

Diurnos ou Noturnos? Discutindo padrões temporais de atividade

Diurnality and nocturnality: discussing activity patterns

Barbara M. Tomotani¹, Gisele A. Oda²

^{1,2}Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo

Contato dos autores: ¹babi.mt@gmail.com, ²gaoda@ib.usp.br

Resumo. A classificação de um animal como diurno ou noturno parece, à primeira vista, extremamente simples quando se caracteriza o comportamento geral. Entretanto, tal distinção não é tão evidente nem na natureza e nem nas condições artificiais de laboratório. Atualmente, os mecanismos fisiológicos que definem mamíferos diurnos e noturnos estão sendo investigados em diversos níveis biológicos. Relatos de animais com fases diferentes de atividade em laboratório e em campo estão aumentando, podendo revelar um aspecto fundamental da organização temporal, especialmente em mamíferos.

Palavras-chave. Arrastamento, mascaramento, ritmo diário, roedores.

Abstract. The identification of nocturnality or diurnality in animals is thought to be simple and obvious when one is characterizing behavioral aspects. However, this distinction may be difficult both in nature and under laboratory artificial conditions. The physiological mechanisms that define diurnal and nocturnal animals are being studied and reports of animals which display a change from day- to night-activity are increasing. This may reveal a fundamental aspect of the temporal organization, especially in mammals.

Keywords. Daily rhythm, entrainment, masking, rodents.

Recebido 14out10

Aceito 21ago12

Publicado 27dez12

Introdução

A atividade geral dos animais engloba uma série de comportamentos característicos de uma espécie como aqueles relacionados à busca por alimentos, defesa e reprodução. Os animais raramente estão ativos o tempo todo, alternando atividade e repouso e, em geral, a maior parte dos componentes da atividade se concentra durante o dia ou à noite, dependendo da espécie. Nós nos referimos a esse momento no qual a atividade se concentra como a “fase” do ritmo de atividade. Dependendo dessa fase, os animais são tradicionalmente classificados como diurnos, noturnos ou crepusculares (Daan, 1981; Levy e cols., 2007). A fase de atividade é relacionada a especificidades fisiológicas, morfológicas e comportamentais, pois dependendo da hora do dia em que um animal está ativo ele enfrenta desafios ambientais distintos, que eventualmente ocasionam a seleção de especializações (Kronfeld-Schor e Dayan, 2008). Nesse sentido, verificamos, por exemplo, olhos com grande precisão em diversas espécies de aves diurnas, em contraposição a olfato aguçado em mamíferos noturnos, refletindo as diferentes estratégias de orientação espacial durante o dia e a noite. Estas considerações nos permitem afirmar que as diferentes espécies ocupam “nichos temporais” distintos, uma vez que o nicho não compreende apenas quais recursos são utilizados ou qual a área de utilização dos mesmos, mas também “quando” esse animal utiliza tais

recursos (Kronfeld-Schor e Dayan, 2008).

Apesar de parecer uma característica bastante óbvia, nem sempre é fácil determinar a fase de atividade de uma espécie. Em uma revisão sobre a “noturnalidade”, Park (1940), décadas antes da consolidação da Cronobiologia, comenta sobre a escassez de estudos sistemáticos, investigando os padrões temporais de atividade. Mesmo atualmente estudos caracterizando padrões na natureza são raros e difíceis de realizar, pois para a correta determinação dos padrões de atividade são necessárias observações em intervalos regulares, durante dias e noites consecutivas (Smale e cols., 2003). Além dos problemas inerentes à coleta de dados, a determinação da fase de atividade também é dificultada pela existência de vários exemplos de animais que apresentam mudanças nessa fase, seja como reação a algum evento isolado ou mesmo fazendo parte de uma pré-programação fisiológica. Nesse sentido, existem diversos exemplos de animais que mudam seu padrão temporal de atividade em condições naturais.

Podemos citar espécies de aves diurnas que, na época da migração mudam seu padrão normal de atividade e concentram os voos migratórios durante a noite (Berthold, 2001). Além disso, modificações causadas pelo homem e interações ecológicas também poderiam ser responsáveis por mudanças no padrão de atividade de algumas espécies, tornando a questão importante, inclusive, na preservação das espécies. Existem evidências de animais que mudam

sua fase de atividade devido à caça, que fica concentrada nos momentos do dia em que são mais dificilmente localizados. Podemos citar como exemplo o urso marrom (*Ursos arctos*; família Ursidae) e o coiote (*Canis latrans*; Canidae), que passaram a se locomover mais durante a noite como reação às perseguições humanas; o coiote, inclusive, voltou a apresentar atividade diurna quando a pressão da caça diminuiu (Kitchen e cols., 2000; Garshelis, 2009).

Primatas dos gêneros *Aotus* (Aotidae) e *Eulemur* (Lemuridae), por outro lado, são exemplos de animais que não apresentam a atividade concentrada em determinada fase do dia, com sua atividade ocorrendo ora durante a noite, ora durante o dia, o que impede uma classificação simples como “noturnos” ou “diurnos” (Erkert e Cramer, 2006). Tal padrão incomum faz com que esses animais sejam classificados como “catêmeros”, termo designado por Tattersall em 1987 (no original “*cathemerals*”).

Em laboratório é possível realizar experimentos com equipamentos especializados para o registro contínuo de atividade/repouso. Isso faz com que as dificuldades encontradas no campo para a obtenção dos dados sejam minimizadas. Assim, foram realizados diversos estudos caracteri-

vestigação de padrões em espécies selvagens distintas permite averiguar a generalidade dessa ocorrência e especular quais seriam os mecanismos responsáveis por essas trocas e por que elas ocorrem.

Como podemos entender todas essas diferenças? Esta revisão enfoca, justamente, a dificuldade de se determinar um padrão de atividade em campo e em laboratório, com ênfase em roedores, que já foram relativamente bem estudados.

Ritmos biológicos

Denomina-se ritmo biológico qualquer evento biológico que se repete periodicamente no tempo, como a alternância diária entre atividade e repouso. A correspondência do período de 24 horas desse ritmo de atividade/repouso com ciclos ambientais diários, como o ciclo de claro/escuro, leva à ideia intuitiva de que o organismo responde diretamente aos estímulos cíclicos do ambiente. Dentro dessa proposta, um animal diurno acordaria durante o dia porque está claro e dormiria à noite porque está escuro. Entretanto, atualmente, sabemos que grande parte dos rit-

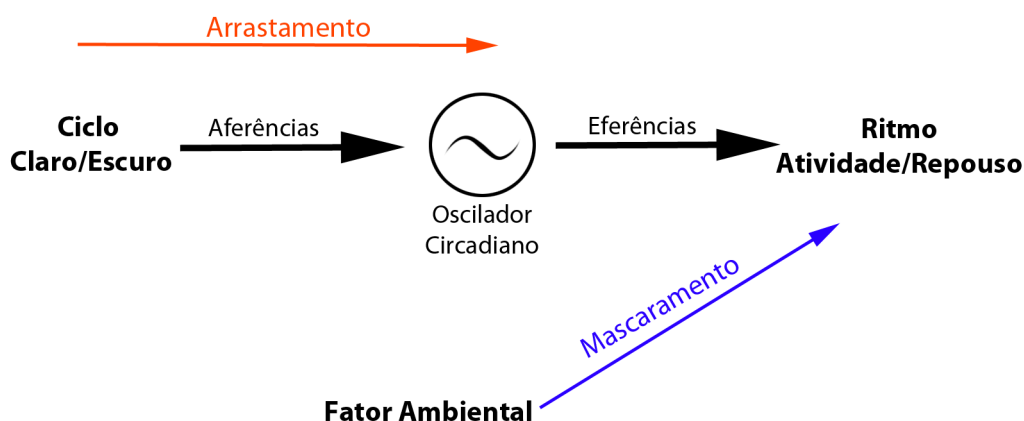


Figura 1. Esquema do sistema de temporização circadiano endógeno (que controla o ritmo de atividade/repouso).

zando minuciosamente os padrões de atividade de camundongos e ratos (respectivamente, *Mus musculus* e *Rattus norvegicus*; Muridae), hamsters (*Mesocricetus auratus*; Cricetidae), dentre outros, por meses consecutivos. Nessas espécies, que acabaram se tornando modelos cronobiológicos laboratoriais, os padrões de atividade mostraram-se muito bem marcados, permitindo décadas de estudos sistemáticos do sistema de temporização circadiano (Pittendrigh e Daan, 1976). Entretanto, a inclusão lenta, mas persistente, de novas espécies selvagens no estudo cronobiológico, começou a revelar a complexidade da questão “diurnidade/noturnidade”, mesmo nas condições controladas de laboratório (Menaker, 2006). Por exemplo, ao menos duas espécies de roedores (*Arvicanthis niloticus* e *Acomys russatus*; Muridae), quando estudadas em condições naturais, mostram-se diurnas, mas, ao serem levadas ao laboratório, mudam bruscamente sua fase de atividade (Blanchong e cols., 1999; Levy e cols., 2007). Esses resultados são intrigantes, pois mostram que nem sempre aquilo que se observa em campo corresponde ao que se registra em laboratório. A in-

mos, em especial os ritmos diários, são endógenos, ou seja, mesmo na ausência de todas as pistas ambientais cíclicas a ritmicidade persiste. Notavelmente, os ritmos persistem com período diferente de 24h, sendo denominados “circadianos” (*circa* = em torno de). A persistência desses ritmos indica a existência de osciladores circadianos associados a um sistema de temporização circadiano endógeno (Fig. 1) responsável pela geração e controle da fase e período desse ritmo (Enright, 1970; Daan, 1981; Moore-Ede e cols., 1982).

O sistema de temporização circadiano permite aos organismos prepararem-se antecipadamente para os desafios ambientais diários da Terra. Para ser completamente funcional na natureza, ele deve se sincronizar com os ciclos ambientais diários. O principal ciclo ambiental sincronizador é o ciclo claro/escuro. A informação temporal deste ciclo é processada e transmitida ao oscilador por vias aferentes e consegue ajustá-lo diariamente (Fig. 1).

As bases anatômicas do sistema de temporização circadiano foram bem estudadas em mamíferos. Esses animais apresentam um oscilador central localizado na região dos

núcleos supraquiasmáticos do hipotálamo (Moore, 1983). As aferências incluem os fotorreceptores na retina, que recebem e processam a informação luminosa, e o trato retino-hipotalâmico, uma via nervosa distinta da via de formação de imagens. A informação da ritmicidade do oscilador é transmitida ao restante do organismo por meio das vias eferentes, que no mesmo organismo podem ser tanto nervosas quanto humorais (Enright, 1970; Moore-Ede e cols., 1982).

A sincronização do ritmo endógeno pelas pistas ambientais cíclicas ocorre por meio de dois mecanismos distintos, denominados **arrastamento** e **mascamamento**.

Denominamos **arrastamento** a modalidade de sincronização diária na qual um ciclo ambiental ajusta o período e fase do oscilador, deslocando periodicamente sua fase (Moore-Ede e cols., 1982). A Figura 2 representa, esquematicamente, a determinação do período e fase da atividade pelo sistema de temporização circadiano. Nessa figura, vemos a expressão endógena do ritmo de atividade de um organismo ao longo dos primeiros 10 dias, sob condições de constantes. Entre os dias 11 e 20, sob ciclo de claro-escuro 12:12 (12 horas de claro e 12 horas de escuro), o ritmo de atividade passa a expressar periodicidade de 24h, com a atividade concentrada na fase de claro. A inversão do ciclo de iluminação no dia 21 resulta na mudança do horário da atividade, mas o organismo continua diurno. Isso ocorre porque o ciclo de iluminação **arrasta** o oscilador circadiano, o qual controla a fase do ritmo observado.

Por outro lado, existe também a sincronização por **mascamamento** (Aschoff, 1988). Nesse caso, vários estímulos, cíclicos ou não, podem modificar a expressão final do ritmo de atividade do organismo, sendo o controle exercido por vias que não incluem o oscilador circadiano (Fig. 1). Desse modo, existe uma plasticidade no sistema que permite aos animais tanto modular a amplitude da expressão de determinados ritmos como modificar a fase de ocorrência de determinadas atividades. Por exemplo, na Figura 2, entre os dias 51 e 60, temperaturas elevadas durante o dia inibem a atividade de um organismo que é diurno conforme determinado pelo oscilador circadiano arrastado, resultando na expressão da atividade nas horas frias da noite. Isso constitui um exemplo de sincronização do ritmo com o ciclo dia/noite por mascamamento.

Diferenças entre animais diurnos e noturnos

Em que componente do sistema de temporização circadiano os animais diurnos seriam distintos dos noturnos: na aferência, no oscilador ou na eferência? Smale e cols. (2003), em uma revisão com enfoque em mamíferos, levantaram as possíveis diferenças que poderiam distinguir animais diurnos e noturnos. Por exemplo, o oscilador central dos mamíferos, ou seja, os núcleos supraquiasmáticos, poderia ter diferenças no tamanho, na forma e também nas conexões e organização dos neurônios que o compõem (ver também Cohen e cols., 2010). Ou poderiam existir diferenças nas aferências, como nos fotorreceptores ou demais órgãos sensoriais, que fariam com que animais permanecessem ativos em um momento e não em outro; nesse caso, vias responsáveis pelo masca-

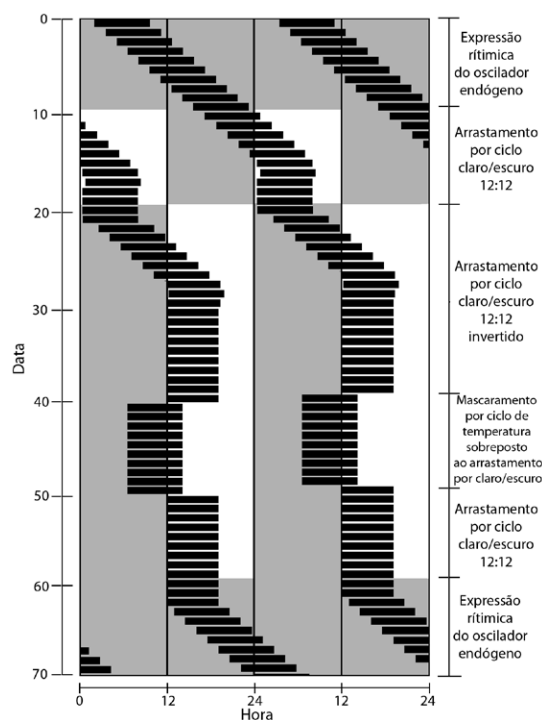


Figura 2. Esquema de um gráfico do tipo “actograma” de um registro, durante 70 dias, da atividade/repouso de um animal diurno. O gráfico está duplicado na horizontal para facilitar a visualização dos dados. Cada linha horizontal representa um dia e as barras horizontais negras marcam o momento de atividade (sua ausência indica repouso). A porção cinza do fundo do gráfico mostra a fase de escuro e a branca, de claro. Até o dia 10 o animal encontrava-se em escuro constante. A partir do dia 11, ele foi submetido a um ciclo claro/escuro (com 12 horas de claro e 12 de escuro) e no dia 21, o ciclo ambiental foi invertido. Do dia 41 ao dia 50, o animal foi submetido a um ciclo de temperatura sobreposto ao claro/escuro com temperaturas extremamente altas durante o dia, que mascaram seu ritmo. A remoção do ciclo de temperatura no dia 51 fez a atividade do animal voltar à fase que estava antes da introdução do ciclo de temperatura.

ramento poderiam também estar envolvidas (ver também Mrosovsky & Hattar, 2005). Por fim, as diferenças poderiam residir nas eferências e, com isso, animais diurnos e noturnos seriam definidos pela resposta diferenciada dos alvos da informação temporal oriunda dos núcleos supraquiasmáticos.

Até o presente momento não foram encontradas diferenças nos núcleos supraquiasmáticos de mamíferos diurnos e noturnos (Smale e cols., 2003). Dessa forma, as investigações acabaram se concentrando nas eferências, particularmente focadas nas células-alvo que recebem a informação rítmica dos núcleos supraquiasmáticos e que poderiam, portanto, responder diferentemente em animais diurnos e noturnos (Mrosovsky, 2003; Smale e cols., 2003).

Mecanismos de mudança de fase de atividade

Além de trabalhos que exploram as possíveis diferenças entre diurnos e noturnos, existem diversos estudos tentando entender como um animal poderia modificar

sua fase de atividade. Tais estudos podem ser divididos em duas categorias: trabalhos envolvendo manipulações laboratoriais e investigações comparativas entre campo e laboratório.

Manipulações em laboratório

Diversos trabalhos têm investigado as causas das mudanças de nicho temporal observadas na natureza. Dentro dessa abordagem existem trabalhos com diversos grupos como roedores, primatas e crustáceos. Por exemplo, os trabalhos com o roedor africano *Arvicanthis niloticus* (Muridae) sempre levantaram dúvidas sobre os padrões de atividade dessa espécie em campo: alguns autores afirmavam que seriam diurnos enquanto outros, que seriam noturnos. Blanchong e colaboradores (1999) e Blanchong e Smale (2000) estudaram de forma sistemática o padrão de atividade desses animais em laboratório e em campo e constataram que a população era diurna em ambos os casos, tornando-se noturna na presença de rodas de atividade. A retroalimentação exercida pela atividade intensa na roda sobre o passo do próprio oscilador que controla o ritmo de atividade é um fenômeno conhecido e explorado por Redlin e Mrosovsky (2004). A controvérsia da literatura sobre as observações em campo poderia ser devida a confusões taxonômicas na identificação das espécies de *Arvicanthis* (Blanchong e cols., 1999).

Erkert e Cramer (2006) estudaram em laboratório o padrão incomum de atividade dos primatas dos gêneros *Aotus* e *Eulemur*, que modificam sua atividade noturna dependendo da exposição a diferentes intensidades luminosas dos ciclos lunares. Os autores observaram que em laboratório os animais apresentavam um ritmo endógeno de atividade e repouso, passível de sincronização por um ciclo claro/escuro diário e com a atividade concentrada na fase de escuro. O padrão de atividade desses animais foi reproduzido em laboratório e a intensidade luminosa da fase correspondente ao escuro foi manipulada de forma a simular as diferentes fases da lua. Dessa forma, concluiu-se que os padrões de atividade desta espécie poderiam ser resultado do mascaramento da expressão da atividade em fases determinadas do ciclo lunar. Ou seja, intensidades luminosas baixas em noites de lua nova inibiriam a atividade noturna, deslocando-a para os crepúsculos. Por outro lado, noites de lua cheia, mais claras, permitiriam a expressão da atividade noturna.

Chiesa e colaboradores (2010) estudaram em laboratório uma espécie de lagosta (*Nephrops norvegicus*; Nephropidae) que apresenta mudança de fase de atividade, dependendo da intensidade luminosa a qual é exposta. As situações experimentais simularam as condições naturais, em que os animais apresentam fases de atividade distintas, dependendo da profundidade onde se encontram, sendo que animais de profundidades maiores tendem a ser diurnos. O mecanismo desta mudança de fases dependente da intensidade luminosa poderia estar tanto no nível da aferência quanto da eferência.

Recentemente, Hut e colaboradores (2011) realizaram com camundongos um experimento em laboratório para testarem o que acontecia com a fase de atividade de

animais submetidos a diferentes graus de dificuldade na obtenção de alimento. A intenção era criar um modelo, em laboratório, que simulasse momentos de escassez de alimento pelos quais os animais passariam naturalmente. Nesse experimento, partindo de uma condição de alimentação *ad libitum*, aumentava-se gradualmente o número de vezes que o animal precisava correr na roda de atividades para ter acesso ao alimento. Conforme os animais precisavam se esforçar mais para conseguir o alimento, mesmo em ciclo claro/escuro, eles passaram a apresentar um componente diurno de atividade, deixando de ser exclusivamente noturnos. Nesse experimento, a mudança de fase da atividade dos camundongos está relacionada com o gasto energético associado ao trabalho realizado para obtenção de alimento e não com sua fase de disponibilidade, já que os animais podiam coletar alimento em qualquer hora do dia. Verificou-se que os osciladores dos camundongos estavam sincronizados e sua fase de atividade correspondia a de um animal noturno e, portanto, a atividade que surgiu durante a fase de claro era independente do oscilador. Esse trabalho é de grande importância, pois mostra que a disponibilidade de alimento pode ser crucial na alocação temporal da atividade em roedores, trazendo subsídios para explicar, inclusive, padrões de atividade em campo.

Todos os estudos citados anteriormente sugerem que as mudanças no nicho temporal não estão relacionadas a modificações no oscilador circadiano. Entretanto, no rato toupeira (*Spalax ehrenbergi*; Spalacidae) estudos em laboratório mostraram que padrões de atividade distintos parecem estar relacionados a osciladores em fases distintas (Oster e cols., 2002). Portanto, mecanismos distintos poderiam gerar mudanças nos padrões de atividade. Os trabalhos também mostram que vários tipos de manipulações em laboratório são capazes de gerar mudanças no momento que a atividade ocorre. Apesar do possível envolvimento de mecanismos distintos em diferentes grupos, é possível verificar uma generalidade na presença de flexibilidade do ritmo de atividade/repouso.

Mudanças do campo para o laboratório

A complexidade da questão da “diurnalidade/noturnalidade” é revelada pelo fato de que a fase de atividade de um organismo pode ser modificada na transferência do campo para o laboratório. Este dado curioso foi inicialmente relatado no roedor *Acomys russatus* (Muridae), que foi estudado tanto em condições naturais como em laboratório. Seu padrão de atividade é de um animal diurno em campo, mas de um noturno em laboratório. Quando esses animais são transferidos da natureza diretamente para o laboratório e colocados em condições constantes, a fase de atividade passa imediatamente a corresponder àquela de um noturno e não mais de um diurno. Assim, animais na natureza estariam com seus osciladores sincronizados e a atividade ocorrendo na fase de escuro, mas algum mecanismo faria com que sua atividade ocorresse na fase de claro, o que poderia ser devido a mascaramento ou a alguma modificação na eferência (Levy e cols., 2007). Kronfeld-Schor e Dayan (2003) propõem que essa plásti-

cidade do ritmo permite o compartilhamento do mesmo habitat em nichos temporais distintos por duas espécies de *Acomys*: *A. russatus* e *A. cahirinus*, que habitam o deserto de Israel.

Curiosamente, os tuco-tucos, roedores do gênero *Ctenomys* (Ctenomyidae), encontrados na Argentina e estudados pelo nosso grupo, parecem apresentar um padrão muito similar ao encontrado em *Acomys*, com mudança de fase de atividade quando transferidos do campo ao laboratório. Isto possivelmente é devido a diferenças na disponibilidade de alimento entre campo e laboratório, semelhante ao caso explorado por Hut e colaboradores (2011) (Tomotani e cols., 2012).

Conclusões

Todos os trabalhos aqui citados mostram que há animais que podem se tornar ativos em outras fases do dia e que tal característica pode ser mais geral do que se imaginava. Com isto, a determinação do nicho temporal nem sempre é tarefa fácil, pois mesmo em condições naturais, o sistema circadiano pode se mostrar muito plástico, o que poderia ser uma explicação para a capacidade dos organismos de lidar com os desafios cíclicos ambientais.

No caso dos roedores, é interessante observar que espécies diurnas, de famílias distintas, apresentam um padrão semelhante de troca de fase de atividade quando transferidas da natureza para o laboratório, expressando, em laboratório, sua atividade na fase noturna. Isso sugere que alguns roedores considerados diurnos são definidos como noturnos pelo oscilador circadiano arrastado; entretanto, expressam sua atividade durante o dia na natureza devido a outros fatores como a disponibilidade de alimento ou outros estímulos, mas nenhum deles interfere na expressão do oscilador.

Assim, é importante ter sempre um cuidado especial ao se caracterizar padrões temporais de atividade, sobretudo quando se tenta inferir o que ocorre na natureza através de estudos em laboratório. As condições artificiais do laboratório muitas vezes fazem com que os padrões se modifiquem e, desse modo, com que a realidade do laboratório não reflita necessariamente o que ocorre na natureza. Mesmo assim, os estudos em laboratório continuam sendo essenciais para a compreensão dos mecanismos de sincronização, pois são a única forma de se estudar sistematicamente as características do relógio circadiano.

Agradecimentos

A Mirian D. Marques e à Revista da Biologia pela oportunidade, a Rodrigo B. Salvador e João Vitor Tomotani pela revisão do texto e aos revisores da Revista da Biologia por todas as sugestões.

Contribuição dos autores

As duas autoras contribuíram igualmente na redação desse artigo.

Referências Bibliográficas

- Aschoff J. 1988. Masking of circadian rhythms by Zeitgebers as opposed to entrainment. *Advanced Biosciences* 73: 149-161.
- Berthold P. 2001. *Bird Migration: A General Survey*. Oxford University Press, USA.
- Blanchong J e Smale L. 2000. Temporal Patterns of Activity of the Unstriped Nile Rat, *Arvicanthis niloticus*. *Journal of Mammalogy* 8: 595-599.
- Blanchong JA, Mcelhinny TL, Mahoney MM e Smale L. 1999. Nocturnal and Diurnal Rhythms in the Unstriped Nile Rat, *Arvicanthis niloticus*. *Journal of Biological Rhythms* 14: 364-377.
- Chiesa JJ, Aguzzi J, García JA, Sardà F e de La Iglesia HO. 2010. Light intensity determines temporal niche switching of behavioral activity in deep-water *Nephrops norvegicus* (Crustacea: Decapoda). *Journal of Biological Rhythms* 25: 277-287.
- Cohen R, Kronfeld-Schor N, Ramanathan C, Baumgras A e Smale L. 2010. The Substructure of the Suprachiasmatic Nucleus: Similarities between Nocturnal and Diurnal Spiny Mice. *Brain, Behavior and Evolution* 75: 9-22.
- Daan S. 1981. Adaptive daily strategies in behavior. In: J. Aschoff, editor. *Handbook of behavioral neurobiology*. Biological Rhythms. Springer, New York. 275-298.
- Enright JT 1970. Ecological Aspects of Endogenous Rhythmicity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 221-238.
- Erkert HG e Cramer B. 2006. Chronobiological background to cathemerality: circadian rhythms in *Eulemur fulvus albifrons* (Prosimili) and *Aotus azarai boliviensis* (Anthropoidea). *Folia Primatologica* 77:87-113.
- Garshelis DL. 2009. Family Ursidae (Bears). In: Wilson, EW & Mittermeier RA, editors. *Handbook of the Mammals of the World, Carnivores*. Lynx Edicions, Barcelona. 448-497.
- Hut RA, Pilonz V, Boerema AS, Strijkstra AM e Daan S. 2011. Working for food shifts nocturnal mouse activity into the day. *PLoS ONE* 6: e17527.
- Kitchen AM, Gese EM e Schauster ER. 2000. Changes in coyote activity patterns due to reduced exposure to human persecution. *Canadian Journal of Zoology* 78: 853-857.
- Kronfeld-Schor N e Dayan T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 34:153-181.
- Kronfeld-Schor N e Dayan T. 2008. Activity patterns of rodents: the physiological ecology of biological rhythms. *Biological Rhythms Research* 39: 193-211.
- Levy O, Dayan T e Kronfeld-Schor N. 2007. The relationship between the golden spiny mouse circadian system and its diurnal activity: an experimental field enclosures and laboratory study. *Chronobiology International* 24: 599-613.
- Menaker M. 2006. Circadian organization in real world. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:3015-3016.
- Moore RY. 1983. Organization and function of a central nervous system circadian oscillator: the suprachiasmatic hypothalamic nucleus. *Fed Proc* 42: 2783-9.
- Moore-Ede M, Sulzman FM e Fuller CA, 1982. *The Clocks That Time Us: Physiology of the Circadian Timing System.*: Commonwealth Fund Publications. Harvard University Press.
- Mrosovsky N. 2003. Beyond the suprachiasmatic nucleus. *Chronobiology International* 20: 1-8.
- Mrosovsky N e Hattar S. 2005. Diurnal mice (*Mus musculus*) and other examples of temporal niche switching. *Journal*

- of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology 19: 1011-1024.
- Oster H, Avivi A, Joel A, Albrecht U e Nevo E. 2002. A Switch from Diurnal to Nocturnal Activity in *Spalax ehrenbergi* Is Accompanied by an Uncoupling of Light Input and the Circadian Clock. *Current Biology* 12: 1919-1922.
- Pittendrigh CS e Daan S. 1976. A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents: I. The stability and lability of spontaneous frequency. *Journal of Comparative Physiology A* 106: 223-252.
- Park O. 1940. Nocturnalism-The Development of a Problem. *Ecological Monographs* 10: 485-536.
- Redlin U e Mrosovsky N. 2004. Nocturnal Activity in a Diurnal Rodent (*Arvicanthis niloticus*): The importance of Masking. *Journal of Biological Rhythms* 19: 58-67.
- Smale L, Lee T e Nunez AA. 2003. Mammalian Diurnality: Some Facts and Gaps. *Journal of Biological Rhythms* 18: 356-366.
- Tattersall I. 1987. Cathemeral activity in primates: a definition. *Folia Primatologica* 49: 200-202.
- Tomotani BM, Flóres DEFL, Tachinardi P, Paliza JD, Oda GA e Valentinuzzi VS. 2012. Field and laboratory studies provide insights into the meaning of day-time activity in a subterranean rodent (*Ctenomys aff. knighti*), the tuco-tuco. *PLoS One* 7: e37918.