraia altissima*.

Tabela 1 – Classificação atual das espécies de bivalves fósseis da Formação Corumbataí.

BIVALVIA

PTERIOMORPHIA

MYTILIDAE

Coxesia mezzalirai Mendes, 1952

PTERINEIDAE

Barbosaia angulata Mendes, 1952

Barbosaia gordonii Mendes, 1954

PALAEOHETERODONTA

MODIOMORPHIDAE

Naiadopsis lamellosus Mendes, 1952

PACHYCARDIIDAE

Kidodia stockleyi Cox, 1936

HETERODONTA

ASTARTIDAE

Astartellopsis prosocline Beurlen, 1954

Pinzonella elongata Beurlen, 1954

Pinzonella illusa Reed, 1932

Pinzonella neotropica (Reed, 1928)

Família incerta

Leinzia bipleura (Reed, 1928)

Leinzia similis (Holdhaus, 1918)

Terraia aequilateralis Mendes, 1952

Terraia altissima (Holdhaus, 1918)

Terraia erichseni Mendes, 1954

Terraia lamegoi Mendes, 1954

ANOMALODESMATA

MEGADESMIDAE

Casterella camargoi Beurlen, 1954

Casterella gratiosa Mendes, 1952

Ferrazia cardinalis Reed, 1932

Ferrazia simplicicarinata Mezzalira, 1957

Holdhausiella almeidai Mendes, 1952

Holdhausiella elongata (Holdhaus, 1918)

Itatamba paraima Simões et al., 1997

Jacquesia arcuata (Mendes, 1962)

Jacquesia brasiliensis (Reed, 1929)

Leptoterraia longissima Beurlen, 1954

Othonella araguaiana Mendes, 1963

Plesiocyprinella carinata Holdhaus, 1918

Pyramus anceps (Reed, 1935)

Pyramus cowperesioides (Mendes, 1962)

Runnegariella fragilis Simões & Anelli, 1995

PHOLADOMYIDAE

Roxoa corumbataiensis Mendes, 1952

Roxoa intricans (Mendes, 1944)

Bivalvia *incertae sedis*

Rioclaroia lefrevei Mezzalira, 1957

Cox (1934), ao estudar os bivalves do Uruguai correlatos aos da Formação Corumbataí, manteve a idade Triássica, mas apontou que, possivelmente, o ambiente não teria sido marinho como se pensava, mas sim estuarino. Além disso, reclassificou alguns dos animais descritos por Reed no novo gênero *Terraia*.

Esta fase inicial dos estudos sobre a Formação foi marcada principalmente por cientistas estrangeiros, que atribuíram a maior parte das espécies da Formação a gêneros marinhos europeus e norte-americanos, uma posição apoiada por alguns cientistas brasileiros da época (p. ex., Oliveira, 1929).

1940 – 1970: A consolidação do conhecimento

Uma década depois, paleontólogos brasileiros começaram a estudar a Formação, apesar de muitos pesquisadores estrangeiros ainda permanecerem em cena. O paleontólogo brasileiro Josué C. Mendes a princípio manteve a idade Triássica proposta para a Formação (Mendes, 1944), mas logo após decidiu pelo Permiano (Mendes, 1945), argumentando que os bivalves da Formação Corumbataí eram muito diferentes dos animais Triássicos sugeridos por Reed e que os restos vegetais presentes ofereciam suporte à idade permiana, como apontado anteriormente por Oliveira (1918). Além disso, Mendes afirmou que a malacofauna da Formação possuía um forte caráter endêmico, sendo muito diferente de outras faunas Permianas e Triássicas.

Em 1948, o paleontólogo argentino Armando Leanza sugeriu que o paleoambiente referente à Formação Corumbataí seria um grande corpo continental de água doce, pois algumas espécies de moluscos haviam sido classificadas em gêneros já conhecidos, típicos de água doce. Leanza também argumentou que a malacofauna seria totalmente endêmica, não comportando gêneros marinhos, e, além disso, citava a falta de fósseis tipicamente marinhos como apoio para suas idéias.

Mendes, em trabalhos posteriores (1949, 1952, 1954), aceitou a sugestão de Leanza, primeiramente com algumas restrições (Mendes, 1949), somente a acatando posteriormente (Mendes, 1952; 1954), mas defendendo um “ambiente não-marinho”, mantendo abertas as possibilidades de um ambiente salobro ou totalmente de água doce. Nesses trabalhos, Mendes também definiu a malacofauna da Formação como totalmente endêmica, além de descrever novas espécies e revisar as antigas. Segundo esse pesquisador, essa malacofauna fóssil seria, portanto, de valor restrito para se determinar a idade da Formação. Assim, em vez dos bivalves, ele utilizou restos vegetais (*Glossopteris* e *Lycopodiopsis*) para a

determinação da idade, decidindo por mantê-la no Permiano Superior. Em todos os trabalhos supracitados, Mendes revisou a fundo as classificações de Holdhaus e Reed, reclassificando muitas espécies em gêneros novos, tendo em vista o já mencionado caráter endêmico dessa fauna.

O paleontólogo alemão Karl Beurlen (1953) não concordou com a proposta de paleoambiente de Leanza (1948), defendendo um mar epicontinental salobro. Beurlen sugeriu que as espécies das camadas inferiores da Formação Corumbataí teriam evoluído de formas marinhas (presentes no Grupo Tubarão, que ocorre logo abaixo do Grupo Passa Dois), com o progressivo isolamento geográfico da Bacia do Paraná. Apesar do trabalho de Beurlen ter sido posteriormente considerado como contendo uma série de equívocos (Runnegar e Newell, 1971), sua importância foi muito grande, principalmente por apontar possibilidades ainda não pensadas.

Juntamente com Mendes, o paleontólogo brasileiro Sérgio Mezzalira também contribuiu muito ao conhecimento acerca da Formação Corumbataí, havendo inclusive um trabalho conjunto desses dois pesquisadores (Mendes e Mezzalira, 1946). Além de descreverem e revisarem a estratigrafia e a fauna da Formação, estes autores apontaram os melhores afloramentos fossilíferos existentes na época.

Diversos trabalhos foram publicados durante as décadas de 1940 a 1970, mas os de Mendes, dos anos de 1952 e 1954, e o de Mezzalira, do ano de 1957, destacam-se por sua completude e abrangência, sendo, portanto, de extrema importância para o conhecimento sobre a Formação Corumbataí. O trabalho de Paulo M. B. Landim (1970) foi igualmente importante por reforçar o embasamento sobre os aspectos geológicos da Formação.

1971: A grande revisão de Runnegar & Newell

Talvez o marco mais importante dentre os estudos sobre a Formação Corumbataí seja a extensa e crítica revisão realizada pelos paleontólogos norte-americanos Bruce Runnegar e Norman D. Newell (1971), que contribuiu para a normatização taxonômica dos fósseis da Formação. Runnegar e Newell (1971) também sugeriram um caráter endêmico para os bivalves da Bacia do Paraná, mas destacaram suas afinidades com outras faunas gondwânicas marinhas (como a fauna do sul da África), além de sugerir o Mar Cáspio atual como um modelo de ambiente para a Bacia do Paraná durante o Permiano.

1971 – 1990: Estudos em várias frentes

Durante as décadas de 1970 e 1980, houve a publicação de diversos trabalhos (incluindo de Mendes e de Mezzalira) que ampliaram o

conhecimento da Formação em localidades previamente não estudadas, ou que versaram sobre sua fauna (além dos bivalves) e sua flora fóssil. Além disso, os mesmos deram continuidade à discussão sobre o possível paleoambiente da Bacia do Paraná durante o Permiano. Como bons exemplos dos trabalhos dessa época, evocam-se Dalponte e Gonçalves (1979), Mezzalira (1980), Mendes (1984), Ragonha (1987), Ragonha e Santos (1987), Mezzalira e col. (1990).

1990 – 2003: O amadurecimento do conhecimento (os últimos estudos)

As décadas de 1990 e de 2000 continuaram com a tendência das duas décadas anteriores (por exemplo, Maranhão e Petri, 1996), mas nessa fase os estudos sobre a Formação Corumbataí (e o Grupo Passa Dois como um todo) receberam um foco maior na parte ligada à geologia. Isso se deve principalmente ao paleontólogo brasileiro Marcello G. Simões, que publicou, juntamente com seus colaboradores, diversos trabalhos abordando aspectos geológicos, principalmente tafonômicos (p. ex., Torello e Simões, 1994; Simões e col., 1996, 2000a; Simões e Kowalewski, 1998; Ghilardi e Simões, 2000; Simões e Torello, 2003).

Já as últimas novas espécies encontradas na Formação, *Runnegariella fragilis* e *Itatamba paraima*, foram descritas em 1995 por Simões e Anelli, e em 1997 por Simões e colaboradores, respectivamente. Os primeiros trabalhos aplicando os princípios da cladística ao estudo dos bivalves da Formação são ambos de autoria de Simões e colaboradores (1997, 2000b), que apresentaram, respectivamente, uma filogenia da família Megadesmidae (que contém o maior número de espécies dentro da Formação) e uma discussão acerca do papel da tafonomia em uma análise cladística.

A discussão sobre o paleoambiente da Bacia também recebeu devida atenção, chegando mais perto de um consenso com os trabalhos de Rohn (1994) e de Ghilardi e Simões (2002). Esses autores propuseram que, durante o Permiano, a Bacia do Paraná teria sido um mar epicontinental que foi gradualmente perdendo o contato com o oceano e, portanto, tornando-se salobro. Esse mar teria salinidade variável e estaria sujeito à intensa evaporação devido ao clima quente, o que representaria, portanto, uma condição de alto estresse ambiental.

Perspectivas para estudos futuros

Na primeira metade da presente década, os trabalhos sobre a Formação Corumbataí cessaram: o interesse na pesquisa dessa importante Formação parece ter se apagado. Entretanto, o estudo em diversos tópicos permanece incompleto ou, até mesmo, com respostas insatisfatórias ou inconsistentes.

Dentre esses tópicos, em primeiro lugar há a taxonomia dos bivalves: algumas espécies sequer foram alocadas em famílias (Tabela 1). Além disso, a classificação das demais espécies dentro de suas respectivas famílias (todas com representantes atuais) parece ser artificial, tendo em vista que se tratam de espécies do Permiano, em cujo final cerca de 40% das famílias de metazoários foram extintas (Foote & Miller, 2007). As relações filogenéticas desses táxons também se beneficiariam muito de uma maior atenção, dada o escasso conhecimento atual nessa área sobre os bivalves da Formação Corumbataí.

Há ainda a grande discussão sobre o paleoambiente da Bacia, que, com base nas evidências mais recentes, deve ter sido muito mais complexo do que anteriormente se acreditava. Tal assunto sempre foi alvo de muita discussão sem, entretanto, chegar-se a um consenso (p. ex., Mendes, 1984; Ghilardi e Simões, 2002).

Portanto, muito ainda pode ser feito para se aumentar o conhecimento dessa Formação de inestimável valor para a paleontologia brasileira: uma nova revisão taxonômica da malacofauna da Formação seria muito bem-vinda, assim como esclarecimentos sobre suas relações filogenéticas, ou, ainda, novas abordagens acerca da questão paleoambiental, dentre outros.

Agradecimentos. Ao Museu de Zoologia da USP, pela oportunidade de realizarmos este trabalho e pelos recursos e instalações para tal. À Dione Seripierri (Museu de Zoologia da USP), pela inestimável ajuda na busca pelas referências bibliográficas. À Barbara M. Tomotani (Instituto de Biociências da USP), pela leitura crítica do artigo. Aos consultores da Revista da Biologia, pela revisão do artigo e valiosos comentários.

Contribuição dos autores. Pesquisa bibliográfica: R. B. Salvador. Redação do artigo: R. B. Salvador e L. R. L. Simone.

Bibliografia

- Beurlen, K. (1953). Considerações sobre alguns lamelibrânquios das camadas Terezina no Paraná. Boletim do Departamento Nacional de Produção Mineral 142, 1-41.
- Cox, L.R. (1934). Triassic lamellibranchs from Uruguay. The Annals & Magazine of Natural History (Series 10) 13, 264-273.
- Dalponte, J.C. e Gonçalves, N.M.M. (1979). Contribuição ao estudo da Formação Estrada Nova (P) na região de Tambaú, SP. Ciência e Cultura 31(7), 759-771.
- Foote, M. e Miller, A. I. (2007). Principles of Paleontology. 3rd ed. W. H. Freeman and Company, New York, USA.
- Ghilardi, R.P. e Simões, M.G. (2000). Bivalves fósseis como indicadores da dinâmica sedimentar: um estudo de caso do Paleozóico Superior da Bacia do Paraná, Brasil. Acta Geologica Leopoldensia 23(51), 3-20.
- Ghilardi, R.P. e Simões, M.G. (2002). Foram os bivalves do Grupo Passa Dois (exclusive Formação Rio do Rasto), Neopermiano, invertebrados tipicamente dulcícolas? Pesquisas em Geociências, 29(1), 3-13.

- Holdhaus, K. (1918). Sobre alguns lamelibranquios fósseis do sul do Brasil. Serviço de Geologia e Mineralogia do Brasil, Monografia 2, 1-24.
- Landim, P.M.B. (1970). O Grupo Passa Dois (P) na Bacia do rio Corumbataí (SP). Boletim do Departamento Nacional de Produção Mineral 252, 1-103.
- Leanza, A.F. (1948). El llamado Triasico marino de Brasil, Paraguay, Uruguay y la Argentina. Revista de la Asociación Geológica Argentina 3(3), 219-244.
- Maranhão, M.S.A.S. e Petri, S. (1996). Novas ocorrências de fósseis nas Formações Corumbataí e Estrada Nova do Estado de São Paulo e considerações preliminares sobre seus significados paleontológico e bioestratigráfico. Revista do Instituto Geológico 17(1/2), 33-54.
- Mendes, J.C. (1944). Lamelibranquios Triássicos de Rio Claro (Estado de São Paulo). Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo 45 (Geologia 1), 41-76.
- Mendes, J.C. (1945). Considerações sobre a estratigrafia e idade da Formação Estrada Nova. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da universidade de São Paulo 50 (Geologia 2), 27-34.
- Mendes, J.C. (1949). Novos lamelibranquios fósseis da Série Passa Dois, Sul do Brasil. Boletim do Departamento Nacional de Produção Mineral 133, 1-40.
- Mendes, J.C. (1952). A Formação Corumbataí na região do rio Corumbataí. (Estratigrafia e descrição dos lamelibranquios). Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo 145 (Geologia 8), 1-119.
- Mendes, J.C. (1954). Contribuição à estratigrafia da Série Passa Dois no Estado do Paraná. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo 175 (Geologia 10), 1-119.
- Mendes, J.C. (1984). Sobre os paleoambientes deposicionais do Grupo Passa Dois. Revista do Instituto Geológico 5(1/2), 15-24.
- Mendes, J.C. e Mezzalira, S. (1946). Posição estratigráfica dos novos horizontes com vegetais fósseis da Formação Estrada Nova. Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia, Rio de Janeiro, 30, 1-4.
- Mezzalira, S. (1957). Ocorrências fossilíferas novas da Série Passa Dois na região Limeira-Rio Claro-Piracicaba. Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia 6(2), 37-59.
- Mezzalira, S. (1980). Bioestratigrafia do Grupo Passa Dois no Estado de São Paulo. Revista do Instituto Geológico 1(1), 15-34.
- Mezzalira, S. (1981). Léxico Estratigráfico do Estado de São Paulo. Governo do Estado de São Paulo, Secretaria de Agricultura e Abastecimento, Coordenadoria da Pesquisa de Recursos Naturais, Instituto Geológico. São Paulo, Brasil.
- Mezzalira, S.; Mendes, J.C.; Maranhão, M.S.A.S. (1990). Anhemia: novo gênero de bivalves do Grupo Passa Dois – Permiano. Revista do Instituto Geológico 11(1), 51-54.
- Oliveira, E.P. (1918). Posição estratigraphica dos lamelibranquios descriptos na memoria do Professor Holdhaus. Serviço de Geologia e Mineralogia do Brasil, Monografia 2, 27-32.
- Oliveira, E.P. (1929). Lamelibranquios Triássicos do Estado do Paraná. Anais da Academia Brasileira de Ciências 1(3), 158-162.
- Ragonha, E.W. (1987). "Coprólitos espiralados" da Formação Corumbataí. Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro, 307-317.
- Ragonha, E.W. e Santos, R.S. (1987). Nova classificação de *Dentalium florencei* Moraes Rego, 1936 (Mollusca, Scaphopoda) para *Hybodus* (Chondrichthyes, Elasmobranchii). Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro, 1-6.
- Reed, F.R.C. (1928). Triassic fossils from Brazil. The Annals & Magazine of Natural History (Series 10) 2, 39-48.
- Reed, F.R.C. (1929). Faunas Triássicas do Brasil. Serviço de Geologia e Mineralogia do Brasil, Monografia 9, 1-83.
- Reed, F.R.C. (1932). Some new Triassic fossils from Brazil. The Annals & Magazine of Natural History (Series 10) 10, 479-487
- Reed, F.R.C. (1935). Some Triassic lamelibranchs from Brazil and Paraguay. Geological Magazine 72, 33-42.
- Rohn, R. (1994). Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Runnegar B. e Newell, ND. (1971). Caspian-like relict molluscan fauna in South American Permian. Bulletin of the American Museum of Natural History 146, 1-66.
- Simões, M.G. e Anelli, L.E. (1995). Runnegariella, um novo gênero de Megadesmidae (Pelecypoda) da Formação Corumbataí (Neopermiano), Bacia do Paraná, Brasil. Geociências 14(2), 161-173.
- Simões, M.G. e Kowalewski, M. (1998). Shell beds as paleoecological puzzles: a case study from the Upper Permian of the Paraná Basin, Brazil. Facies 38, 175-196.
- Simões, M.G. e Torello, F.F. (2003). Modelo de tafocías para os moluscos bivalves do Grupo Passa Dois (Formações Serra Alta, Teresina e Corumbataí), Permiano Superior, Bacia do Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Geociências 33(4), 371-380.
- Simões, M.G.; Torello, F.F.; Rocha-Campos, A.C. (1996). Gênese e classificação da coquina de Camaquã, Formação Corumbataí (Neopermiano), na região de Rio Claro, SP. Anais da Academia Brasileira de Ciências 68(4), 545-557.
- Simões, M.G.; Marques, A.C.; Mello, L.H.C.; Anelli, L.E. (1997). Phylogenetic analysis of the genera of the extinct family Megadesmidae (Pelecypoda, Anomalodesmata), with remarks on its paleoecology and taxonomy. Journal of Comparative Biology 2(2), 75-90.
- Simões, M.G.; Rocha-Campos, A.G.; Anelli, L.E. (1998). Paleoecology and evolution of the Permian pelecypod assemblages (Paraná Basin) from Brazil, p. 443-452. In: Johnston, P.A. & Haggart, J.W. (Eds.) Bivalves – An Eon of Evolution: paleobiological studies honoring Norman D. Newell. University of Calgary Press, USA.
- Simões, M.G.; Kowalewski, M.; Torello, F.F.; Ghilardi, R.P.; Mello, L.H.C. (2000a). Early onset of modern style shell beds in the Permian sequences of the Paraná Basin: implications for the Phanerozoic trend in bioclastic accumulations. Revista Brasileira de Geociências 30(3), 495-499.
- Simões, M.G.; Marques, A.C.; Mello, L.H.C.; Ghilardi, R.P. (2000b). The role of taphonomy in cladistic analysis: a case study in Permian bivalves. Revista Española de Paleontología 15(2), 153-164.
- Simone, L.R.L. e Mezzalira, S. (1994). Fossil Molluscs of Brazil. Governo do Estado de São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente, Coordenadoria de Informações Técnicas, Documentação e Pesquisa Ambiental, Instituto Geológico. São Paulo, Brasil.
- Torello, F.F. e Simões, M.G. (1994). Características tafonômicas da assembléia de *Pinzonella illusa* Reed, Formação Corumbataí (Neopermiano), Bacia do Paraná, Brasil. Acta Geológica Leopoldensia 17(39/1), 159-173.

FISIOLOGIA SENSORIAL

Felipe Viegas Rodrigues

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, USP – São Paulo, SP, Brasil
rodrigues.fv@gmail.com

Editores responsáveis:

André Frazão Helene e Gilberto Fernando Xavier

Recebido 01out09 / Aceito 19out10 / Publicação inicial 30dez10

Resumo. Os receptores sensoriais existentes nos animais, ponto de contato entre o mundo externo e o sistema nervoso, permitem a captação e a transdução de todo tipo de estímulos ambientais, sejam ondas eletromagnéticas, ondas mecânicas ou moléculas (estímulos químicos). Os mecanismos de transdução das diferentes modalidades sensoriais serão revistos, juntamente com as regiões encefálicas envolvidas com o processamento primário dos estímulos ambientais, ainda evidenciando a relação do habitat e estilo de vida de diferentes organismos com seus sistemas sensoriais.

Palavras-chave. receptores, sistemas sensoriais, transdução.

SENSORY PHYSIOLOGY

Abstract. The sensory receptors existing in animals, contact point between the external physic world and the nervous system, allow uptake and transduction of all kind of environmental stimuli, be it electromagnetic waves, mechanic waves or molecules (chemical stimuli). Transduction mechanisms from different sensory modalities will be reviewed, along with the brain areas involved in primary processing of environmental stimuli, yet pointing relationships of habitat and life-style of different organisms with its sensory systems.

Keywords. receptors, sensory systems, transduction.

Introdução

O sistema nervoso de qualquer organismo pode ser modelado em sua forma mais simples como um sistema que possui entrada de dados (células receptoras), nenhum ou algum processamento do sinal (interneurônios) e um sistema de saída (células efetoras) (Fig. 1).

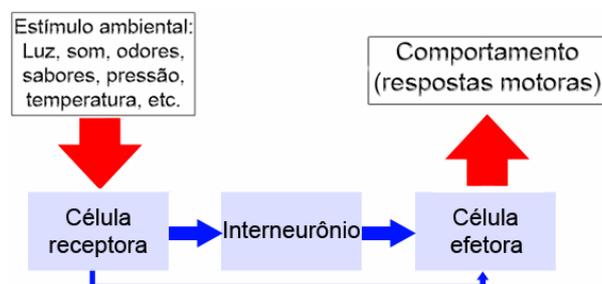


Figura 1 – Modelo simplificado do arranjo de um Sistema Nervoso.

O arranjo mais simples possível é chamado arcorreflexo, em que uma única célula recebe o estímulo em um ponto do organismo e diretamente atua como uma célula efetora. Esse arranjo já permite uma série de respostas comportamentais úteis à sobrevivência. Eventualmente, modificou-se para um arranjo com duas células: uma receptora e outra efetora, formando um arcorreflexo monossináptico (e.g. reflexo patelar). Ressalta-se que a comunicação entre as duas células já poderia representar uma forma de modulação do sinal e, portanto, flexibilizar o comportamento (Eckert, 1983).

Há ainda o arcorreflexo polissináptico, com pelo menos um interneurônio entre as células receptora e efetora. A existência do interneurônio nessa interface deu origem aos gânglios –

acúmulos de corpos celulares de neurônios no organismo. Em última instância, o Sistema Nervoso Central (SNC) dos organismos é um gânglio (ou um grande conjunto deles).

A rede neural mais simples em organismos vivos é aquela encontrada nos Celenterados. O arranjo das células nervosas é difuso, com cruzamentos desordenados de axônios, e sem preferência de direção do estímulo conduzido. Em alguns Celenterados há um início de organização em direção a arcos-reflexo monossinápticos, que é presente em todos os outros organismos multicelulares (com tecido verdadeiro). Apesar disso, os arcos-reflexo polissinápticos são mais comuns.

As células receptoras, de agora em diante chamadas receptores sensoriais, são responsáveis por transduzir (isto é, transformar uma forma de energia em outra) o estímulo ambiental em um sinal elétrico que possa ser processado pelo SNC. Os receptores tendem a ser muito específicos e, somado ao arranjo no qual estão dispostos, respondem preferencialmente a um tipo de estímulo.

A luz tem excelentes propriedades direcionais e a maior velocidade de deslocamento conhecida, sendo muito fiel para retratar mudanças no ambiente, especialmente mudanças rápidas. Dois terços dos filis animais tem órgãos sensíveis à luz. Olhos (órgãos especializados para captação de luz) com formação de imagem existem em 6 dos 33 filis extantes (ainda existentes) de Metazoários, os quais representam aproximadamente 96% das espécies conhecidas atualmente, sugerindo que olhos contribuíram para o sucesso evolutivo (Fernald, 2008).

Mesmo animais que vivem em ambientes com baixas quantidades de luz apresentam olhos. Alguns mamíferos com hábitos noturnos são capazes de utilizar olhos para orientação no ambiente, mediante mecanismos de compensação das condições mínimas de luz. Gatos possuem um tecido refletivo na retina (chamado *Tapetum lucidum*), que faz com que a luz passe duas vezes por ela. Outros mamíferos, como os *Tarsius*, têm globos oculares extremamente grandes.

Apesar da vasta utilização da luz para orientação espacial e localização de presas, outras formas de energia e mesmo moléculas também permitem essas funções. É importante ressaltar que não há sistemas mais ou menos evoluídos (ou perfeitos), mas apenas aqueles mais adaptados a um determinado nicho (Futuyma, 2005).

Visão

A faixa de radiação eletromagnética utilizável pelos animais como luz é relativamente estreita (Fig. 2).

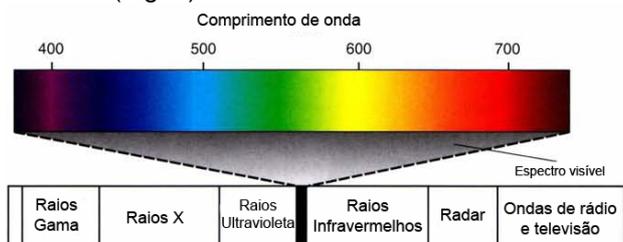


Figura 2 – Faixa de luz visível aos vertebrados (em destaque). Comprimento de onda em nanômetros. Modificado de Carlson (2004).

Fernald (1988) sugere que isso deve-se aos estágios iniciais da evolução animal terem ocorrido na água, meio no qual acontece significativa redução de amplitude da radiação eletromagnética em comprimentos de onda acima do vermelho. O mesmo ocorre com comprimentos de onda abaixo do violeta, que, além disso, podem causar dano tecidual por alterações no DNA (Alberts, 2008).

Esses fatores devem ter sido determinantes para que a seleção natural favorecesse mecanismos bioquímicos nessa estreita faixa de radiação que hoje chamamos de luz visível. Mais tarde, algumas espécies de pássaros e insetos passaram a utilizar também comprimentos de onda na faixa do ultravioleta próximo.

Mecanismo de transdução

Mesmo alguns organismos unicelulares apresentam resposta à luz – uma simples fototaxia (movimento em direção à luz). Mas para que possamos enxergar, mais do que gerar uma resposta intracelular em resposta à luz precisamos formar uma imagem representativa do ambiente que nos rodeia. Isso só é possível nos organismos multicelulares e na presença de olhos.

Apesar das diferenças no formato e no funcionamento, o mecanismo básico envolve a captação da luz e a estimulação de fotorreceptores específicos. A molécula fundamental para esse processo é uma combinação entre opsina (uma proteína) e um carotenóide. Todo fotorreceptor possui essa combinação em suas membranas. A combinação mais encontrada, tanto em vertebrados como em invertebrados, é entre opsina e Retinal (uma molécula derivada da Vitamina A).

Essas moléculas se encontram em abundância nas dobras de membrana do receptor (uma a cada 5 nm em alguns receptores) e mudam sua conformação com a estimulação luminosa, provocando uma cascata bioquímica no interior da célula. Em última instância, há uma alteração da atividade eletrofisiológica do receptor, que é transmitida até o SNC.

Os invertebrados mais bem estudados com respeito ao sistema visual são os insetos. Eles possuem olhos compostos por unidades individuais chamadas omatídeos, cada qual com um receptor sensorial. Este é formado por um dendrito central de uma célula chamada excêntrica, rodeado por 6 a 12 células retinulares, as quais enviam uma densa profusão de microvilos em direção ao dendrito da célula excêntrica, formando o rabdômero (Fig.3).

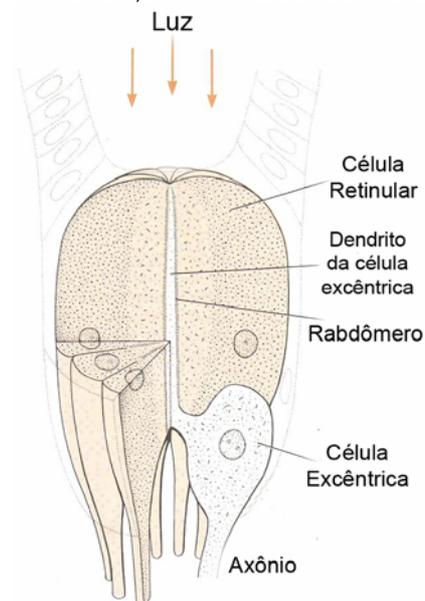


Figura 3 – Representação de um omatídeo de um olho composto de invertebrado. Modificado de Eckert (1983).

A formação de imagem nesse tipo de olho se dá pela composição das diversas partes do campo visual captadas pelos diversos omatídeos, formando um mosaico. A quantidade de tipos de pigmentos visuais é bastante variável, com alguns crustáceos apresentando até oito diferentes pigmentos em seu sistema visual (Cronin, 2007).

Os vertebrados reúnem todos os receptores em um mesmo local (a retina, Fig. 4A), abrigados por uma câmara com entrada de luz controlada e intermediada por uma lente, um arranjo que permite a projeção de uma imagem invertida sobre a retina. A maioria dos grupos possui dois

tipos de receptores, cones e bastonetes (Fig. 4B). Primatas têm os cones concentrados na porção central da retina (fóvea), uma depressão formada pelo afastamento das camadas celulares superiores (Fig. 4B).

A fóvea é o ponto de maior acuidade visual, sendo processado por quase 50% do córtex visual primário (V1) (Fig. 5), ainda que responda por menos de 1% do campo visual. Essa discrepância de valores é resultado da extrema fidelidade com a qual as imagens desse ponto do campo visual são tratadas. Conforme se afasta do centro da retina em direção à periferia, menos cones e mais bastonetes são encontrados, com virtualmente nenhum cone nas regiões mais periféricas, o inverso do centro da fóvea.

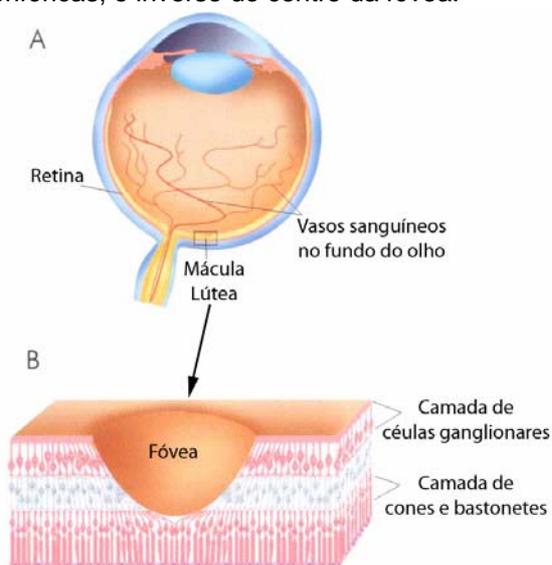


Figura 4 – (A) Olho em câmara de vertebrados. (B) Detalhe da fóvea no centro da retina, evidenciando algumas camadas celulares da retina. Modificado de Lent (2006).

Poucas generalizações podem ser feitas quanto ao envolvimento desses receptores na visão de cores e outras propriedades de uma imagem (e.g. brilho), dado que as variações entre os grupos são grandes. O comprimento de onda que será absorvido em cada receptor é também bastante variável.

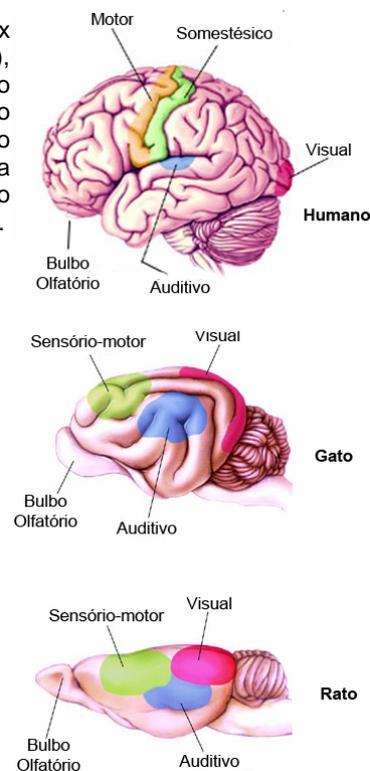
A maioria dos primatas possui na retina dois tipos de cones (cada um com um pigmento) mais bastonetes (Casagrande e col., 2007). Alguns têm três tipos de cones, incluindo os humanos, e a habilidade de perceber cores se dá pela capacidade de comparar diferentes comprimentos de onda absorvidos por diferentes cones (Casagrande e col., 2007).

Os bastonetes são mais sensíveis à luz do que os cones (podendo responder a apenas um fóton – o equivalente à luz de uma vela a 1 km de distância), mas são de apenas um tipo, absorvendo preferencialmente comprimentos de onda próximos a 496 nm. Nessas condições, como em um quarto escuro, cones não respondem e percebemos o ambiente como imagens acinzentadas (ou simplesmente sem

cor). Bastonetes são extremamente importantes para a detecção de bordas e movimento.

Neurônios com axônios longos, as células ganglionares (Fig. 4B), formam o nervo óptico que transmite a alteração da atividade eletrofisiológica resultante da estimulação dos fotorreceptores em direção ao V1 (Fig. 5).

Figura 5 - Córtex visual primário (V1), em vermelho, no córtex occipital do homem, do gato e do rato. Encéfalos fora de escala. Modificado de Bear e col. (1996).



Esse caminho, porém, não é direto. Há um cruzamento de parte das fibras que se dirigem ao SNC (Fig. 6). As células ganglionares da hemiretina temporal em ambos os lados não se cruzam e se projetam para o córtex ipsilateral. As fibras da hemiretina nasal se cruzam no quiasma óptico e se projetam para o córtex contralateral. Dessa forma, toda a estimulação no hemisfério visual direito irá para o córtex esquerdo e vice-versa.

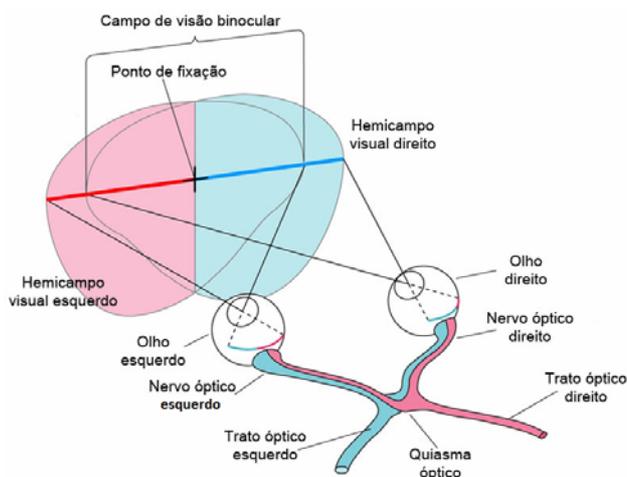


Figura 6 – Cruzamento das fibras do nervo óptico e hemisférios cerebrais contemplados em cada hemisfério cerebral. Modificado de Bear e col. (1996).

Note que há uma extensa área de sobreposição dos campos esquerdo e direito (Fig. 6). É ela quem permite a visão binocular, responsável pela visão em profundidade e criada pela proximidade entre os dois globos oculares (voltados, portanto, para um mesmo lado da cabeça), algo constante em animais carnívoros. A grande maioria dos herbívoros, por outro lado, tem os olhos em lados opostos da cabeça, o que reduz sensivelmente a visão binocular, mas potencializa a visão em todas as direções, permitindo que esses animais percebam a aproximação de predadores independentemente do local para o qual eles estejam direcionados.

Após o cruzamento no quiasma óptico, todas as fibras projetam-se para o Tálamo nos vertebrados. Em mamíferos e passáros, mais especificamente, para o Núcleo Geniculado Lateral (NGL) e, em estrutura possivelmente homóloga, nos répteis (Dicke e Roth, 2007). Esse núcleo tem seis regiões citoarquitetônicas muito bem definidas em todos os primatas. As duas camadas mais inferiores possuem neurônios com corpos celulares grandes e trazem as informações vindas dos bastonetes: é a camada magnocelular. As outras quatro camadas, chamadas parvocelulares, têm neurônios com corpo celulares pequenos e trazem informações vindas de cones com pigmentos sensíveis a um comprimento de onda médio (comumente chamado de verde) e, em primatas possuidores de três cones diferentes, comprimento de onda longo (comumente chamado de vermelho). Entremeadado nessas camadas, há células chamadas koniocelulares que trazem informações dos cones sensíveis a comprimento de onda curto (comumente chamado de azul) (Casagrande e col., 2007, Wässle, 2008).

Do NGL, a estimulação segue para V1 no córtex occipital, que tem um mapa retinotópico, isto é, tem uma região cortical para cada região na retina atendida pelo Campo Receptivo de uma célula ganglionar.

Campo Receptivo pode ser definido como a área de processamento de uma determinada unidade do sistema nervoso, onde unidade pode ser desde um receptor sensorial até um neurônio em regiões tardias de processamento no córtex associativo (e.g. neurônio em V4).

É, portanto, de substancial importância o tamanho dos campos receptivos das células ganglionares que levam a informação da retina até o SNC, pois eles determinam áreas de processamento cortical desiguais para as regiões periféricas. Lembrando que a região compreendida pela fóvea corresponde a quase 50% de V1, fica claro que a fidelidade entre célula ganglionar e receptor sensorial deve ser altíssima na fóvea (ou pelo menos na fóvea central, algo como 1:1 – menores campos receptivos) e que essa fidelidade deve ser bem reduzida nas regiões periféricas da retina, com cada vez mais

células receptoras para cada célula ganglionar, i.e., maiores campos receptivos.

Essa organização privilegia regiões importantes para o comportamento (Kaas, 2007) e o arranjo é válido não só para a fóvea em primatas, mas também para as vibríças em ratos, audição em morcegos (especialmente frequências envolvidas com a ecolocalização), o nariz da Toupeira-nariz-de-estrela (*Condylura cristata*), entre uma diversidade de outros exemplos onde o refinamento no processamento da informação sensorial gerou vantagem adaptativa que fosse selecionada.

Audição

A cóclea é uma estrutura tubular enrolada sobre si mesmo (Fig. 7) com três câmaras internas chamadas escalas, preenchidas por líquidos de composições específicas (Carlson, 2005).

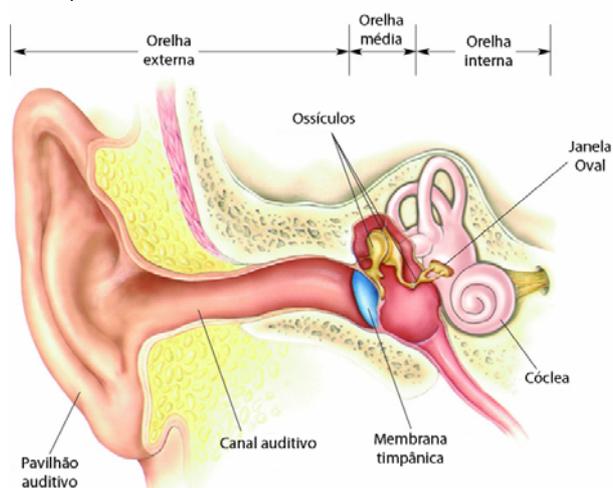


Figura 7 - Representação do sistema auditivo humano. Modificado de Bear e col. (1996).

O sistema auditivo humano está limitado a perceber frequências entre 20 Hz e 20.000 Hz, devido a características implícitas à cóclea, mais especificamente, à membrana basilar dentro dela (Fig. 8), que não vibra com sons fora dessa faixa de frequências.

Diferentemente da visão, o intervalo de frequências captado por outros animais não é semelhante. Infra-sons (frequências abaixo de 20 Hz) são utilizados por elefantes como forma de comunicação, podendo ser feita a quilômetros de distância (Garstang, 2004). No outro extremo, morcegos têm faixa de audição começando em 10.000 Hz e indo até cerca de 120.000 Hz. Os superagudos, frequências acima de 10.000 Hz, têm comportamento extremamente direcional e reflexivo, características que se tornam ainda mais exacerbadas nos ultra-sons, frequências acima de 20.000 Hz. Emitindo sons em torno de 60.000 Hz, os morcegos podem perfeitamente voar no escuro total, conseguindo desviar dos obstáculos presentes em seu caminho e até mesmo caçar presas em movimento (Vater e Köss, 2008). Eles utilizam-se do que chamamos

de sonar: um mecanismo de ecolocalização baseado na percepção da posição de objetos no espaço pela geração de um som e recaptura do mesmo após reflexão.

Mecanismo de transdução

Nos mamíferos, a energia sonora no ambiente chega até ao tímpano pelo canal auditivo, parte da orelha externa (Fig. 7). Essa energia, com todas as suas características de frequência e intensidade, é transmitida pelo tímpano aos ossículos da orelha média (martelo, bigorna e estribo), que farão a transmissão para a janela oval na cóclea, integrantes da orelha interna. A interação existente entre os três ossículos causa uma amplificação de até 1,6x na energia sonora que recebemos e a diferença de área entre o tímpano e a janela oval outra de 20x, resultando em um ganho em amplitude de 32x aproximadamente.

A vibração transmitida à janela oval é então transferida para os líquidos internos da cóclea e para a membrana basilar. Como a cóclea é um tubo inextensível, a Janela Redonda funciona como uma válvula de escape, permitindo a movimentação dos líquidos internos e vibração nas membranas.

Diferentes regiões da membrana basilar são mais sensíveis a frequências distintas. Sons agudos – altas frequências – causam a vibração de suas porções iniciais. Sons médios, no meio, e sons graves – baixas frequências – no final da cóclea. Tais constatações não significam que um som fará com que só aquela região vibre. Pelo contrário, o som causará vibração por toda a membrana basilar, mas ela será muito pequena fora do ponto de ressonância, especialmente em sons agudos, não alterando a atividade eletrofisiológica dos receptores em outros pontos da membrana.

Os mecanorreceptores, células ciliadas responsáveis pela transdução da energia sonora em impulsos nervosos, localizam-se no órgão de Corti e seus cílios encontram-se imersos na membrana tectorial, uma estrutura rígida e fixa (Fig. 8). A vibração da membrana basilar causa o deslocamento da base do órgão de Corti, mas não dos cílios dos mecanorreceptores, o que gera um movimento relativo da célula em relação aos cílios.

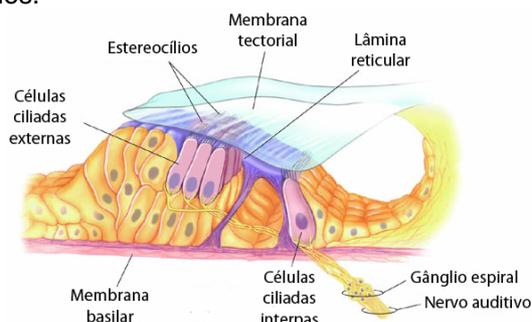


Figura 8 – Representação esquemática do órgão de Corti. Modificado de Bear e col. (1996).

Os cílios possuem canais iônicos de potássio que encontram-se parcialmente abertos em repouso, de forma que mesmo na ausência de som no ambiente o nervo coclear possui uma taxa basal de disparos de potenciais de ação. O movimento relativo dos cílios, bidirecional, leva a aumento do influxo de potássio, pelo estiramento da membrana em uma direção, e fechamento dos canais em outra, causando despolarização e hiperpolarização do potencial de repouso do receptor. Essa alteração na atividade eletrofisiológica modula a quantidade de neurotransmissor liberado na fenda sináptica e, conseqüentemente, a resposta dos neurônios ganglionares que integram o nervo coclear (Kandel e col., 2000).

As fibras nervosas que integram o nervo coclear não projetam-se diretamente para o Córtex Auditivo Primário (A1), mas passam por núcleos do tronco encefálico, onde há sinapses entre fibras provenientes de ambas as cócleas e importantes para processamento da origem de uma fonte sonora (ângulo da fonte em relação ao indivíduo). Assim como no sistema visual, todas as fibras atingirão o tálamo, mais especificamente o Núcleo Geniculado Medial (NGM) onde há novas sinapses para retransmissão da atividade eletrofisiológica para A1 (Fig. 9).

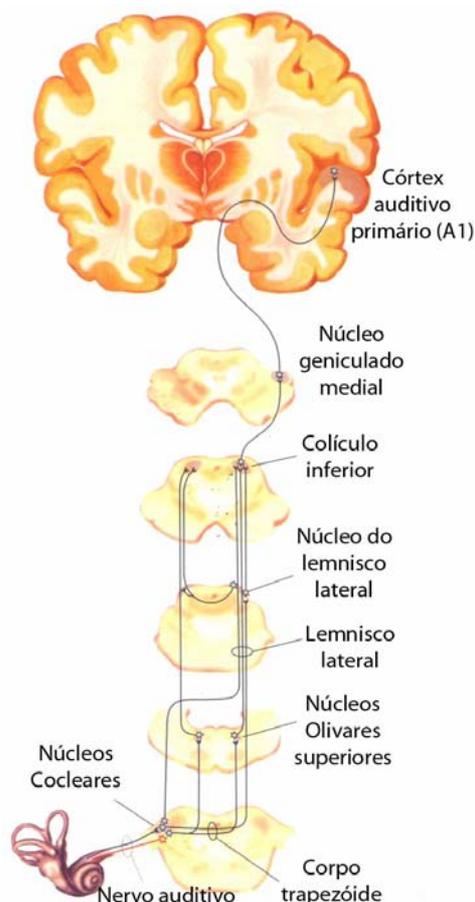


Figura 9 – Trajeto percorrido pelas fibras nervosas provenientes da cóclea até o córtex auditivo primário no cérebro. Modificado de Lent (2006).

Em mamíferos, com exceção do sistema olfatório, o Tálamo funciona como um retransmissor de toda informação sensorial que chega ao SNC. As sinapses que ocorrem nos diversos núcleos talâmicos tem importante função de integrar informações entre os diversos sistemas e de modular o sinal aferente, inclusive bloqueando estimulações irrelevantes do ambiente (Kandel e col., 2000), como o ruído constante de um ventilador.

As fibras que saem do NGM chegam até A1 formando um mapa tonotópico da membrana basilar da cóclea com frequências graves mais anteriores e as agudas mais posteriores. Esse arranjo permite o que é chamado “Princípio de Localização”: uma determinada população de neurônios de A1 com sua atividade alterada indica fielmente uma determinada frequência de vibração na membrana basilar (Lent, 2006).

Sistema Vestibular

Associado às estruturas que permitem a audição, todos os vertebrados contam também com o sistema vestibular, com o qual podem perceber fenômenos de aceleração e postura corporal. Raramente mencionado, esse sistema deve ser considerado um sexto sentido dos organismos, tendo íntima relação com o sistema motor, permitindo correções posturais reflexas a estimulações bruscas e estabilização do olho durante a movimentação corporal (Graf, 2007).

O sistema é composto na maioria dos vertebrados por três canais semicirculares para percepção de acelerações angulares (rotações) e os otólitos (sáculo e utrículo), para acelerações lineares (Graf, 2007) (Fig. 10).

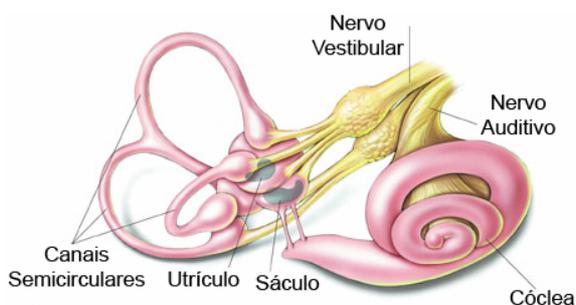


Figura 10 – Órgãos do equilíbrio no ouvido humano. Modificado de Bear e col. (1996).

A presença de três canais semicirculares surge nos gnastomados, pela adição do canal horizontal, ausente nos agnatas. Os canais são completamente preenchidos por líquido e contém uma dilatação (ampola) com células ciliadas semelhantes àquelas do Sistema Auditivo associadas a uma estrutura gelatinosa (cúpula) (Fig. 11).

Os movimentos de rotação do organismo causam o deslocamento do líquido em relação ao canal, resultando em movimentação da cúpula e despolarização e hiperpolarização das células ciliadas, como na cóclea.

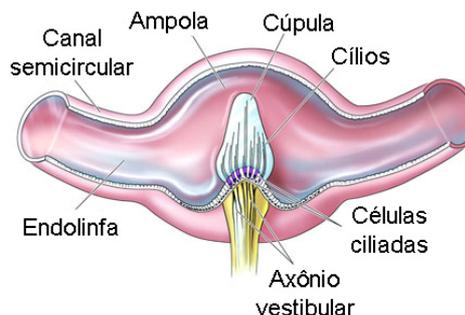


Figura 11 – Detalhe da ampola do canal semicircular e parte interna, com mecanorreceptores envolvidos por uma cúpula. Modificado de Bear e col. (1996).

A maioria das projeções do nervo vestibular vai para um núcleo homônimo na medula, que posteriormente projetam-se ao tálamo e, então, ao córtex somestésico (Kandel e col., 2000). A ativação cortical gerada pelas informações do sistema vestibular possivelmente são utilizadas para gerar uma medida subjetiva de postura corporal e do mundo externo (Kandel e col. 2000).

Outras projeções seguem diretamente para o cerebelo. Interessantemente, algumas projeções vão para os núcleos dos nervos cranianos que controlam o movimento ocular (nervos cranianos III, IV e VI). Essas projeções permitem o reflexo vestibulo-ocular que corrige o movimento dos olhos enquanto andamos ou simplesmente movimentamos a cabeça, permitindo a formação de imagens estáveis na retina. Pessoas com lesão no nervo vestibular têm sérias dificuldades em enxergar enquanto se deslocam (Carlson, 2005).

Somestesia

O sistema somatossensorial permite perceber estímulos na pele através de uma diversidade de receptores sensoriais especializados: modificações nas terminações de neurônios unipolares que alteram sua atividade eletrofisiológica pela pressão, temperatura ou dor. Além de se projetarem para o SNC, esses neurônios fazem conexões diretas com neurônios motores na medula para permitir reflexos e evitar eventuais danos à pele (em última instância, ao organismo) – um arcorreflexo monossináptico como o reflexo patelar.

As vibrissas de ratos e camundongos são também um importante órgão tátil, utilizado para se localizarem no ambiente e mais importantes do que os olhos, já que estes têm hábitos noturnos.

Termorreceptores, são extremamente importantes em mamíferos, que precisam manter sua temperatura regulada. Em serpentes da subfamília Crotalinae e da família Boidae esses receptores assumem função especializada, por estarem organizados em órgãos chamados Fossetas Loreais. Nesses órgãos encontram-se a maior concentração de termorreceptores conhecida no reino animal, permitindo que esses animais criem uma imagem detalhada do mapa

de temperatura do ambiente (Johnson e Reed, 2008), auxiliando (e provavelmente sendo mais importantes que) a visão na captura de presas.

Os estímulos somestésicos são levados ao córtex cerebral via tálamo (Núcleo Posterior Ventral - NPV), formando um mapa somatotópico do organismo no Córtex Somestésico Primário (S1) (giro pós-central do lobo parietal) (Fig. 5). O mesmo arranjo desproporcional entre periferia e representação cortical é encontrado em S1, com a ponta dos dedos, lábios e língua (em humanos) tendo os menores campos receptivos do sistema (e, portanto, as maiores áreas de processamento cortical). Os termorreceptores da Fosseta Loreal de serpentes são exceção, pois conectam-se diretamente ao encéfalo através do 5º (V) par de nervo craniano (Johnson e Reed, 2008).

Sentidos químicos

Olfação

As conexões neurais da via olfativa até o córtex sugerem que esse é um dos sistemas sensoriais mais antigos dos animais, embora tal afirmação ainda esteja em discussão (Eisthen e Polese, 2007).

É o único sistema que faz conexões diretas com o córtex cerebral, sendo o córtex olfatório definido como a soma de todas as regiões que recebem projeções diretas do bulbo olfatório, i.e., (1) núcleo olfatório anterior, (2) córtex piriforme, (3) parte da amígdala, (4) tubérculo olfatório e (5) parte do córtex entorrinal. Das últimas 4 regiões partem projeções para o tálamo, que envia projeções diretas do bulbo olfatório com o lobo frontal). Amígdala e córtex entorrinal enviam outras projeções para o hipotálamo e hipocampo, respectivamente (Kandel e col., 2000).

São as conexões com o lobo frontal que provavelmente nos permitem ter consciência dos cheiros ao nosso redor e as conexões com o sistema límbico, os comportamentos ligados à homeostase e às emoções (Lent, 2006).

O sistema olfativo é um bom exemplo de como o sistema sensorial mais importante a uma espécie dependerá das pressões seletivas. Cachorros não são capazes de enxergar em cores como nós enxergamos; por outro lado, são detentores de um olfato apuradíssimo, frequentemente sendo vistos farejando o chão atrás de algo que lhes interessa. Treinados, são hoje largamente utilizados para encontrar drogas em bagagens e pessoas soterradas em terremotos, sendo melhores que os humanos fazendo tais buscas visualmente. Tubarões também são fantásticos na detecção de odores, podendo perceber uma gota de sangue em dezenas de litros de água. O caso mais surpreendente, porém, é o das mariposas: os machos de algumas espécies são capazes de detectar concentrações de apenas uma molécula do feromônio de atração sexual da fêmea para até 10^{17} moléculas de ar. Isso se traduz em

conseguir perceber uma fêmea a milhas de distância.

Feromônios são moléculas úteis a diversos comportamentos sociais intraespecíficos, da reprodução, como citado acima à trilhas de forrageamento em formigas (Ribeiro e col., 2009). Fatos como a coincidência do ciclo menstrual entre mulheres que moram juntas (Weller e Weller, 1995), o reconhecimento do próprio odor em relação ao de outros indivíduos (Porter e col., 1986 *apud* Martins e col., 2005) e a preferência por odores do sexo oposto (Martins, 2005) trazem indícios fortes de que esse mecanismo também exista em humanos. Alguns desses exemplos nos mostram que nem sempre precisamos estar conscientes de um estímulo para responder ao mesmo.

Gustação

A gustação está presente na maioria dos vertebrados e depende de receptores específicos na língua, que detectam cinco qualidades: amargor, acidez, doçura, salinidade e umami. Há claras razões adaptativas para a seleção de tais receptores. Curiosamente, felinos não possuem receptores para doçura (Carlson, 2005).

Os animais tendem a ingerir rapidamente tudo o que é doce ou salgado; doçura indica presença de açúcares, claramente um alimento. Já receptores para sal, indicam a presença de cloreto de sódio, extremamente importante para o equilíbrio eletroquímico do organismo. Por outro lado, substâncias amargas ou azedas serão evitadas. Acidez é um indicativo de decomposição, resultado da ação bacteriana. Já o amargor é um excelente indicativo da presença de alcalóides potencialmente venenosos produzidos por plantas. Umami é um sabor relacionado à presença de glutamato monossódico, substância naturalmente presente em carnes, queijos e alguns vegetais. Um sexto tipo de receptor poderia também detectar a presença de ácidos-graxos nos alimentos; de fato, trabalhos recentes indicam respostas celulares causadas pela presença de ácidos-graxos específicos (Gilbertson e col., 1997 *apud* Carlson, 2005).

As vias neurais da gustação se dão através do núcleo posteromedial ventral do tálamo para a base do córtex frontal e para o córtex insular. Outras projeções se dão para a amígdala e hipotálamo. Sugere-se que a via hipotalâmica sirva para mediar efeitos reforçadores de sabores doces e salgados.

Outros sentidos

O repertório de estimulações físicas que servem à orientação não se limita àquelas que podemos perceber. Insetos conseguem se guiar pelo sol mesmo quando há nuvens no céu impedindo luz direta. Isso é possível pelo arranjo dos microvilos no rabdômero do omatídeo (Fig. 3), formando um ângulo de 90° uns com os outros. A estimulação pela luz é até seis vezes

maior nos microvilos que estão paralelos à orientação do vetor de polarização da luz.

Alguns peixes têm células eletroreceptoras que são modificações de células ciliadas da linha lateral. Essas células podem captar correntes elétricas produzidas por tecidos ativos de outros peixes próximos (e.g., coração) mesmo que eles estejam enterrados sob a areia do fundo do lago ou oceano, um mecanismo frequentemente utilizado por elasmobrânquios. Outros peixes são capazes de produzir uma corrente elétrica fraca, através de uma série de despolarizações sincronizadas das células de seu órgão elétrico. A corrente gerada flui da parte posterior para a anterior do peixe e qualquer material próximo que tenha uma condutividade diferente daquela da água causará uma alteração no campo elétrico, sendo detectado.

A própria linha lateral de peixes e anfíbios é um órgão sensorial. Ela está ausente nos grupos superiores de vertebrados e é extremamente adaptativa ao ambiente em que esses organismos vivem. Por outro lado, o mecanismo receptor presente ao longo da linha lateral é uma célula ciliada como aquela descrita para os órgãos de audição e equilíbrio, sendo homólogo entre todos os grupos (Graf, 2007). Mais do que isso, as interações com outros mecanorreceptores podem ser traçadas até o nemátodo *Caenorhabditis elegans*, passando pelas drosófilas e apontando para um desenvolvimento evolutivamente precoce desses receptores (Graf, 2007).

O campo magnético terrestre também parece ser um estímulo utilizado por alguns animais para orientação e deslocamentos de longa distância; entre eles: aves migratórias, pombos-correio (uma variação do pombo-comum) e as tartarugas-marinhas. Há críticas à existência da magnetorrecepção, mas os experimentos que a refutam parecem apenas falhar em detectá-la e não invalidam a existência do mecanismo. Além disso, de fato, tais animais possuem partículas de magnetita invadidas na região do osso etmóide (crânio) (Freake e col., 2006). Eckert (1983) relata evidências de que ele possa existir em salamandras, enguias e até mesmo bactérias.

Conclusões

Os mecanismos sensoriais empregados pelos organismos são consequência direta das pressões seletivas que um ambiente pode gerar. Não há melhores órgãos ou sistemas, mas apenas aqueles mais bem adaptados. Estes fenótipos são alvos do processo de seleção natural (Darwin, 1859, 1997).

Esse processo é claramente sugerido na comparação entre grupos, que revela soluções muito semelhantes, ainda que elas sejam análogas entre espécies. Estímulos como a luz, disponível na em toda a superfície terrestre, tornaram possível o desenvolvimento

independente de órgãos fotorreceptores nos mais diversos grupos.

Para alguns organismos, como as serpentes, a estimulação química associada à termorrecepção, parece ter se mostrado suficiente, ou talvez até mais adaptativa em seu nicho, para a captura de presas.

A comparação da organização do sistema nervoso de diferentes espécies de mamíferos faz a mesma sugestão ao revelar áreas de processamento cortical de tamanhos proporcionalmente diferentes conforme maior ou menor importância de tipo de estímulo para a espécie. A Toupeira-nariz-de-estrela (*Condylura cristata*), já anteriormente citada, possui três níveis de processamento cortical somestésico, diferentemente de outras toupeiras que possuem apenas dois níveis (Catania, 2007). No entanto, ela é a única espécie que depende integralmente da informação somestésica para encontrar alimento.

Da mesma forma, ainda que duas espécies tenham órgãos análogos ou mesmo homólogos, é possível que a percepção gerada pelos estímulos ambientais seja diferente, dado que a área cortical dedicada a um determinado sistema pode variar imensamente (Catania, 2007).

É provável ainda que existam outras formas de percepção de estímulos, por receptores sensoriais ainda não identificados. Nosso conhecimento atual sobre sistemas sensoriais nos mostra que qualquer observação comportamental merece uma postura cautelosa na busca de quais estímulos estão moldando um determinado comportamento e quais são as pressões seletivas sobre uma população.

Agradecimentos. À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e ao Prof. Dr. André Frazão Helene pelos ricos comentários ao texto.

Bibliografia

- Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., Walter. P. (2008) Molecular biology of the cell. Ed. Garland science, Taylor & Francis Group, New York, NY. 5ª ed. 1601 p.
- Bear, M. F.; Connors, B. W. e Paradiso, M. A. (1996) Neuroscience: exploring the brain. Ed. Williams & Wilkins. Baltimore, MD. 666 pp.
- Carlson, N. R. (2004) Foundations of physiological psychology. Ed. Allyn & Bacon, Boston, MA. 592 pp.
- Casagrande, V. A.; Khaytin, I. e Boyd, J. (2007) The evolution of parallel visual pathways in the brains of primates. In: Kaas, J.H., Striedter, G.F., Bullock, T.H., Preuss, T.M., Rubenstein, J., Krubitzer, L.A. (2007) Evolution of nervous systems – a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. 2.000 pp.
- Catania, K.C. (2007) Epigenetic Responses to a Changing Periphery – Wagging the Dog. In: Kaas, J.H., Striedter, G.F., Bullock, T.H., Preuss, T.M., Rubenstein, J., Krubitzer, L.A. (2007) Evolution of nervous systems – a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. 2.000 pp.
- Cronin, T.W. (2007) Evolution of Color Vision and Visual Pigments in Invertebrates. In: Kaas, J.H., Striedter,

- G.F., Bullock, T.H., Preuss, T.M., Rubenstein, J., Krubitzer, L.A. (2007) Evolution of nervous systems – a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. 2.000 pp.
- Darwin, C. (1859, 1997) On the origin of species. Ed. Electric Book Company, London, UK. 421 p.
- Dicke, U. and Roth, G. (2007) Evolution of the Amphibian Nervous System. In: Kaas, J.H., Striedter, G.F., Bullock, T.H., Preuss, T.M., Rubenstein, J., Krubitzer, L.A. (2007) Evolution of nervous systems – a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. 2.000 pp.
- Eisthen, H.L. e Polese, G. (2007) Evolution of vertebrate olfactory subsystems. In: Kaas, J.H., Striedter, G.F., Bullock, T.H., Preuss, T.M., Rubenstein, J., Krubitzer, L.A. (2007) Evolution of nervous systems – a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. 2.000 pp.
- Eckert, R. (1983) Animal physiology – mechanisms and adaptations. Ed. W. H. Freeman and Company New York, NY. 2nd ed. 830 pp.
- Fernald, R.D. (1988) Aquatic Adaptations in Fish Eyes. In: Atema, J., Fay, R.R., Popper, A.N., Tavolga, W.N. (eds) (1988) Sensory Biology of Aquatic Animals, pp. 185–208. Springer. *apud* Fernald, R.D. (2008) Evolution of vertebrate eyes. In: Basbaum, A.I., Kaneko, A., Shepherd, G. M., Westheimer, G., Albright, T.D., Masland, R.H. (2008) The Senses: a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. Vol. 1. 614 p.
- Fernald, R.D. (2008) Evolution of vertebrate eyes. In: Basbaum, A.I., Kaneko, A., Shepherd, G. M., Westheimer, G., Albright, T.D., Masland, R.H. (2008) The Senses: a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. Vol. 1. 614 p.
- Freake, M.J.; Muheim, R. e Phillips, J.B. (2006) Magnetic maps in animals: a theory comes of age? *The Quarterly Review of Biology* 81(4):327-347.
- Futuyma, D.J. (2005) Evolution. Ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 633p.
- Garstang, M. (2004) Long-distance, low-frequency elephant communication. *J Comp Physiol A* 190: 791–805
- Gilbertson, T. A., Fontenot, D. T., Liu, L., Zhang, H., Monroe, W. T. (1997) Fatty acid modulation of K⁺ channels in taste receptor cells: gustatory cues for dietary fat. *Am J Physiol.* 272(4 Pt 1) *apud* Carlson, N. R. (2004) Foundations of physiological psychology. Ed. Allyn & Bacon, Boston, MA. 592 pp.
- Graf, W. M. (2007) Vestibular system. In: Kaas, J.H., Striedter, G.F., Bullock, T.H., Preuss, T.M., Rubenstein, J., Krubitzer, L.A. (2007) Evolution of nervous systems – a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. 2.000 pp.
- Johnson, J.I. e Reed, R.L. (2008) Specialized somatosensory systems. In: Basbaum, A.I., Kaneko, A., Shepherd, G. M., Westheimer, G., Kaas, J. H., Gardner, E.P. (2008) The Senses: a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. Vol. 6. 404 p.
- Kaas, J.H. (2007) Reconstructing the organization of neocortex of the first mammals and subsequent modifications. In: Kaas, J.H., Striedter, G.F., Bullock, T.H., Preuss, T.M., Rubenstein, J., Krubitzer, L.A. (2007) Evolution of nervous systems – a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. 2.000 pp.
- Kandel, E.R., Schwartz, J.H. e Jessell, T.M. (2000) Principles of neural science. Ed. McGraw-Hill, New York, NY. 4^a ed. 1414 p.
- Lent, R. (2006) Cem bilhões de neurônios. Ed. Atheneu, Rio de Janeiro, RJ. 698 pp.
- Martins, Y., Preti, G., Crabtree, C. R., Runyan, T., Vainius, A. A., Wysock, C. W. (2005) Preference for human body odors is influenced by gender and sexual orientation *Psychological Science* 16(9):694-701.
- Porter, R.H., Balogh, R.D., Cernoch, J.M., e Franchi, C. (1986). Recognition of kin through characteristic body odors. *Chemical Senses*, 11:389–395 *apud* Martins, Y., Preti, G., Crabtree, C. R., Runyan, T., Vainius, A. A., Wysock, C. W. (2005) Preference for human body odors is influenced by gender and sexual orientation *Psychological Science* 16(9):694-701.
- Ribeiro, P.L., Helene, A.F., Xavier, G., Navas, C., Ribeiro, F.L. (2009) Ants can learn to forage on one-way trails *PLoSone* v. 4, p. e5024.
- Vater, M. e Köss, M. (2008) The Bat Cochlea. In: Basbaum, A.I., Kaneko, A., Shepherd, G. M., Westheimer, G., Albright, T.D., Masland, R.H. (2008) The Senses: a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. Vol. 1. 614 p.
- Wässle, H. (2008) Decomposing a Cone's Output (Parallel Processing). In: Basbaum, A.I., Kaneko, A., Shepherd, G. M., Westheimer, G., Albright, T.D., Masland, R.H. (2008) The Senses: a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. Vol. 1. 614 p.
- Weller, L. e Weller, A. (1995) Menstrual synchrony: agenda for future research. *Psychoneuroendocrinology* 20(4):377-383.