

Adaptação temporal e o ambiente cavernícola: uma interpretação

Sonia Hoenen
Mirian David Marques

Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo,
C.P. 42694, 04299-970, São Paulo, SP
e-mail: smhoenen@usp.br; mimarque@usp.br

Aceito para publicação em 20/07/99

Resumo

O estudo da fauna cavernícola é instigante porque abre possibilidades de realização de trabalhos em que é possível testar hipóteses sobre a evolução de caracteres e discutir possíveis formas de adaptação. A identificação de características adaptativas em uma espécie é feita classicamente através da comparação de características morfológicas, fisiológicas e comportamentais entre espécies próximas. A cronobiologia veio introduzir características temporais, que permitem ampliar a análise e mudar o enfoque da comparação. Dadas as peculiaridades do ambiente cavernícola, poder-se-ia esperar encontrar formas especiais de adaptação temporal, abrindo-se assim novas perspectivas nos estudos de evolução da ritmicidade e das estratégias adaptativas de espécies cavernícolas. O objetivo aqui é apresentar algumas das possibilidades de interpretação da adaptação temporal em cavernícolas.

Unitermos: ritmos biológicos, espécies cavernícolas, adaptação, evolução, cronobiologia

Summary

Studies on cave fauna are very instigating because they allow to test hypotheses about character evolution and provoke discussions about possible ways of adaptation. Traditionally, the identification of adaptive features of a species is done through the comparison of close relatives, generally employing morphological, physiological and behavioral characteristics. Chronobiology adds temporal characteristics to these comparative studies. Considering the peculiar features of cave environments, special ways of temporal adaptation and new perspectives of studies on evolution of rhythmicity might be expected. The aim in this paper is to introduce some possible interpretations of temporal adaptation in cave species.

Key words: biological rhythms, cave species, adaptation, evolution, chronobiology

Introdução

O estudo da fauna cavernícola é instigante porque abre possibilidades de realização de trabalhos em que é possível testar hipóteses sobre a evolução de características morfológicas, fisiológicas e comportamentais. Sendo esta fauna proveniente de espécies que habitavam a superfície, os organismos que colonizam cavernas podem apresentar modificações que possibilitaram a ocupação, com sucesso, de um habitat bastante singular (Culver, 1982; Parzefall, 1986; Holsinger e Culver, 1988). O ambiente cavernícola é usualmente caracterizado pela ausência de luz, elevada umidade relativa do ar e temperaturas diárias pouco variáveis (Barr, 1968; Poulson e White, 1969; Howarth, 1983), condições estas, praticamente inexistentes nos ambientes de superfície e que podem levar ao surgimento de estratégias adaptativas bastante especiais.

Tradicionalmente a procura das características adaptativas de uma espécie ao seu meio ambiente é feita entre suas características morfológicas, fisiológicas e comportamentais, comparando-as com aquelas apresentadas por uma espécie próxima que ocupa outro habitat. Mais recentemente, a cronobiologia veio introduzir outro caráter importante para esses estudos comparativos. A cronobiologia estuda as características temporais dos organismos, inclusive e especialmente os ritmos biológicos (Rotenberg et al., 1997), incluindo a interpretação dos fenômenos, os intervalos de suas recorrências e as características ambientais no momento em que eles ocorrem. Dadas as peculiaridades do ambiente cavernícola, com sua ausência de ciclos, ou então, com seus ciclos de baixa amplitude, poder-se-ia esperar que alguns dos organismos que o colonizam apresentassem formas especiais de adaptação temporal, abrindo-se assim uma nova perspectiva nos estudos de evolução da ritmicidade.

O objetivo deste trabalho é apresentar algumas das possibilidades de interpretação da adaptação temporal em animais cavernícolas.

1) Fauna cavernícola

Os animais que vivem em cavernas são normalmente classificados em três categorias, de acordo com a sua relação ecológico-evolutiva com o ambiente subterrâneo (Holsinger e Culver, 1988): os troglófilos compreendem aquelas espécies cujos indivíduos são regularmente encontrados em cavernas, mas que necessitam retornar à superfície para completar seu ciclo de vida (em geral para alimentação e/ou reprodução); os troglóbios incluem as espécies cujos indivíduos podem habitar os ambientes epígeo e subterrâneo e podem completar seu ciclo de vida em um ou outro ambiente; e os troglóbios são exclusivamente cavernícolas, sendo restritos a esse meio. A classificação de uma espécie cavernícola em uma dessas categorias depende de estudos detalhados sobre a biologia e ecolo-

gia do grupo (Gnaspini, 1996). Estudos cronobiológicos de animais de cada uma dessas categorias mostraram que os padrões de atividade parecem refletir o tipo de relação que cada espécie tem com a caverna (Saunders, 1982). Como animais troglóbios, troglógenos e troglófilos mantêm diferentes graus de contato e relação com a superfície, estas características temporais especiais seriam de se esperar, uma vez que os ritmos de atividade/repouso são estreitamente vinculados a ciclos ambientais, como foi demonstrado na maior parte das espécies epígeas.

2) Adaptação temporal

A adaptação é a consequência evolutiva da seleção natural, agindo sobre indivíduos geneticamente diferentes. O resultado é um processo através do qual uma população torna-se ajustada ao ambiente onde vive (Avers, 1989). Entretanto, não se pode assumir 'a priori' que todas as características de um organismo sejam adaptativas; algumas delas podem ter sido mantidas na ausência de seleção natural, instalando-se através do acúmulo de mutações neutras, ou então, por sua associação genética com outro caráter, este sim, preservado seletivamente (Futuyma, 1992).

Considerando um ambiente cíclico, um organismo que pudesse prever as transições de fases e, além disso, que pudesse marcar internamente esse tempo para poder prescindir de sinais externos para iniciar antecipadamente o processo de ajuste estaria em vantagem em relação a outros que teriam de responder diretamente à mudança (Marques e Waterhouse, 1994; Menna-Barreto, 1997). O fenômeno de antecipação somente é possível pela existência de um relógio biológico, endógeno, auto-sustentado, gerador dos ritmos que se manifestam em vários processos e em diversos níveis da organização dos seres vivos. Dentre os ritmos, os mais estudados são aqueles que se aproximam de 24 h, sendo chamados de circadianos (Halberg, 1960). Os ritmos biológicos expressam-se mesmo sob condições ambientais constantes – con-

dição de livre-curso – quando mostram um período característico, específico para cada espécie, o período em livre-curso (Bünning, 1960). A existência de um ritmo endógeno, por si só, não proporciona ao indivíduo um ajuste temporal ao ambiente, que só é possível por ser o relógio biológico sensível a ciclos ambientais, bióticos e abióticos, conhecidos como “Zeitgebers” (Aschoff, 1960). O “Zeitgeber” é percebido pelo sistema sensorial e seu sinal é transmitido ao relógio biológico, tendo como consequência a sincronização (também conhecida como ‘arrastamento’) do ritmo. Assim, o ritmo em livre-curso tem sua fase e frequência ajustadas, que se tornam iguais àquelas do ciclo ambiental (Pittendrigh, 1981; Marques et al., 1997).

Para a maioria das espécies que vivem sobre a superfície, o ciclo de claro/escuro é o principal Zeitgeber dos ritmos biológicos (Aschoff, 1960). Contudo, para aqueles organismos que vivem em ambientes isolados do ciclo claro/escuro, outros fatores cíclicos podem ser responsáveis pela sincronização, por exemplo, ciclos de temperatura, umidade, efeitos sociais de grupo, etc.

A expressão de um ritmo arrastado pode ser modificada pela ação de alguns fatores ambientais, que podem ter uma ação direta sobre o ritmo expresso, modificando-o sem que haja envolvimento do relógio biológico; a esse fenômeno chama-se mascaramento (Aschoff, 1960). No mascaramento, o organismo responde imediatamente ao estímulo ambiental, como o despertar e consequente episódio de alerta, quando um pulso de som é administrado durante o sono de um indivíduo, por exemplo. Sabe-se, neste caso, que o relógio não foi atingido, porque o alerta não irá se repetir nos dias seguintes. A exemplo do que acontece com os Zeitgebers, fatores bióticos, como: estímulos sociais, presença de parceiro sexual, de predadores etc. podem constituir-se em agentes mascaradores poderosos, tal como foi observado, entre outros, por Loher (1979) em grilos e por Aschoff e Von Goetz (1988) em hamsters.

Em resumo, a adaptação temporal depende da existência de um relógio biológico e de sua sensibilidade a eventos ambientais e consiste, basicamente, na harmonização entre a ritmicidade biológica e os ciclos ambientais. A sobrevivência dos organismos depende da antecipação; do arrastamento, que garante a sincronização de um indivíduo com o ambiente e de todos os indivíduos de uma população, permitindo o encontro dos sexos; e do mascaramento, que promove o ajuste temporal fino de uma espécie ao seu ambiente (Page, 1989).

3) Caracterização temporal do ambiente cavernícola

Devido aos movimentos da Terra ao redor de seu eixo e do Sol e aos ciclos lunares, todos os organismos estão sujeitos a flutuações diárias e sazonais das condições ambientais. Algumas dessas flutuações são recorrentes, isto é, constituem eventos que se repetem periodicamente, como por exemplo, ciclos associados com o dia e a noite, estações do ano, fases da lua e oscilações das marés.

Considerar o ambiente cavernícola como um todo homogêneo, quanto se trata da presença de ciclos ambientais, pode levar a erros. Três regiões podem ser reconhecidas em cavernas: a região de entrada e penumbra, onde existe iluminação; uma zona intermediária, onde não há iluminação, mas a temperatura ainda é variável; e uma zona profunda, onde não há iluminação e a temperatura é praticamente constante ao longo do dia e do ano (Poulson e White, 1969; Howarth, 1983; Holsinger e Culver, 1988). Entretanto, nem todas as cavernas apresentam estas zonas; apenas as maiores e mais longas possuem uma região profunda bem definida. A topografia, o número de entradas, o tamanho dos condutos e da caverna, entre outros, são fatores que influenciam o estabelecimento de cada uma dessas zonas (Racovitza, 1975). Nas zonas intermediária e profunda, vários ciclos ambientais estão ausentes, enquanto que outros (e.g. variações de temperatura) podem estar presentes, porém sempre atenuados.

Para investigar quais variáveis ambientais poderiam estar atuando como Zeitgebers, esse zoneamento deve ser considerado. Assim, as regiões próximas da entrada apresentam ciclos de luz, temperatura e umidade semelhantes aos ambientes da superfície. Estes ciclos mostram, em geral, pequena amplitude, mas nem assim são menos importantes. Os organismos que vivem nessa zona podem perceber facilmente a oscilação desses fatores. Um exemplo são os carabídeos *Laemostenus* spp., que vivem perto de entrada de caverna e que apresentam ritmos circadianos de atividade (Weber et al., 1994; 1995) perfeitamente sincronizados. A sincronização do ritmo de atividade de organismos da zona de entrada é de fundamental importância para sua sobrevivência. A sincronização vai proporcionar a garantia de permanência em locais com temperatura e umidade relativa adequadas e a não-exposição a regiões iluminadas, onde esses organismos seriam presas fáceis de predadores epígeos.

A zona profunda é mais difícil de ser caracterizada temporalmente, uma vez que ciclos geofísicos não são evidentes. Fatores bióticos e abióticos que representassem alguma ligação com a superfície poderiam gerar ciclos, como o ritmo diário de atividade de morcegos ou flutuações sazonais dos rios subterrâneos. Esses fatores estão claramente relacionados com ciclos de disponibilidade de alimento e de níveis de umidade, ambos reconhecidos como Zeitgebers efetivos para espécies epígeas. Outro possível Zeitgeber seriam ciclos de correntes de ar, com direção e temperatura diferentes durante o dia e a noite, determinados pelas características físicas da caverna aliadas às características climáticas da região. Sabe-se que estes ciclos podem determinar, em algumas cavernas, flutuações diárias e recorrentes da temperatura, mesmo de regiões profundas (Howarth, 1980).

Em resumo, habitats cavernícolas são ambientes peculiares; suas condições ambientais não podem ser consideradas meras simplificações daquelas encontradas na superfície. Igualmente

as especializações de parâmetros cronobiológicos devem representar modificações das características rítmicas das espécies epígeas e não podem ser interpretadas *a priori* como simples regressões de componentes.

4) Características rítmicas dos animais cavernícolas

A presença de osciladores bem desenvolvidos e sincronizados foi demonstrada nos troglóxenos estudados, como morcegos (Joshi e Chandrashekar, 1982) e grilos (Campbell, 1976). As evidências indicam que o arrastamento ocorre pela exposição a uma iluminação de intensidade muito baixa quando os animais saem da caverna, e.g., luz das estrelas ou da lua, ou por uma “avaliação” da intensidade luminosa externa através de visitas periódicas à entrada da caverna ao anoitecer (Twente, 1955). Similarmente, episódios curtos de locomoção, antecipando a fase de atividade, também foram verificados em morcegos que habitam sótãos (De Coursey e De Coursey, 1964). A importância ecológica de um sistema circadiano endógeno nesses casos é evidente, uma vez que o relacionamento com o ciclo claro-escuro é mantido. Além disto, a manutenção de uma relação de fase estável com o início do escuro é de fundamental importância para a sobrevivência da espécie.

Para os troglófilos, padrões de locomoção controlados pelo relógio biológico foram evidenciados em algumas espécies de besouros carabídeos do gênero *Duvalius* (Lamprecht e Weber, 1982) e no peixe ambliopsídeo *Chologaster agassizi* (Poulson e Jegla, 1969). Por definição, as espécies troglófilas ocupam cavernas, mas podem também ser encontradas em ambientes epígeos com características microclimáticas semelhantes, por exemplo, em fendas ou embaixo de troncos caídos. Portanto, a manutenção de um sistema temporal nesses animais poderia ser tentativamente interpretada como resultado do fluxo gênico, devido àquelas populações que ainda vivem no meio epígeo. Entretanto, mesmo

aqueles animais que vivem em zonas profundas podem chegar próximo ao meio epígeo quando estão procurando alimento, chegando no limite superior da sua área de vida, ou seja, a área onde o animal desenvolve preferencialmente suas atividades. Esse limite varia ao longo do dia, sendo maior à noite. Segundo Lamprecht e Weber (1991), a oscilação do limite da área de vida poderia “prevenir” a degeneração completa da habilidade de medir o tempo desses animais.

O grilo cavernícola *Strinatia brevipennis* (Phalangopsidae, Ensifera) é encontrado isoladamente de outros grilos em cavernas do Parque Estadual Intervales e pode ser considerado uma espécie troglófila. A caracterização do padrão de atividade desses grilos na caverna evidenciou a presença de componentes diários, pelo menos para a população (Hoenen e Marques, 1998). Novamente, a presença de ritmos circadianos não representa necessariamente uma adaptação ao ambiente que ocupa, mas pode ser uma plesiomorfia, herdada dos ancestrais exclusivamente epígeos.

Dentre os troglóbios, algumas espécies parecem manter ritmos circadianos (e.g., crustáceos *Munidopsis polymorpha* – Wilkens et al., 1990; peixes siluriformes *Pimelodella kronoi* e *Imparfinis* sp. – Trajano e Menna-Barreto, 1995; carabídeos microftálmicos *Laemostenus* spp., que vivem próximos à entrada da caverna – Weber et al., 1994; 1995). Outras apresentam padrões de atividade sem componentes circadianos evidentes (e.g., ambliopsídeos *Typhlichthys subterraneus* e *Amblyopsis rosae* – Poulson e Jegla, 1969; carabídeos *Speonomus diecki* – Lamprecht e Weber, 1982), mas, em algumas dessas espécies, observa-se a manutenção de ritmos de outras frequências em diversos processos fisiológicos e comportamentais, como respiração (ritmos rápidos) e oviposição (ritmos lentos – Chiba et al., 1973), por exemplo.

Vários fatores devem ser considerados quando se analisam características relacionadas com a evolução de animais troglóbios. Assim, Husson (1971) ressalta que “a fauna cavernícola é hetero-

gênea, diferindo entre si em idade, origem, reações ao ambiente e nas razões da sua presença nas cavernas. Considerando esta heterogeneidade, não é razoável aplicar as mesmas leis para todos os animais cavernícolas e esperar achar os mesmos ritmos biológicos”. Portanto, não seria de se esperar que as características rítmicas dos cavernícolas, especialmente dos troglóbios, fossem tão gerais quanto são para as espécies epígeas.

5) Evolução da ritmicidade

A arritmicidade para frequências circadianas poderia significar tanto a perda do sistema circadiano, por acúmulo de mutações neutras devido a uma possível ausência de pressão de seleção, quanto a presença de um relógio “silencioso”, que nunca foi posto em movimento por causa da amplitude muito baixa dos ciclos ambientais no meio subterrâneo.

Na maioria das espécies estudadas, sabe-se que a geração de ritmos é devida a um sistema multioscilar, ou seja, à atividade de diversos relógios biológicos acoplados (Saunders, 1982). Assim, a seleção da arritmicidade implicaria na supressão de diversos componentes. Outro aspecto deve ser levado em conta quando se pensa na arritmicidade: o relógio biológico recebe aferências dos sistemas sensoriais, que coordenam o arrastamento, e a ritmicidade que gera depende das vias eferentes, que transmitem o sinal rítmico gerado e proporcionam a expressão rítmica do organismo (Marques et al., 1997). Deste modo, outra possível interpretação para a arritmicidade seria uma falta de expressão de um relógio perfeitamente ativo. A hipótese de um relógio “silencioso” foi testada por Minis e Pittendrigh (1967), no desenvolvimento de larvas do lepidóptero *Pectinophora gossypiella*, quando demonstraram que o oscilador pode estar presente e funcionando e, ainda assim, o organismo ser aparentemente arrítmico.

Outras evidências de que a ritmicidade é mantida por mecanismos gênicos múltiplos vem da genética de *Drosophila*. Pelo menos três mutações, que alteram ritmos circadianos, foram identificadas em *D. melanogaster* e *D. pseudoobscura*, todas ligadas ao cromossomo X (Jackson, 1993). Destas, o gene melhor caracterizado é o 'period' (per) identificado por Konopka e Benzer (1971), por três mutações: per⁰, alelo arrítmico, per^l, alelo para período longo (cerca de 29 h) e per^s, alelo para período curto (cerca de 19 h). Apesar de análises indicarem que 'per' não é necessário para a viabilidade, a completa ausência de ritmos não é observada nem em per⁰: mutantes per⁰ ainda podem ser sincronizados por um ciclo claro/escuro e várias periodicidades residuais são observadas (Hamblen-Coyle et al., 1989). O locus 'per' caracteriza-se por uma seqüência simples, repetitiva e, ainda assim muito característica, de bases, aparentemente compartilhada por diversas espécies, animais e vegetais, que se alterna com seqüências variáveis. Apesar das variações detectadas, a seqüência repetitiva é considerada como sendo altamente conservada ao longo da evolução dos diferentes grupos (Shin et al., 1985) e as mutações ocorrem nas seqüências variáveis (Yu et al., 1987). Com base nestas características genéticas, pode-se deduzir que o caráter "periodicidade circadiana" seja codificado pelas partes conservadas do genoma, o que proporciona a manutenção de suas características ao longo da escala filogenética (Marques e Waterhouse, 1994).

Estas evidências da preservação da ritmicidade circadiana através de diversos mecanismos fazem do estudo de espécies cavernícolas uma possibilidade de interpretação da plasticidade de geração e expressão dos ritmos circadianos. A presença de ritmos circadianos em cavernícolas representaria a manutenção de um caráter plesiomórfico, uma vez que todos eles descendem de espécies ancestrais que viviam na superfície e que, por sua vez, deviam possuir um sistema circadiano. Nesse caso, uma possibilidade é que esse caráter tenha sido conservado porque não houve-

ram mutações neutras que provocariam a degeneração do sistema, assumindo a ausência de seleção para manutenção do caráter. Outra possibilidade é que o sistema circadiano represente um caráter importante para os organismos, tendo um valor adaptativo e, portanto, sendo selecionado positivamente.

Agradecimentos

Este trabalho foi realizado com auxílio da FAPESP- Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Processos 96/2494-3 e 96/9840-4), sendo a primeira autora bolsista dessa Fundação em nível de doutorado.

Referências Bibliográficas

- Aschoff, J. 1960. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. *In*: Chovnik, A. (ed.). **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, 25, Long Island Biological Association, New York, p. 11-28.
- Aschoff, J.; Von Goetz, C. 1988. Masking of circadian activity rhythms in male golden hamsters by the presence of females. **Behav. Ecol. Sociobiol.**, 22: 409-412.
- Avers, C.J. 1989. **Process and pattern in evolution**. Oxford University Press, New York, 590 pp.
- Barr, T.C. 1968. Cave ecology and the evolution of troglobites. **Evol. Biol.**, 2: 35-102.
- Bünning, E. 1960. Circadian rhythms and the time measurement in photoperiodism. *In*: Chovnik, A. (ed.). **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, 25, Long Island Biological Association, New York, p. 249-256.
- Campbell, G.D. 1976. Activity rhythm in the cave cricket, *Ceuthophilus conicaudus* Hubbell. **Am. Midl. Nat.**, 96: 350-366.

- Chiba, Y.; Cutkomp, L.K.; Halberg, F. 1973. Circaseptan (7-day) oviposition rhythm and growth of spring tail, *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae). **J. Interdisc. Cycle Res.**, 4: 59-66.
- Culver, D. C. 1982. **Cave life: evolution and ecology**. University Press, Cambridge, Harvard, 189pp.
- De Coursey, G.; De Coursey, P. 1964. Adaptive aspects of activity rhythms in bats. **The Biol. Bull.**, 126: 14-27.
- Futuyma, D.J. 1992. **Biologia evolutiva**. Sociedade Brasileira de Genética, São Paulo, 631 pp.
- Gnaspini, P. 1996. Population ecology of *Goniosoma spelaeum*, a cavernicolous harvestman from south-eastern Brazil (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). **J. Zool (London)**, 239: 417-435.
- Halberg, 1960. Temporal coordination of physiologic function *In*: Chovnik, A. (ed.). **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, 25, Long Island Biological Association, New York, p. 289-310.
- Hamblen-Coyle, M.; Konopka, R.J.; Zwiebel, L.J.; Colot, H.V.; Dowse, H.B.; Rosbash, M.; Hall, J.C. 1989. A new mutation at the 'period' locus of *Drosophila melanogaster* with some novel effects on circadian rhythms. **J. Neurogen.**, 5: 229-256.
- Hoenen, S.; Marques, M.D. 1998. Circadian patterns of migration of *Strinatia brevipennis* (Orthoptera: Phalangopsidae) inside a cave. **Biol. Rhythm Res.**, 29 (5): 480-487.
- Holsinger, J. R.; Culver, D. C. 1988. The invertebrate cave fauna of Virginia and a part of Eastern Tennessee: Zoogeography and ecology. **Brimleyana Raleigh**, 14: 1-162.
- Howarth, F. G. 1980. The zoogeography of specialized cave animals: a bioclimatic model. **Evolution**, 34 (2): 394-408.
- Howarth, F. G. 1983. Ecology of cave arthropods. **Ann. Review Entomol.**, 28: 365-389.

- Husson, R. 1971. Rythmes biologiques et vie cavernicole. **Bull. Soc. Zool. Fr.**, **96** (3): 301-316.
- Jackson, F.R. 1993. Circadian rhythms mutants of *Drosophila*. In: Young, M.W. (ed.) **Molecular genetics of biological rhythms**. Marcel Dekker, Inc., New York, p. 91-121.
- Joshi, D.; Chandrashekar, M.K. 1982. Daylight dimmer than starlight entrains the circadian rhythms of a bat. **Naturwissensch.**, **69**: 192-193.
- Konopka, R.J.; Benzer, S. 1971. Clock mutants of *Drosophila melanogaster*. **Proc. Nat. Ac. Sci., USA**, **68**: 2112-2116.
- Lamprecht, G.; Weber, F. 1982. A test for the biological significance of circadian clocks: evolutionary regression of the time measuring ability in cavernicolous animals. In: Mossakowski, D.; Roth, G. (eds.) **Environmental adaptation and evolution**. Gustav Fischer, Stuttgart, p. 151-178.
- Lamprecht, G.; Weber, F. 1991. Spontaneous locomotion behaviour in cavernicolous animals: the regression of the endogenous circadian system. In: Camacho, A.I. (ed.) **The natural history of biospeleology**. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, España, p. 225-262.
- Loher, W. 1979. The effect of male calling on female locomotor activity of *Teleogryllus commodus*. **Behav. Ecol. Sociobiol.**, **5**: 383-390.
- Marques, M.D.; Golombek, D.; Moreno, C. 1997. Adaptação temporal. In: Marques, N.; Menna-Barreto, L. (eds.) **Cronobiologia: Princípios e Aplicações**. EDUSP, São Paulo, p. 45-84
- Marques, M.D.; Waterhouse, J.M. 1994. Masking and the evolution of circadian rhythmicity. **Chronobiol. Int.**, **11** (3): 146-155.
- Menna-Barreto, L. 1997. O tempo na biologia. In: Marques, N.; Menna-Barreto, L. (eds.) **Cronobiologia: princípios e aplicações**. EDUSP, São Paulo, p. 17-21.

- Minis, D.H.; Pittendrigh, C.S. 1967. Circadian oscillation controlling hatching: its ontogeny during embryogenesis of a moth. **Science**, **159**: 534-536.
- Page, T.L. 1989. Masking in invertebrates. **Chronobiol. Int.**, **6**: 3-11.
- Parzefall, 1986. Behavioural ecology of cave-dwelling fishes. *In*: Pitcher, T. J. (ed.) **The behaviour of teleost fishes**. Croom Helm, London & Sydney, p. 433-458.
- Pittendrigh, C.S. 1981. Entrainment. *In*: Aschoff, J. (ed.). **Handbook of behavioral neurobiology - Biological rhythms**, 4. Plenum Press, New York, p. 95-124.
- Poulson, T.L.; Jegla, T.C. 1969. Circadian rhythms in cave animals. **Actes, Ive CIS**, **4-5**: 193-195.
- Poulson, T. L.; White, W. B. 1969. The cave environment. **Science**, **165**: 971-981.
- Racovitza, G. 1975. La classification topoclimatique des cavités souterraines. **Trav. Inst. Spéol. "Émile Racovitza"**, **14**: 197-216.
- Rotenberg, L.; Marques, N.; Menna-Barreto, L. 1997. Desenvolvimento da cronobiologia. *In*: Marques, N.; Menna-Barreto, L. (eds.) **Cronobiologia: princípios e aplicações**. EDUSP, São Paulo, p. 23-44.
- Saunders, D.S. 1982. **Insect clocks**. Pergamon Press, Oxford, 409pp.
- Shin H.S., Bargiello T.A., Clark B.T., Jackson E.R.; Young M.W. 1985. An unusual sequence from a *Drosophila* clock gene is conserved in vertebrates. **Nature**, **317**: 445-448.
- Trajano, E.; Menna-Barreto, L. 1995. Locomotor activity pattern of Brazilian cave catfishes under constant darkness (Siluriformes, Pimelodidae). **Biol. Rhythm Res.**, **26** (1): 341-353.
- Twente, J.W. 1955. Some aspects of habitat selection and the behaviour of cave-dwelling bats. **Ecology**, **36**: 706-732.

- Weber, E.; Casale, A.; Lamprecht, G.; Rusdea, E. 1994. Highly sensitive reactions of microphthalmic carabid beetles to light/dark cycles. *In*: Desender, K. et al. (eds). **Carabid beetles: ecology and evolution**. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, p. 219-225.
- Weber, E.; Casale, A.; Böhkle, C.; Rusdea, E. 1995. Daily temperature cycles as a "zeitgeber" of the circadian locomotion rhythm of the carabid beetle *Sphodropsis ghiliani*. **Mém. Biospéol.**, **22**: 227-234.
- Wilkens, H.; Parzefall, J.; Ribowski, A. 1990. Population biology and larvae of the anchialine crab *Munidopsis polymorpha* (Galatheidae) from Lanzarote (Canary Islands). **J. Crustac. Biol.**, **10**: 667-675.
- Yu, Q.; Colot, H.V.; Kyriacou, C.; Hall, J.C.; Rosbash, M. 1987. Behaviour modification by "in vitro" mutagenesis of a variable region within the *period* gene of *Drosophila*. **Nature**, **326**: 765-769.