

University of Groningen

## Plasticity in daily timing of behavior

van der Vinne, Vincent

**IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.**

*Document Version*

Publisher's PDF, also known as Version of record

*Publication date:*

2015

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

*Citation for published version (APA):*

van der Vinne, V. (2015). *Plasticity in daily timing of behavior: Causes and consequences*. [Thesis fully internal (DIV), University of Groningen]. University of Groningen.

### Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

### Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

## Samenvatting

## Circadiane ritmiek

De draaiing van de aarde om haar as zorgt voor een continu veranderende omgeving waarin periodes van licht en donker elkaar afwisselen. De dagelijkse afwisseling van licht en donker gaat gepaard met veranderingen in predatierisico, foerageersucces, blootstelling aan UV-straling en omgevingstemperatuur. Al deze variabelen zijn van belang voor het evolutionair succes van een organisme en door actief te zijn op de optimale tijd van de dag kan een organisme zijn evolutionair succes vergroten. Circadiane klokken stellen organismen in staat om te anticiperen op dagelijkse veranderingen in de omgeving en fysiologie en gedrag op de optimale tijd van de dag uit te voeren.

Het circadiane systeem van zoogdieren bestaat uit klokken op verschillende niveaus. De belangrijkste circadiane klok bevindt zich in de suprachiasmatische nucleus (SCN) van de hypothalamus, gelocaliseerd boven de kruising van de oogzenuwen. De SCN ontvangt informatie over de externe licht-donker cyclus vanuit de ogen en orkestreert ritmiek in de rest van het lichaam via meerdere output signalen. Circadiane ritmiek in fysiologie en gedrag wordt gereguleerd door directe signalen vanuit de SCN en lokale klokken in perifere organen zoals de lever en bijnier.

## Circadiane plasticiteit

De temporele niche van een dier is de tijd van de dag waarop het actief is. Hoewel de meeste kleine zoogdieren strikt nachtactief zijn onder standaard laboratoriumcondities, kan blootstelling aan meer natuurlijke omstandigheden in veel gevallen leiden tot een verschuiving naar dagactiviteit. Deze observatie ligt ten grondslag aan het hier gepresenteerde onderzoek naar de oorzaken en gevolgen van plasticiteit in de dagelijkse timing van gedrag. Dit proefschrift probeert inzicht te verschaffen in de volgende vragen: Welke omgevingsfactoren resulteren in temporele niche verschuivingen? Hoe wordt deze dagactiviteit aangestuurd door verschillende circadiane oscillatoren? En wat zijn de consequenties van een verschuiving naar dagactiviteit voor kleine zoogdieren in een natuurlijke omgeving?

## Hoofdstuk 2

In dit hoofdstuk wordt literatuuronderzoek gepresenteerd naar voorbeelden van temporele niche verschuivingen. Op een evolutionaire tijdschaal kunnen veranderingen in temporele niche worden waargenomen in verschillen in de dagelijkse timing van gedrag tussen verwante soorten. Veranderingen van temporele niche binnen een soort zijn vaak het gevolg van veranderingen in de energetische staat van een dier. Lage voedselbeschikbaarheid en koude temperaturen zijn omgevingsfactoren die vaak in verband worden gebracht met dagactiviteit. Naar aanleiding van deze observaties wordt in dit

hoofdstuk de circadiane thermo-energetische (CTE) hypothese voorgesteld. De CTE hypothese voorspelt dat dagactiviteit resulteert in een lager energieverbruik doordat de omgevingstemperaturen hoger zijn gedurende de dag en dagactiviteit dieren hier efficiënter gebruik van laat maken. Dagactiviteit van dieren die normaal nachtactief zijn is dus een gevolg van energetische uitdagingen en stelt dieren in staat om energie te besparen.

### Hoofdstuk 3

De voorspelling van de CTE hypothese dat het energetisch uitdagen van nachtactieve dieren resulteert in dagactiviteit wordt in hoofdstuk 3 getest onder gecontroleerde laboratoriumcondities. Muizen die worden blootgesteld aan honger of kou worden meer dagactief en dit effect is versterkt wanneer beide manipulaties worden gecombineerd. Zelfs wanneer muizen bloot worden gesteld aan een omgekeerde temperatuurcyclus (en dus energetisch nadeel ondervinden van dagactiviteit) verschuift de activiteit naar de dag in hongerige muizen. Dit laat zien dat muizen de zeer constante licht-donker cyclus en niet de meer variabele temperatuurcyclus gebruiken om de optimale temporele niche te bepalen. Na het verschuiven van de licht-donker cyclus blijven de energetisch uitgedaagde muizen dagactief, wat aantoont dat de dagelijkse ritmiciteit nog altijd aangestuurd wordt door een circadiane oscillator. De belangrijkste circadiane oscillator in de SCN ondergaat echter geen faseverschuiving tijdens de energetische uitdaging. Dit suggereert de aanwezigheid van een alternatieve oscillator voor het aansturen van de timing van gedrag die door energetische uitdagingen wordt losgekoppeld van de SCN. Hoewel de fase van de SCN niet verandert, verschuift de fase van andere klokken in het lichaam wel naar de dag, waardoor de faseverdeling van klokken in het lichaam gelijk wordt aan die van traditionele dagactieve zoogdieren. Energetische uitdagingen maken een nachtactieve muis dus dagactief in zowel fysiologie als gedrag.

### Hoofdstuk 4

De circadiane anticipatie op maaltijden is een onderwerp waar binnen de chronobiologie veel aandacht aan is besteed. In dit soort onderzoek is voedsel alleen beschikbaar gedurende de normale rustfase van een dier en dit resulteert in verhoogde dagactiviteit. Het beperken van voedselbeschikbaarheid tot de lichtfase zorgt voor een verminderde voedselinname en een veranderde voedseltiming. In hoofdstuk 4 wordt de geïsoleerde invloed van voedseltiming op de dagelijkse verdeling van activiteit onderzocht. Hierbij wordt aan een groep muizen chocola aan geboden tijdens de lichtfase terwijl andere muizen in staat worden gesteld om op alle tijden van de dag chocola te verdienen door te rennen in een loopwiel. Deze experimenten laten zien dat dagactiviteit geïnduceerd kan worden door

zowel een veranderde voedseltiming als door energetische uitdagingen, maar dat muizen nachtactief blijven wanneer beide factoren afwezig zijn.

## Hoofdstuk 5

In dit hoofdstuk wordt onderzocht of plasticiteit in de dagelijkse timing van gedrag ook plaatsvindt in situaties waarin dieren een verhoogde energieomzetting hebben. Het hoogste energieverbruik dat door kleine zoogdieren wordt behaald vindt plaats wanneer moeders hun pups voeden met melk. Op dat moment wordt de maximale energie-overdracht beperkt door het risico dat de moeder oververhit raakt. Door lacterende veldmuizen te huisvesten bij verschillende omgevingstemperaturen hebben we het energieverbruik van deze moeders gemanipuleerd. Zoals voorspeld door de CTE hypothese, resulteert een verhoogde kans op oververhitting in een faseverschuiving waarbij moeders vooral op het nest zitten gedurende de nacht. Naast deze faseverschuiving zorgt een hoge omgevingstemperatuur er ook voor dat moeders minder tijd doorbrengen op het nest. Deze effecten laten zien dat een verhoogde energieomzetting resulteert in gedragsveranderingen bij veldmuizen en dat plasticiteit in de dagelijkse timing van gedrag ook gebruikt wordt door dieren die energetisch worden uitgedaagd om zo veel mogelijk energie om te zetten.

## Hoofdstuk 6

De energetische consequenties van dagactiviteit zijn gekwantificeerd in hoofdstuk 6. Om de invloed van temporele niche veranderingen te kunnen bepalen zijn het dagelijkse energieverbruik van muizen en de energetische voordelen van isolatie gekwantificeerd en in een rekenkundig model gecombineerd met een natuurlijke temperatuurencyclus. Op deze manier kan de invloed van verschillende omgevingsfactoren op het energetisch voordeel van dagactiviteit worden bepaald. Deze analyse identificeert het rusten in beschutte locaties als de belangrijkste factor die dagactiviteit energetisch voordelig maakt. Het uitrekenen van de energetische consequenties van dagactiviteit voor verschillende locaties in Europa en voor individuele dagen laat zien dat dagactiviteit op vrijwel alle locaties en dagen energetisch voordelig is. De kwantitatieve analyses in dit hoofdstuk laten zien dat dagactiviteit vrijwel altijd energetisch voordelig is voor kleine zoogdieren die leven in een gematigd klimaat.

## Hoofdstuk 7

Hoewel dagactiviteit onder vrijwel alle omgevingscondities energetisch voordelig is, zijn kleine zoogdieren het grootste deel van de tijd nachtactief. Dit wordt waarschijnlijk veroorzaakt door het grotere predatierisico dat gepaard gaat met dagactiviteit. De optimale tijd van de dag om actief te zijn zal uiteindelijk bepaald worden door de combinatie van

alle consequenties die gepaard gaan met dagactiviteit. Een muis kan ervoor kiezen om dagactief te worden en het energetisch voordeel te gebruiken om minder lang buiten naar voedsel te hoeven zoeken maar als dit leidt tot een hoger predatierisico is het uiteindelijk voordeliger om nachtactief te blijven. In dit hoofdstuk wordt het energetisch model uit hoofdstuk 6 gebruikt om voor verschillende predatierisico's uit te rekenen of dag- dan wel nachtactiviteit de optimale temporele niche is. Deze analyses laten zien dat dagactiviteit voordelig is wanneer het predatierisico tijdens de dag weinig hoger is dan gedurende de nacht en vooral in condities waarin het moeilijk is om voldoende voedsel te vinden.

## Hoofdstuk 8

De kwantitatieve analyses uitgevoerd in de voorgaande twee hoofdstukken voorspellen dat muizen dagactief zullen worden wanneer ze energetisch worden uitgedaagd maar dat hoge predatierisico's gedurende de dag resulteren in nachtactiviteit. Deze voorspellingen zijn getest onder semi-natuurlijke condities in de buitenverblijven van ons laboratorium door de voedselhoeveelheid en de beschikbare beschutting tegen roofdieren te manipuleren. Zoals verwacht zijn de muizen dagactief wanneer voedsel schaars is maar verschuift de activiteit naar de nacht wanneer er meer energie beschikbaar is of het ervaren predatierisico hoger is.

## Hoofdstuk 9

Naast de rol van de SCN in de regulatie van dagelijkse ritmiek in fysiologie en gedrag is de SCN ook betrokken bij de meting van daglengte. De lengte van de dag wordt door veel diersoorten gebruikt om te bepalen welk seizoen het is en aan de hand daarvan te besluiten om al dan niet voort te planten. Het meten van de daglengte wordt gedaan door de interne tijd in de SCN te vergelijken met de externe licht-donker cyclus. Wanneer de juiste daglengte voor reproductie bereikt is, wordt er een hypothalamische schakelaar omgezet die ervoor zorgt dat het lichaam gereed gemaakt wordt voor voortplanting. Analyse van de hersenen van veldmuizen die zijn blootgesteld aan verschillende daglengtes toont aan dat de voortplantingsschakelaar aanwezig is in veldmuizen en dat de schakelaar gevoelig is voor veranderingen in daglengte. De rol van de SCN in het reguleren van de voortplantingsschakelaar verklaart dat de SCN niet van fase verschuift in energetisch uitgedaagde muizen (hoofdstuk 3). Het meten van de kritieke daglengte om de voortplantingsschakelaar om te zetten zou namelijk onmogelijk zijn wanneer de fase van de SCN zou veranderen als gevolg van de energetische condities.

## Conclusie

De data in dit proefschrift laten zien dat muizen en andere nachttactieve zoogdieren plasticiteit in de dagelijkse timing van gedrag gebruiken om om te gaan met veranderingen in de omgeving. Als gevolg van energetische uitdagingen als honger en kou worden muizen dagactief. Wanneer veldmuizen proberen hun energieverbruik te verhogen gaat dit gepaard met een activiteitsverschuiving. Naast de invloed van energetische uitdagingen laten experimenten onder semi-natuurlijke condities ook zien dat veranderingen in predatierisico faseverschuivingen tot gevolg kunnen hebben.

De CTE hypothese voorspelt dat dagactiviteit zorgt voor een lager energieverbruik. Het energetisch voordeel van dagactiviteit is vooral het gevolg van rusten op beschutte locaties, een gedrag dat vrijwel alle zoogdieren vertonen. De energetische voordelen van dagactiviteit zullen uiteindelijk moeten worden afgewogen tegen alle andere consequenties (zoals het predatierisico) van dagactiviteit. De optimale dagelijkse verdeling van activiteit en rust hangt af van de omgeving waarin een dier zich bevindt.

De verschuiving van activiteit als gevolg van energetische uitdagingen gaat niet gepaard met een faseverschuiving van de SCN. Dit duidt erop dat onder energetisch uitdagende condities een alternatieve oscillator de dagelijkse timing van gedrag beïnvloedt. Wat de anatomische locatie van deze oscillator is en of deze zich parallel aan of downstream van de SCN bevindt, kan met de huidige data niet worden vastgesteld. De verschillende experimenten in dit proefschrift identificeren de SCN als de locatie van een geïnternaliseerde licht-donker cyclus die door de rest van het lichaam gebruikt kan worden als betrouwbaar horloge. Plasticiteit in de dagelijkse timing van fysiologie en gedrag duidt er echter op dat de controle van de SCN over deze processen niet absoluut is en afhankelijk is van de omgeving die een dier ervaart.