

Investigando a sincronização fótica na natureza

The photic synchronization in nature: an investigation

Danilo Eugênio de França Laurindo Flôres

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo

Contato do autor: danilo.eugenio.flores@gmail.com

Resumo. A maioria dos organismos apresenta ritmos diários que acompanham variações diárias no ambiente. Alguns destes ritmos, denominados circadianos, são gerados por osciladores endógenos e sincronizados por ciclos ambientais, por meio de arrastamento. O ciclo claro/escuro diário, reconhecidamente importante como agente sincronizador em várias espécies, é normalmente estudado em laboratório sob a condição de 12 horas de claro e 12 horas de escuro, que não representa a condição a que os organismos estão expostos na natureza. Para alguns animais, os horários de atividade fora dos abrigos e a sensibilidade do sistema fotorreceptor podem modificar a exposição ao ciclo de iluminação. Apesar da sua importância, a sincronização pelo ciclo claro/escuro não explica totalmente o padrão temporal de atividade em campo, devido a outros fatores que modificam a expressão final do ritmo de atividade/repouso.

Palavras-chave. Arrastamento, ciclo claro/escuro, light-sampling, ritmos circadianos.

Abstract. Daily rhythms are observed in the majority of organisms, following day/night variations in their environment. Some of those rhythms are endogenously generated by oscillators which synchronize to environmental cycles, by means of entrainment. The daily light/dark cycle, recognized as an important synchronizing agent for various species, is frequently studied by protocols with alternating phases of 12 hours of light and 12 hours of darkness, which is not the real condition experienced in nature. For some animals, the dynamics of out-of-den activity and the sensitivity of photoreceptive pathways might modify the exposure to the light/dark cycle. Despite its importance, synchronization by light/dark cycles cannot fully predict the activity pattern in the field, due to the effect of other environmental factors on the final activity/rest rhythm.

Keywords. Circadian rhythms, entrainment, light-dark cycle, light-sampling.

Recebido 18out10
Aceito 21ago12
Publicado 27dez12

A relevância do tempo

Quando consideramos as interações entre organismos e ambientes, costumamos pensar as características em sua morfologia e fisiologia que lhes permitem enfrentar os desafios inerentes à natureza física das variáveis ambientais. Plantas e animais que vivem em ambientes desérticos, por exemplo, possuem diversas particularidades na regulação do seu regime hídrico, diante do desafio representado pelas temperaturas extremas e a escassez de água.

Entretanto, na maioria das nossas reflexões, esquecemo-nos de levar em consideração a variável tempo. Como apontado em um dos primeiros trabalhos de Pittendrigh (1958), o momento do dia em que o adulto de *Drosophila* sp. emerge é de importância crucial para sua sobrevivência, visto que há variações diárias cíclicas no ambiente que o cerca.

Ciclos de claro/escuro, temperatura, umidade do ar, presença de predadores e disponibilidade de alimentos são alguns dos possíveis eventos diários que um ambiente pode apresentar. Não é surpreendente que os seres vivos

possuam ritmos diários que acompanhem estas variações ambientais.

Muitos ritmos biológicos não são uma mera reação ao ambiente cíclico, mas sim a expressão de um processo endógeno, gerado por osciladores internos, que se expressam mesmo em condições constantes de laboratório (Aschoff, 1960). A endogenicidade de certos ritmos permite uma antecipação aos desafios do ambiente cíclico, de modo que o organismo pode se preparar fisiologicamente e “não ser surpreendido a cada manhã pelo nascer do sol” (Enrigh, 1970).

Os ritmos circadianos, por exemplo, são expressos na ausência de pistas ambientais diárias, e seu período endógeno τ (tau) é sempre próximo, mas diferente, de 24 horas. Nessas condições diz-se que o ritmo está em livre-curso (Figura 1B). Somente quando submetido a ciclos ambientais diários, o oscilador circadiano tem seu período ajustado para 24 horas, por meio de um processo dinâmico denominado “arrastamento”. Em consequência, o ritmo gerado pelo oscilador fica sincronizado com os ciclos ambientais (Figura 1A). Portanto, em condições de

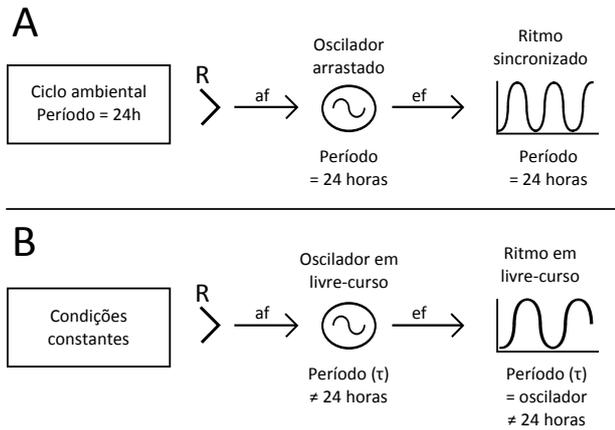


Figura 1. Funcionamento do sistema circadiano. **A** – O ciclo ambiental arrastador, com período de 24 horas, é percebido por um receptor (**R**), que envia o sinal para o oscilador circadiano por meio de vias aferentes (**af**). O oscilador é arrastado para o período do ciclo ambiental. Em consequência, o ritmo por ele gerado, e transmitido pelas eferências (**ef**), é observado em diversas variáveis biológicas, também com um período de 24 horas. **B** – O sistema continua funcionando mesmo na ausência de ciclos ambientais, porém o oscilador atua com um período próprio (τ), diferente de 24 horas, que se expressa também no ritmo final das variáveis reguladas.

arrastamento, o ritmo observado é resultado de um componente endógeno (oscilador circadiano) modificado por ciclos ambientais diários (Aschoff, 1960).

Para muitos dos organismos terrestres estudados até hoje, o ciclo de claridade e escuridão dado pelo movimento de rotação da Terra constitui um dos principais agentes arrastadores dos osciladores circadianos (Pittendrigh e Daan, 1976). De fato, esta é a referência ambiental mais confiável da hora do dia, pois varia pouco entre dias sucessivos.

Voltemos para o exemplo das moscas de Pittendrigh. A emergência dos adultos acontece diariamente e é restrita ao momento do dia em que a umidade relativa do ar é mais favorável: o adulto recém-emergido é vulnerável a dessecação e suas asas não se expandem corretamente sob baixa umidade. No entanto, esse ritmo de emergência do adulto, que persiste em condições constantes sendo, portanto, circadiano, é na verdade sincronizado pelo ciclo claro/escuro. Por mais que a umidade seja determinante para a sobrevivência do adulto recém-emergido, o ciclo pouco regular de umidade relativa do ar não exerce o papel de agente arrastador. O ritmo de emergência é temporalmente alocado pelo ciclo claro/escuro e, em consequência, as emergências coincidem com os horários de maior umidade relativa no dia (Pittendrigh, 1958).

Nesta revisão, vou explorar os processos envolvidos na sincronização dos ritmos circadianos pelo ciclo claro/escuro. Primeiramente serão explicadas as bases conceituais desenvolvidas a partir de experimentos de laboratório, com modelos simplificados do ciclo claro/escuro. Em seguida, serão levantados alguns trabalhos da literatura, que tentaram entender como se dá a sincronização no ambiente natural. Por último, o modelo de sincronização do sistema circadiano, apresentado na figura 1, será recons-

truído, com base nos novos elementos apresentados ao longo do texto.

Arrastamento em laboratório

Os mecanismos envolvidos no arrastamento pelo ciclo claro/escuro vêm sendo investigados desde os primórdios da cronobiologia (DeCoursey, 1960) e até hoje são motivo de debate (Roenneberg et al., 2010). Grande parte dos conceitos básicos, que serão apresentados a seguir, foi desenvolvida por Colin Pittendrigh e Jürgen Aschoff com base em experimentos do tipo caixa-preta (Daan, 2000). Nesses experimentos, a dinâmica das variáveis biológicas emergentes de um organismo, sob diferentes condições, é usada para entender os mecanismos fisiológicos subjacentes.

A importância dos crepúsculos

Uma das propostas para explicar o arrastamento sugere que a informação temporal sobre o momento dos crepúsculos seja a mais importante. Nesse sentido, o oscilador seria sensível a mudanças na intensidade luminosa, que ocorrem de forma acentuada no nascer e no pôr-do-sol (Pittendrigh e Minis, 1964).

A hipótese se baseia no ritmo diário de sensibilidade do oscilador a estímulos luminosos, representado pela Curva de Resposta de Fase – CRF (Figura 2) (Aschoff, 1965). Observa-se que o dia subjetivo (região da CRF sincronizada com a fase de claridade do ciclo claro/escuro) é insensível a estímulos luminosos; por outro lado, durante a noite subjetiva (região da curva sincronizada com a

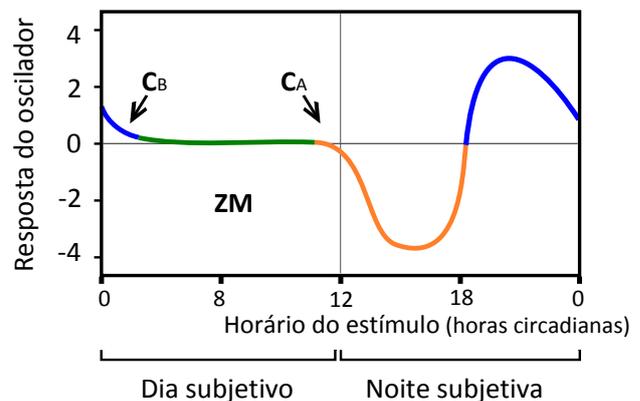


Figura 2. Curva de Resposta de Fase, CRF. A curva apresenta respostas do oscilador em função do horário em que um estímulo luminoso é ministrado. As horas circadianas constituem uma escala de tempo, padronizada com base no período do oscilador em livre-curso. Respostas positivas (em azul) são adiantamentos e respostas negativas (em laranja) são atrasos de fase no ritmo gerado pelo oscilador. A maior parte do dia subjetivo não apresenta respostas, e por isso é denominada "zona morta" (ZM), em verde. Portanto, as transições entre o dia subjetivo e a noite subjetiva, correspondentes aos crepúsculos, são as únicas regiões da curva que de fato respondem a estímulos luminosos quando o oscilador está sincronizado por um ciclo claro/escuro. **CA** – Momento do oscilador que acontece no crepúsculo do anoitecer. **CB** – Momento do oscilador que acontece no crepúsculo do amanhecer.

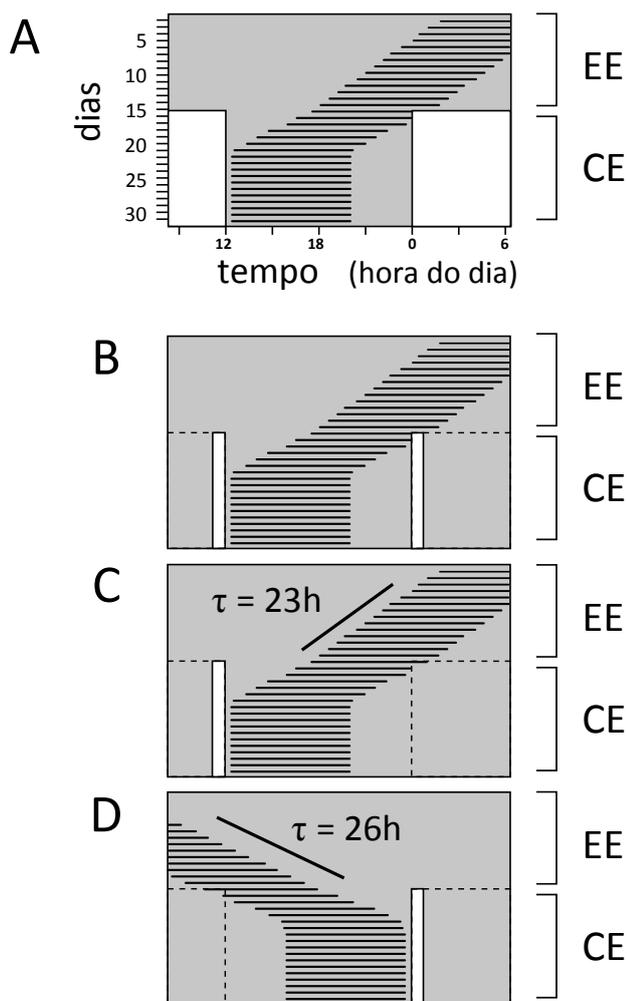


Figura 3. Actogramas hipotéticos, representando o arrastamento por diferentes tipos de ciclo claro/escuro. Cada linha horizontal representa o momento de atividade para um dia. Registros de dias sucessivos estão empilhados um abaixo do outro. As regiões com fundo branco correspondem a momentos de claro e as regiões com fundo cinza correspondem a momentos de escuro. **A** – Arrastamento por um ciclo com 12 horas de claro e 12 horas de escuro (CE 12:12). **B** – Arrastamento por fotoperíodo esqueleto: um ciclo com dois pulsos de luz diários. **C** e **D** – Arrastamento por um ciclo com apenas 1 hora diária de claro. **C** – Ritmo com τ menor que 24 horas; o pulso diário é interpretado como o anoitecer. **D** – Ritmo com τ maior que 24 horas; o pulso diário é interpretado como o amanhecer. As linhas tracejadas em B, C e D delimitam uma fase de claro de 12 horas, ressaltando a que corresponderiam os pulsos de luz diários. EE – escuro constante. CE – ciclo claro/escuro.

fase de escuro do ciclo claro/escuro), estímulos luminosos promovem respostas mais intensas de “atrasos” e “adiantamentos” na fase do oscilador circadiano. Assim, em uma situação de arrastamento, o início e o final da noite subjetiva, que acontecem nos crepúsculos, são os únicos momentos do dia em que a luz ajusta o oscilador.

Além do formato da CRF, outra evidência em laboratório parece corroborar a importância dos crepúsculos. Quando um organismo em condições constantes é exposto a dois pulsos diários de luz, com 12 horas de intervalo entre si, o oscilador circadiano é arrastado eficientemente

para um período de 24 horas (Figura 3B). Comparando esse arrastamento com o de um ciclo completo (Figura 3A), percebe-se que um dos pulsos é interpretado como o amanhecer e o outro como o anoitecer. A este regime de iluminação constituído por dois pulsos que mimetizam um ciclo completo de claro/escuro, realçando a importância dos crepúsculos, chamamos “fotoperíodo-esqueleto” (Pittendrigh e Minis, 1964).

Mecanismo de arrastamento

Com base nas Curvas de Resposta de Fase obtidas experimentalmente, sabemos que o oscilador circadiano apresenta diferentes respostas (deslocamentos de fase) de acordo com o momento em que recebe um estímulo luminoso. Como apresentado na figura 2, algumas fases respondem ao estímulo com atraso do ritmo e outras com adiantamento do ritmo gerado pelo oscilador.

Pensemos em dois organismos, um organismo A cujo τ seja de 23 horas e um B, com τ de 26 horas. Ambos são submetidos a um ciclo claro/escuro de 24 horas constituído de um único pulso de luz diário. Sabe-se que esse tipo de ciclo é capaz de arrastar o oscilador (Figuras 3C e 3D). Quando o oscilador de A é arrastado pelo ciclo, seu ritmo deve atrasar 1 hora a cada dia para compensar a diferença entre seu período próprio e o período do ciclo claro/escuro. Por sua vez, o ritmo de B deve se adiantar em 2 horas diariamente, para atingir o arrastamento.

A ideia elegantemente colocada por Pittendrigh e Minis (1964) propõe que, no arrastamento estável, o pulso diário cai em fases do oscilador, em que a CRF prevê um deslocamento que compensa a diferença entre τ e o período do ciclo arrastador. Ou seja, para o arrastamento do oscilador circadiano do organismo A (Figura 3C), o pulso deve atingir o oscilador em uma fase que corresponde ao atraso de 1 hora na CRF. No caso, essa fase corresponde ao final do dia subjetivo (CA, Figura 2). Para o organismo B (Figura 3D), o pulso deve atingir diariamente uma fase correspondente a 2 horas de adiantamento, ou seja, o final da noite subjetiva (CB, Figura 2).

Arrastamento em condições naturais

Modulação da exposição pelo comportamento

Morcegos na caverna

Em um estudo pioneiro com três espécies de morcegos em condições naturais, Twente (1955) observou que os animais despertavam um pouco antes do pôr-do-sol e se dirigiam para um local próximo à saída das cavernas. Permaneciam ali parados ou fazendo excursões curtas para o exterior até que, em um determinado nível de iluminação ambiente, saíam todos juntos para a atividade noturna. Este comportamento, denominado *light-sampling*, também foi observado em experimentos de laboratório com outra espécie de morcego (DeCoursey e DeCoursey, 1964).

Estes estudos nos revelam que os morcegos vão voluntariamente para as saídas das cavernas minutos an-

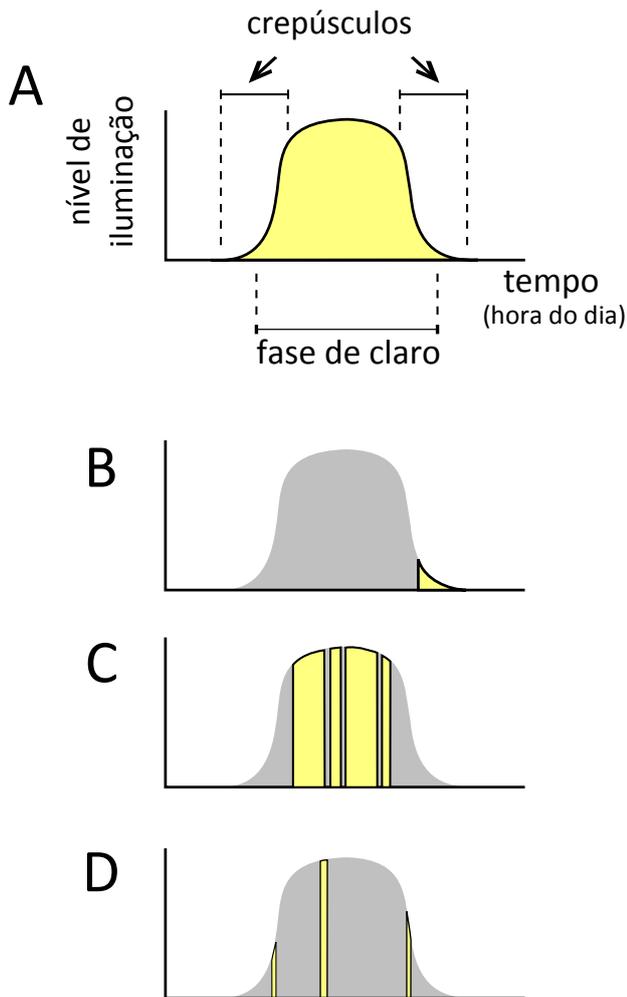


Figura 4. Diferentes tipos de exposição à luz. **A** – Representação hipotética da variação da intensidade luminosa medida a céu aberto ao longo de um dia. Nas figuras B a D, as regiões em amarelo são momentos de exposição à luz e as regiões em cinza são momentos em que o animal não se expõe. **B** – Exposição de um animal noturno que sai de sua toca durante o anoitecer, como os morcegos e escorpiões. **C** – exposição de um animal diurno que não percebe os crepúsculos, como o esquilo de solo (*Spermophilus citellus*). **D** – Esquema de um animal que se expõe esporadicamente à luz; possivelmente o roedor subterrâneo *Spalax ehrenbergi* tem esse tipo de exposição.

tes do pôr-do-sol, o que indica que sua exposição à luz é regulada ativamente pelo comportamento. Pode-se deduzir que todos os organismos que se locomovem têm a capacidade potencial de escolher seus padrões temporais de exposição à luz. Trabalhos em condições naturais com escorpiões (Fleissner e Fleissner, 1998), e em condições semi-naturais com o hamster sírio *Mesocricetus auratus* (Pratt e Goldman, 1986) e o camundongo *Mus musculus* (Refinetti, 2004) reportaram que estes animais só se expõem a algumas parcelas do ciclo claro/escuro e permanecem o restante do tempo em seus ninhos, isolados do ciclo ambiental. O padrão de exposição varia entre espécies, de acordo com o momento de atividade e o isolamento luminoso do abrigo onde passam as horas de repouso (Figura 4B a D) (Roenneberg e Foster, 1997). Em todos os casos,

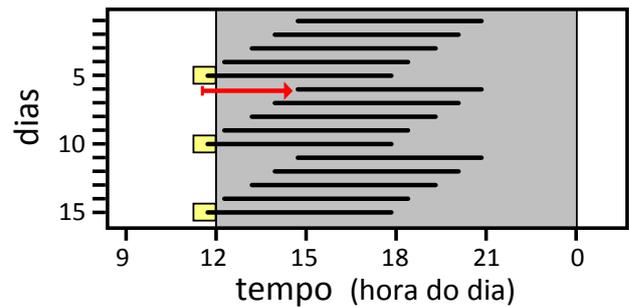


Figura 5. Actograma esquemático do processo de arrastamento do esquilo voador, proposto por DeCoursey (1986). Nos dias em que a atividade fora do ninho se restringe à fase de escuro, o ritmo permanece em livre-curso, com período menor que 24 horas. Eventualmente, o animal sai de sua toca no fim da fase de claro, e acontece o *light-sampling* (em amarelo). Em consequência, sua atividade é atrasada no dia seguinte (seta vermelha), como previsto pela Curva de Reposta de Fase (ver CA na figura 2).

o ritmo permanece sincronizado, apesar das diferenças de exposição.

Esquilos voadores – *light-sampling* e arrastamento

Uma segunda conclusão que podemos extrair dos dados de Twente (1955) é que o único momento do dia em que os morcegos se expõem à luz é ao anoitecer (resultando em um padrão diário de exposição semelhante à figura 3B) e, portanto, seu arrastamento depende apenas desta porção da fase de claro, o que parece estar de acordo com a hipótese de Pittendrigh e Minis (1964). Em 1986, valendo-se de experimentos com esquilos voadores noturnos (*Glaucomys volans*), DeCoursey (1986) formulou uma proposta para o mecanismo envolvido neste tipo de arrastamento, juntando o *light-sampling* e a teoria do arrastamento por pulsos de luz. Cada esquilo foi mantido em uma caixa-ninho isenta de iluminação, que se comunicava com uma segunda caixa submetida ao ciclo claro/escuro, onde os animais tinham acesso à roda de atividade. Os momentos do início de atividade em roda oscilaram ao longo dos dias em um padrão de zigue-zague (Figura 5).

Segundo a proposta da autora, a atividade noturna em roda se iniciava logo após a transição do claro para o escuro, e os animais não tinham contato algum com a luz. Portanto, o ritmo de atividade-repouso permanecia em livre curso. Como o período endógeno da espécie é menor que 24 horas, a atividade começava cada dia mais cedo até atingir o fim da fase de claro, quando, em razão do estímulo luminoso, sofria um atraso, como previsto pela CRF. Depois disso, o ritmo voltava ao livre-curso e o processo se repetia periodicamente, resultando no zigue-zague observado (Figura 5). Portanto, assim como os morcegos, este roedor também realizava *light-sampling* na transição do claro para o escuro, porém, apenas uma vez a cada vários dias.

Apesar da elegância da hipótese, ela foi baseada em uma análise visual, que é uma aproximação imprecisa e não nos permite afirmar conclusivamente que o padrão

observado é resultado dessa regulação. Refinetti (2004) aponta que o padrão de ziguezague poderia ser igualmente explicado por uma variação diária ao acaso no horário dos inícios de atividade, assim como observou em seu próprio experimento.

Uma hipótese semelhante à proposta de DeCoursey foi usada para deduzir o arrastamento em campo do roedor subterrâneo *Spalax ehrenbergi*. Apesar de cegos, esses roedores têm seus osciladores circadianos arrastados por ciclos claro/escuro em laboratório (Goldman et al., 1997). Mesmo ciclos com apenas 20 segundos diários de claro são suficientes para o arrastamento (Rado et al., 1991). Em campo, este roedor permanece a maior parte do tempo dentro de túneis subterrâneos onde não tem acesso ao ciclo claro/escuro. Foi proposto que exposições esporádicas à luz durante a escavação dos túneis seriam como pulsos (Figura 4D) que, em conjunto, arrastariam o ritmo de atividade/repouso ao longo dos dias (Rado et al., 1991).

O caso do esquilo de solo – arrastamento sem crepúsculos

Os esquilos de solo (*Spermophilus citellus*) são uma espécie diurna que, assim como os morcegos e o esquilo voador, também regulam sua exposição ao ciclo claro/escuro a partir do comportamento. Estes animais passam o anoitecer e o amanhecer dentro de suas tocas, e se expõem à luz apenas na parte central das horas de claro (Hut et al., 1999). Dessa forma, estão expostos à luz durante quase toda a fase de claro, exceto justamente pelos momentos de transição da intensidade luminosa (Figura 3C).

O fato de não perceberem os crepúsculos sugere que sua alocação temporal em campo envolve mecanismos diferentes daqueles propostos por DeCoursey (1986) para o esquilo voador. Se os momentos de transição entre claro e escuro fossem determinantes para a alocação temporal dos esquilos de solo em campo, esperar-se-ia que os animais estivessem expostos nesses momentos, ou que não apresentassem um ritmo marcado de atividade. Ao invés disso, a atividade diurna fora das tocas é bastante regular ao longo dos dias, o que indica que os animais estão, de alguma forma, sincronizados com ambiente externo.

O início da atividade no ambiente externo, após o amanhecer, também não depende da percepção do crepúsculo, visto de dentro da toca, porque não há variações na intensidade luminosa da toca nesse momento. Essa saída matutina para o ambiente externo, que se repete diariamente em uma fase estável, parece ser regulada unicamente por sinais endógenos de um oscilador circadiano arrastado.

Os autores (Hut et al., 1999) desconsideram a possibilidade de arrastamento por ciclos não fóticos de temperatura ambiente ou de estímulos sonoros. Variações na composição espectral da luz solar e possíveis efeitos tônicos da intensidade luminosa sobre o oscilador circadiano são levantados como alternativa para explicar o arrastamento dos ritmos de esquilos de solo, sem a participação dos crepúsculos. Neste caso, a alocação temporal em campo parece envolver mais elementos que os deslocamentos de fase previstos pela CRF.

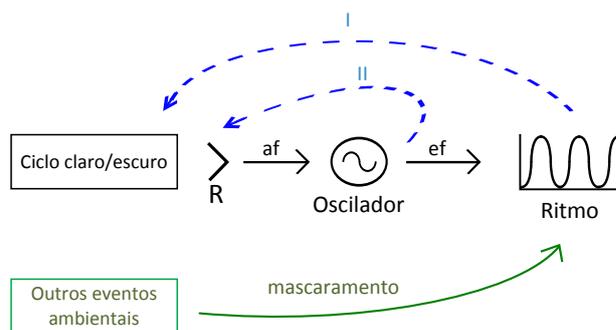


Figura 6. Esquema do sistema circadiano, considerando os efeitos diretos de alguns eventos ambientais no ritmo, por meio de mascaramento (em verde), e a possibilidade de duas alças de retroalimentação (em azul). I – Ritmo no comportamento pode modular a exposição ao ciclo ambiental. II – Oscilador pode modular ritmicamente a percepção de luz pelas aferências. R – receptor. af – via aferente. ef – via eferente.

Modulação da exposição à luz pelas aferências

Além da modulação comportamental, outro tipo de regulação pode modificar a percepção do ciclo claro/escuro. Roenneberg e Deng (1997) demonstraram que no unicelular *Lingulodinium polyedrum* (sinônimo *Gonyaulax polyedra*) há uma modulação da percepção da luz ao longo do dia, no nível das aferências. Ou seja, por mais que estejam expostos, *a priori*, ao ciclo completo de claro/escuro, o que estes organismos realmente percebem não é necessariamente um ciclo igual àquele medido por um luxímetro, mas sim um ciclo filtrado pelas suas aferências.

Um tipo análogo de regulação está presente em escorpiões. Estes animais são um caso bastante interessante, porque apresentam uma modulação comportamental evidente da exposição à luz, dada pelo ritmo de entrada e saída da toca e, além disto, os olhos medianos têm um ritmo de sensibilidade à luz (Fleissner e Fleissner, 2001). Ambos os mecanismos (Figura 6, setas azuis) contribuem para a informação temporal do ciclo claro/escuro que é percebido pelo oscilador e, portanto, para o seu padrão de arrastamento (Friesen et al., 2001).

Concluindo

Cada ambiente possui uma gama de ciclos ambientais bióticos e abióticos, que se sobrepõem dentro das 24 horas, constituindo ordem temporal. De acordo com o estado de cada uma das variáveis ambientais diárias, formam-se diferentes contextos ou nichos temporais ao longo do dia. Tendo isso em vista, o arrastamento do oscilador circadiano em campo garante que as funções fisiológicas do organismo estejam ordenadas no contexto mais adequado dentro das diferentes possibilidades encontradas nas 24 horas do ambiente.

Comparado a outros ciclos ambientais, o ciclo claro/escuro é o que menos varia ao longo dos dias e constitui, portanto, uma referência bastante confiável. Estudos em laboratório mostram a importância desse ciclo como agente arrastador do oscilador circadiano (Pittendrigh e

Daan, 1976).

Apesar de muitos experimentos utilizarem ciclos com 12 horas de claro e 12 horas de escuro (CE 12:12), o ciclo claro/escuro percebido por um organismo na natureza pode ser bem diferente disso. Além da presença de transições graduais nos crepúsculos (normalmente não reproduzidas em laboratório), os organismos muitas vezes não se expõem a ciclos completos.

A exposição incompleta ao ciclo claro/escuro é consequência do padrão de atividade fora da toca (no caso de animais). É importante frisar que as propriedades do oscilador circadiano garantem o arrastamento por tipos de exposição bastante variados.

Contudo, o arrastamento previsto pela Curva de Resposta de Fase não consegue prever todos os padrões rítmicos observados na natureza. Isto explica-se, uma vez que o ritmo diário observado em condições de campo não é resultado somente da informação vinda do oscilador circadiano, mas também dos efeitos diretos de alguns eventos ambientais. Estes eventos atuam por “mascaramento”, modificando o ritmo final sem passar pelo oscilador (Figura 6, seta verde) (Aschoff, 1960). Além disso, outros ciclos diários também podem ser agentes arrastadores e seu efeito sobre o sistema circadiano pode modificar o arrastamento pelo ciclo claro/escuro (Daan e Aschoff, 2001). Portanto, uma análise que simplesmente considera a CRF e o padrão de exposição à luz pode não ser suficiente para explicar a expressão rítmica em condições naturais.

Agradecimentos

Agradeço Mirian D. Marques e a Revista da Biologia pelo convite à elaboração do texto, Gisele A. Oda pela orientação das referências e revisão do texto, Barbara M. Tomotani pela ajuda com o título, e o consultor José E. S. Natali pela revisão do texto e comentários.

Bibliografia

- Aschoff J. 1960. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 25: 11-28.
- Aschoff J. 1965. Response curves in circadian periodicity. In: Aschoff J, editor. Circadian clocks. Amsterdam: North-Holland publishing p95-111.
- Daan S. 2000. Colin Pittendrigh, Jürgen Aschoff and the natural entrainment of circadian systems. Journal of Biological Rhythms 15: 195-207.
- Daan S, Aschoff J. 2001. The entrainment of circadian systems. In: Takahashi JS, Turek F, Moore RY, editors. Handbook of Behavioral Neurobiology 12: 7-41.
- DeCoursey G, DeCoursey PJ. 1964. Adaptive aspects of activity rhythms in bats. Biological Bulletin 126: 14-27.
- DeCoursey PJ. 1960. Phase control of activity in a rodent. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 25: 49-55.
- DeCoursey PJ. 1986. Light-sampling behavior in photoentrainment of a rodent circadian rhythm. Journal of Comparative Physiology A 159: 161-169.
- Enright JT. 1970. Ecological aspects of endogenous rhythmicity. Annual Review of Ecology and Systematics 1: 221-238.
- Fleissner G, Fleissner G. 1998. Natural photic Zeitgeber signals and underlying neuronal mechanisms in scorpions. In: Touitou Y, editor. Biological clocks: Mechanisms and applications. Amsterdam: Elsevier p171-180.
- Fleissner G, Fleissner G. 2001. The scorpion's clock. Feedback mechanisms in circadian systems. In: Brownell P, Polis G, editors. Scorpion biology and research. New York: Oxford University Press p138-158.
- Friesen WO, Fleissner G, Fleissner G. 2001. Role of feedback loops in the scorpion circadian system. Neurocomputing 38-40: 607-614.
- Goldman BD, Goldman SL, Riccio AP, Terkel J. 1997. Circadian patterns of locomotor activity and body temperature in blind mole-rats *Spalax ehrenbergi*. Journal of Biological Rhythms 12: 348-361.
- Hut RA, van Oort BEH, Daan S. 1999. Natural entrainment without dawn and dusk: The case of the European ground squirrel (*Spermophilus citellus*). Journal of Biological Rhythms 14: 290-299.
- Pittendrigh CS. 1958. Adaptation, natural selection and behavior. In: Roe A, Simpson GG, editors. Behavior and evolution. New Have: Yale University Press p390-416.
- Pittendrigh CS, Daan S. 1976. A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. IV. Entrainment: Pacemaker as a clock. Journal of Comparative Physiology 106: 291-331.
- Pittendrigh CS, Minis DH. 1964. The entrainment of circadian oscillations by light and their role as photoperiodic clocks. The American Naturalist 98: 261-294.
- Pratt BL, Goldman BD. 1986. Activity rhythms and photoperiodism of Syrian hamsters in a simulated burrow system. Physiology & Behavior 36: 83-89.
- Rado R, Shanas U, Terkel J. 1991. Entrainment of locomotor activity in the blind mole rat by brief light pulses. Mammalia 55: 479. Resumo.
- Refinetti R. 2004. Daily activity patterns of a nocturnal and a diurnal rodent in a seminatural environment. Physiology & Behavior 82: 285-294.
- Roenneberg T, Deng T-S. 1997. Photobiology of the *Gonyaulax* circadian system. I. Different phase response curves for red and blue light. Planta 202: 494-501.
- Roenneberg T, Foster RG. 1997. Twilight times: Light and the circadian system. Photochemistry and Photobiology 66: 549-561.
- Roenneberg T, Hut R, Daan S, Mewes M. 2010. Entrainment concepts revisited. Journal of Biological Rhythms 25: 329-339.
- Twente JW. 1955. Some aspects of habitat selection and other behavior of cavern-dwelling bats. Ecology 36: 706-732.