



**Universitat de les  
Illes Balears**

Facultad de Ciencias

**Memoria del Trabajo de Fin de Grado**

# Efectos de la luz sobre el sueño en la tórtola collariza (*Streptopelia risoria*)

Margalida Castell Orell

**Grado de Biología**

Año académico 2016-17

DNI de l'alumne: 43206522X

Treball tutelat per: Mourad Akaarir El Ghourri

Departament de Biologia, Biologia Fonamental i Ciències de la Salut, Física, Química

S'autoritza la Universitat a incloure aquest treball en el Repositori Institucional per a la seva consulta en accés obert i difusió en línia, amb finalitats exclusivament acadèmiques i d'investigació	Autor		Tutor	
	Sí	No	Sí	No
	X		X	

Paraules clau del treball:

*Streptopelia risoria*, ritmo circadiano, sueño, luz constante



# ÍNDICE

Abreviaturas.....	3
Abstract.....	4
Resumen.....	5
1. Introducción.....	6
1.1 Ritmos circadianos.....	6
1.1.1 Organización del sistema circadiano.....	7
1.1.2 Técnicas.....	10
1.2 El sueño.....	11
1.2.1 El sueño como comportamiento.....	11
1.2.2 El sueño poligráfico.....	11
1.2.3 Etapas del sueño en mamíferos.....	12
1.2.4 El sueño en aves.....	14
2. Objetivos.....	17
3. Metodología.....	17
4. Workplan.....	19
5. Resultados esperados.....	19
6. Presupuesto.....	20
7. Aplicaciones del proyecto.....	21
8. Bibliografía.....	22
Agradecimientos.....	26

## **Abreviaturas**

Núcleo supraquiasmático (NSQ); tracto retinohipotalámico (TRH); N-acetiltransferasa (NAT); período 12 horas luz – 12 horas oscuridad (LO); periodo luz constante (LL); período oscuridad constante (OO), rapid eye movement (REM), non-rapid eye movement (NREM), electroencefalograma (EEG); electrooculograma (EOC); electromiograma (EMG); electrocardiograma (ECG); slow-wave sleep (SWS); slow-wave activity (SWA); unilateral slow-wave sleep (USWS); bilateral slow-wave sleep (BSWS).

## Abstract

Circadian rhythms can be defined as an adaptation to daily environmental oscillations. Nevertheless, most of the rhythms which have been studied through the years, persist in the absence of periodic signals from the environment, indicating that they are endogenous. In mammalian vertebrates, circadian rhythms are generated and synchronized by an internal circadian oscillator called suprachiasmatic nucleus (NSQ) which is located in the anterior hypothalamus. Whereas, in birds and other non-mammalian vertebrates, the circadian rhythm is not only regulated by the NSQ, but also by extraretinal photoreceptors and other components of the pineal gland.

Over the years several techniques have been developed for the study of circadian rhythms, for instance, the analysis of the behaviour of different species in cages with motion detectors. One of the most studied circadian rhythms is the sleep-wake cycle. The sleep cycle can be studied by behavioural as well as electrophysiological criteria. Slow wave sleep (SWS) and rapid eye movement (REM) phase have only been detected in mammals and birds. Sleep, however, has been more widely studied in humans and other mammals than in birds.

This project will study the behaviour of 20 young individuals of *Streptopelia risoria* under different lighting conditions within periods of one week (normal light-dark cycle, constant light and constant darkness). Infrared photoelectric sensors located under each individual cage and video cameras (with infrared capability in times of darkness) will be used.

The objective to obtain further information on the sleep-wake cycle in birds, the increase of artificial lights at night in some cities and the knowledge that exposing birds to constant light affects their activity in various levels (even completely suppressing sleep in pigeons as demonstrated by Berger and Philips in 1994) have inspired the proposal of this project.

## Resumen

Los ritmos circadianos pueden definirse como adaptaciones de los ciclos actividad-inactividad de los organismos a las oscilaciones ambientales diarias. Sin embargo, la mayoría de los ritmos estudiados persisten en la ausencia de señales periódicas del ambiente, lo cual indica que son endógenos. En los vertebrados mamíferos, los ritmos circadianos son generados y sincronizados por un oscilador circadiano interno llamado núcleo supraquiasmático (NSQ) que se encuentra en la parte anterior del hipotálamo mientras que, en las aves y otros vertebrados no mamíferos el ritmo circadiano no se regula únicamente mediante el NSQ, sino que también participan fotoreceptores extrarretinales y otros componentes de la glándula pineal

A lo largo de los años se han desarrollado diversas técnicas para el estudio de los ritmos circadianos como el análisis del comportamiento de diferentes especies en jaulas con detectores de movimiento. Uno de los ritmos circadianos más estudiado es el ritmo sueño-vigilia. El sueño se puede estudiar mediante criterios comportamentales, así como electrofisiológicos. El sueño de onda lenta (SWS) y la fase de movimientos oculares rápidos (REM) solo han sido identificados en mamíferos y en aves. No obstante, el sueño ha sido más ampliamente estudiado en humanos y otros mamíferos que en aves.

En este proyecto se estudiará el comportamiento de 20 individuos jóvenes de *Streptopelia risoria* en diferentes condiciones de iluminación en periodos de una semana (ciclo luz-oscuridad normal, luz constante y oscuridad constante) con la ayuda de sensores infrarrojos fotoeléctricos situados bajo cada jaula individual y el uso de cámaras de video (con capacidad infrarroja en los momentos de oscuridad).

El objetivo de obtener más información sobre el ciclo sueño-vigilia en las aves, el aumento de luces artificiales por la noche en las ciudades y el conocimiento de que la exposición a la luz constantemente afecta a diversos niveles de la actividad de las aves (llegando a suprimir el sueño en las palomas como demostraron Berger y Philips en 1994) han impulsado la propuesta de este proyecto.

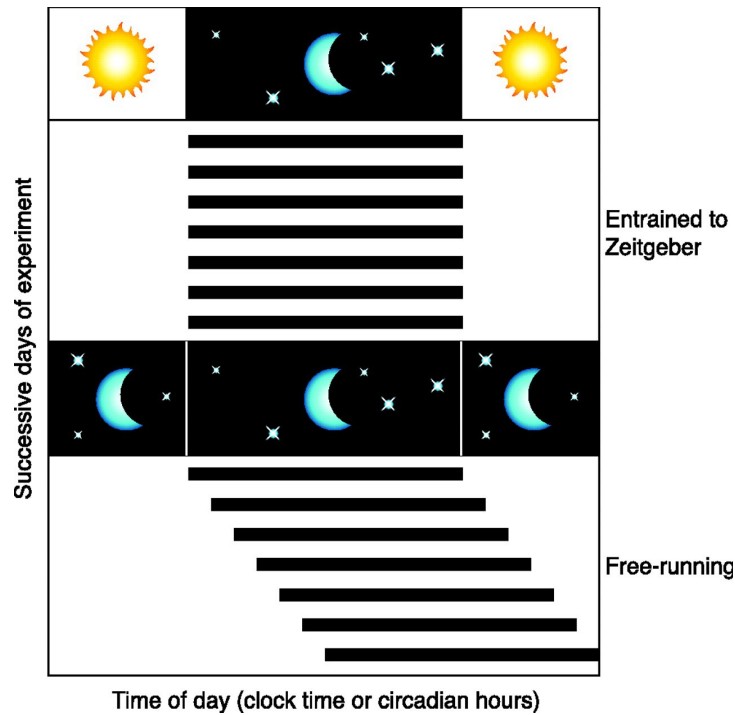
# 1. Introducción

## 1.1 Ritmos circadianos

La rotación de la Tierra alrededor de su eje en 24 horas causa cambios predecibles en el ambiente. Tanto humanos, animales y plantas como organismos unicelulares presentan un reloj biológico (reloj circadiano) que les permite adaptar sus ciclos de actividad-inactividad a las oscilaciones ambientales diarias [Mailloux et al, 1999]. La selección natural ha favorecido la evolución de los ritmos circadianos ya que un animal que ajuste su actividad de acuerdo con las circunstancias ambientales más favorables presentará una clara ventaja sobre otro que, por ejemplo, permanezca activo continuamente. [Aschoff 1964]. Se ha demostrado mediante experimentos con lagartos, pollos y moscas que los ritmos circadianos son innatos [Aschoff et al, 1967]. El término *circadiano* fue introducido por Halberg en 1954 y se refiere a que el periodo del reloj es de aproximadamente 24 horas y funciona constantemente.

Los ritmos circadianos pueden sincronizarse con señales periódicas del ambiente, conocidas como *Zeitgebers*. Si los ritmos fisiológicos fueran una simple reacción a los *Zeitgebers*, desaparecerían cuando el organismo se sometiese a condiciones ambientales constantes. Sin embargo, la mayor parte de los ritmos estudiados hasta el momento son endógenos, es decir, no están dirigidos por una variable externa sino por un mecanismo interno [Aschoff; 1960, 1964].

Si le proporcionamos a un individuo un ambiente artificial constante, es decir, si eliminamos su *Zeitgeber*, los ritmos circadianos persisten demostrando su carácter endógeno pero el animal entra en el ritmo de curso libre (*freerunning rhythm*). Un animal en condiciones normales de luz-oscuridad presenta un ritmo de 24 horas ya que puede distinguir los cambios en la iluminación y ajustar su ciclo actividad-inactividad [Aschoff, 1964, 1979, Moore-Ede et al 1982]. El periodo del ritmo en *freerunning* recibe el nombre de *tau* [Rol de Lama, M, et al, 2006]. En *freerunning rhythm* el animal altera *tau* adelantando o retrasando el ciclo unas horas y, por lo tanto, presenta un período ligeramente inferior o superior a 24 horas ya que mantiene sus ritmos de actividad-reposo con un día y noche subjetivos (Fig 1) [Aschoff, 1964, Achoff 1979, Moore-Ede et al 1982].

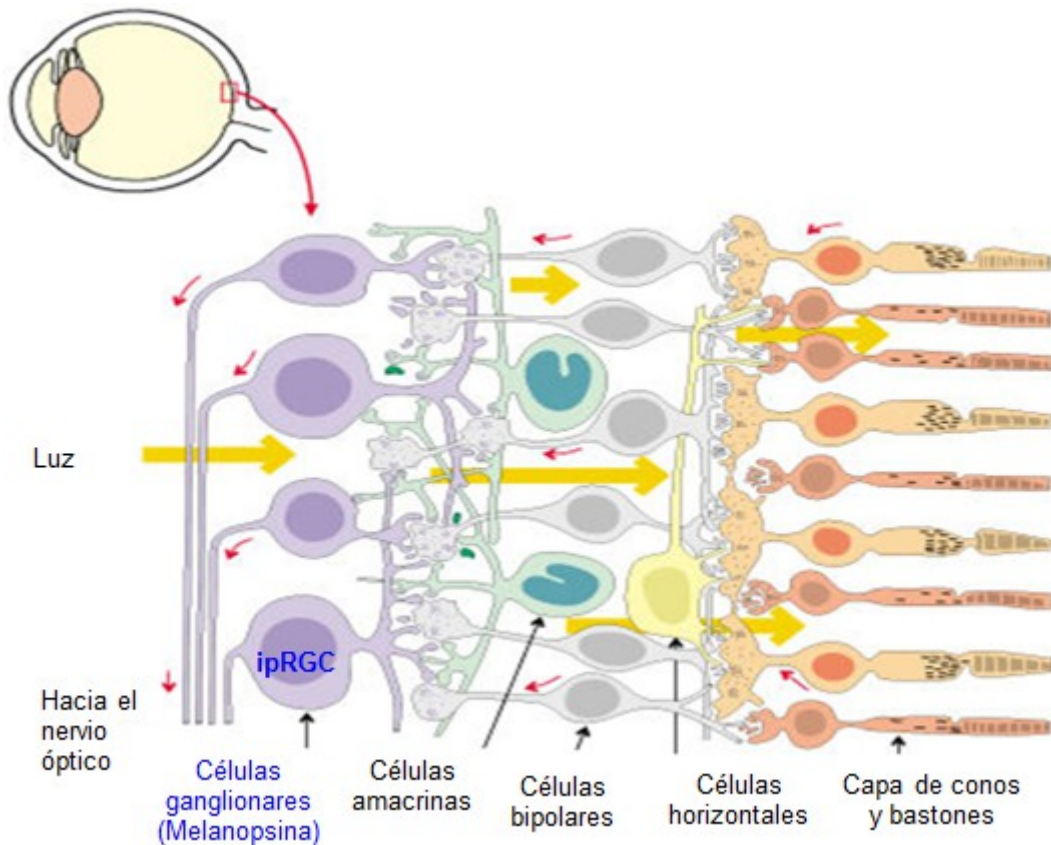


**Fig 1.** Representación del ritmo de actividad motora de un animal sincronizado con su *Zeitgeber* mediante ciclos de 24 horas de luz-oscuridad, y transferido posteriormente a condiciones constantes de oscuridad (*free-running*). Se observa el cambio de periodo entre las dos condiciones. Extraído de Golombek et al, 2010.

### 1.1.1 Organización del sistema circadiano

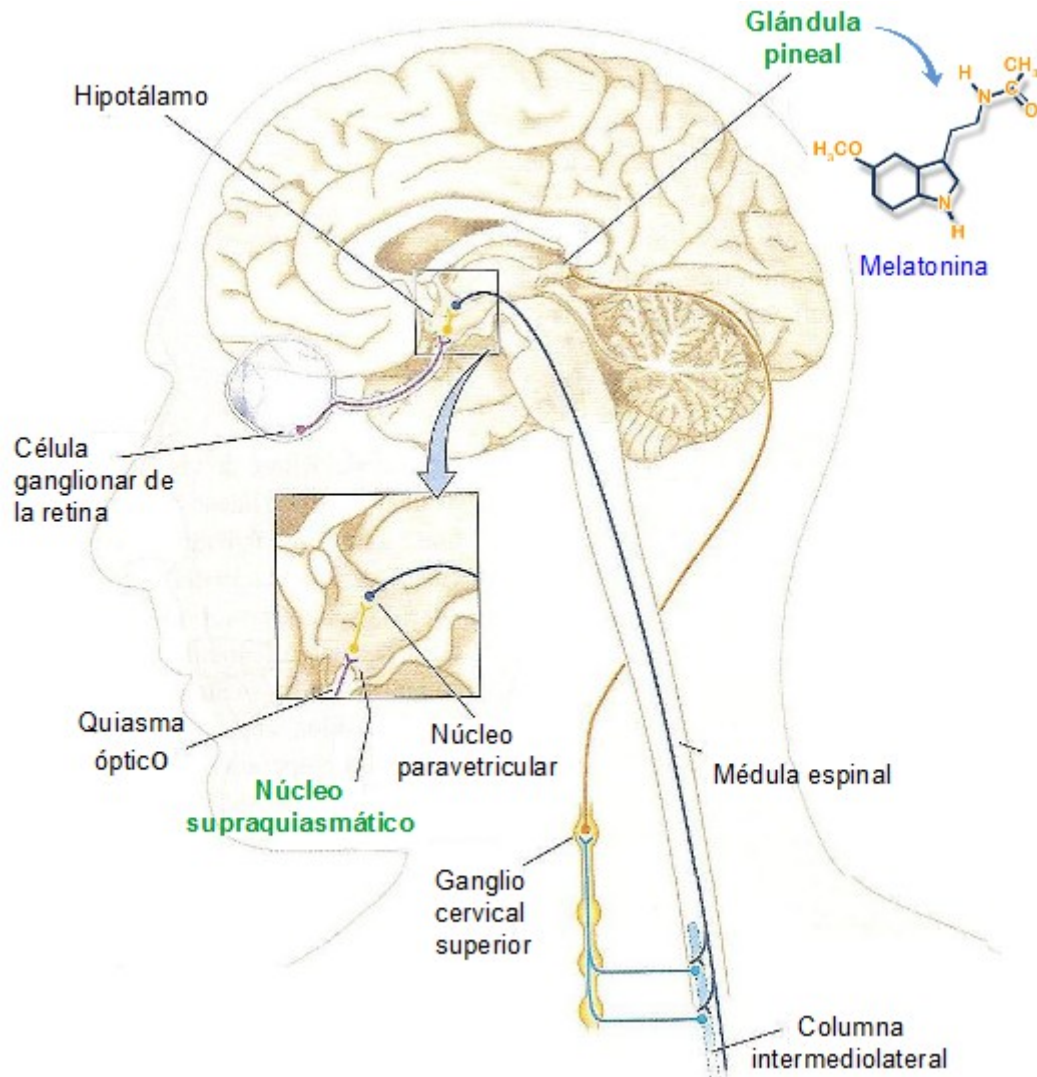
En los vertebrados mamíferos, los ritmos circadianos son generados y sincronizados por un oscilador circadiano llamado núcleo supraquiasmático (NSQ) [Aguilar-Roblero et al., 1998] que se encuentra en la parte anterior del hipotálamo [Saper et al, 2005]. En circunstancias normales el NSQ se restablece diariamente mediante los aportes de luz desde la retina durante el día y por la secreción de melatonina durante la noche [Johnson R., et al., 1988]. La señal lumínica es recibida por el NSQ mediante una red especializada de células ganglionares de la retina sensibles a la melanopsina. Estas señales de temporización sincronizan el reloj con el ciclo externo día-noche [Reppert et al, 2002; Gogolev J, et al., 2003]. Las células ganglionares forman una ruta que recibe el nombre de tracto retinohipotalámico (TRH). Si se produce la lesión del TRH se impide que el NSQ se ajuste a los ciclos de luz [Guadarrama-Ortiz et al, 2014] (Fig 2).





**Fig 2.** Una pequeña población ampliamente dispersada de células ganglionares melanosensibles forman el tracto retinohipotalámico que conecta con el núcleo supraquiasmático (SCN). Estas células ganglionares son sensibles a la luz. También reciben aportes de conos (C), bastones (R) a través de células bipolares (B) y amacrinas (A). Reppert et al, 2002.

La luz activa el NSQ evitando que la glándula pineal produzca melatonina en la fase de luz, por lo tanto, la producción y secreción de melatonina se incrementa durante la fase de oscuridad. La melatonina se sintetiza a partir de serotonina mediante la N-acetiltransferasa (NAT) por inervación adrenérgica [Klein, 1985] (Fig 3).



**Fig 3.** Luz, núcleo supraquiasmático (SCN) y circuito pineal/melatonina. La melanopsina en las células ganglionares de la retina responde a la luz (natural o artificial) y transmite señales al SCN. La activación inducida por la luz del SCN evita que la glándula pineal produzca melatonina (en el período de luz) y, en consecuencia, la producción y secreción de melatonina se incrementa en el periodo de oscuridad. Extraído de: Ma Z et al, 2016.

### 1.1.2 Técnicas

Los relojes biológicos no siempre se pueden medir directamente, por ello, debemos recurrir a una medida indirecta de su funcionamiento [Rol et al. 2006]. La actividad locomotora es probablemente la función más evaluada en los estudios de la ritmicidad circadiana [Aschoff, J et al, 1973]. Por este motivo, se han desarrollado diversas técnicas para llevar a cabo su estudio:

— Es frecuente el uso de jaulas de actividad con fotocélulas o sensores fotoeléctricos que cuentan el número de veces que los haces de luz son interrumpidos por los movimientos del animal. La información de estas interrupciones es captada de manera continua por un procesador que envía la información al software de un ordenador [Siegel y Steinberg, 1949].

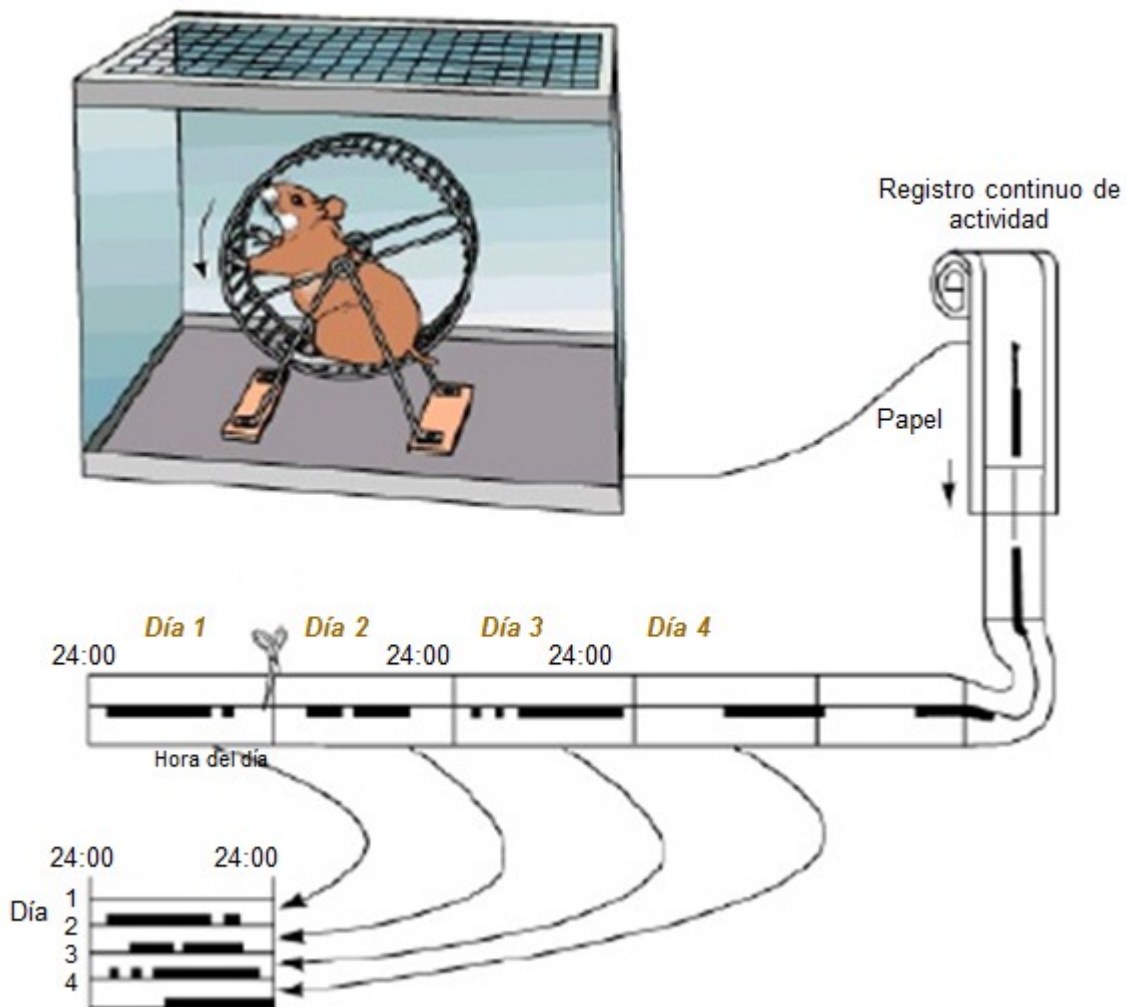


Fig 4. Técnica *running wheel*. Movimientos procesados por registrador de papel continuo.

— La técnica de la rueda giratoria (*running wheel*) consiste en darle a un roedor acceso libre a una rueda giratoria de manera que la utilice de forma voluntaria. Cada vuelta de la rueda giratoria puede ser procesada por un registrador de papel continuo [Britten, 1960] o por un procesador que envíe la información al software de un ordenador (Fig 4).

— Otra técnica que se suele usar al mismo tiempo que las anteriores, es el registro en video [Yes S y Bell WJ, 1991] que nos permite analizar los patrones de movimiento, los cambios de dirección y el tiempo que permanece el animal en cada área, entre otros parámetros [Rol et al. 2006].

## **1.2 El sueño**

La función que cumple este importante ritmo circadiano aún no es conocida, siendo algunas de las teorías barajadas la conservación de energía frente al agotamiento energético [Chagoya de Sánchez y cols., 1993; Berger y Phillips, 1995], la contribución a la plasticidad neural y los procesos de memoria [Tononi y Cirelli, 2001] o el mantenimiento estacionario del animal cuando el cerebro se encuentra en un estado disfuncional [Krueger y Obal, 2003]. Se trata de un estado global reversible del comportamiento en el que se produce una falta de respuesta al ambiente [Carskadon et al, 2011]. El sueño puede ser controlado por factores endógenos y exógenos. El análisis conductual ha mostrado la existencia de este proceso en vertebrados e invertebrados. Se ha comprobado que los animales mueren al ser privados de este proceso lo cual demuestra que desempeña una función vital [Ayala-Guerrero et al, 2008].

### **1.2.1 El sueño como comportamiento**

Las características del sueño varían en cada especie. Sin embargo, a través de los años se han definido siete rasgos característicos del sueño relacionados entre sí 1) reposo motor; 2) umbrales sensoriales elevados; 3) fácil reversibilidad; [Pieron, 1913] 4) organización circadiana; 5) lugares dormitorio definidos [Bruce Durie, 1981]; 6) posiciones corporales específicas [Flanigan, 1973], y 7) regulación homeostática [Tobler, 1985].

### **1.2.2 El sueño poligráfico**

Además de definir y distinguir del reposo mediante criterios conductuales y fisiológicos, también se usan criterios electrofisiológicos. Estos últimos son los que han permitido establecer que el sueño de aves y mamíferos no es un estado homogéneo ya que se

distinguen diferentes fases o etapas [Rechtschaffen y Kales, 1968] con manifestaciones bioeléctricas propias. Se han diferenciado distintos niveles de profundidad del sueño que se correlacionan con estas etapas definidas bioeléctricamente.

Para definir el sueño mediante mecanismos electrofisiológicos se utilizan los registros poligráficos. Estos registros consisten en la medición de una serie de variables indicadoras del sueño: actividad eléctrica cerebral o electroencefalograma (EEG); movimientos oculares o electrooculograma (EOC); actividad muscular o electromiograma (EMG) y actividad cardíaca (ECG) [Campbell y Tobler, 1984].

### 1.2.3 Etapas del sueño en mamíferos

La naturaleza cíclica de los patrones de sueño es enfatizada frecuentemente [Feinberg, 1974]. En 1968, Rechtschaffen y Kales publicaron los criterios que definen cada etapa del sueño en mamíferos (Fig 5):

**Vigilia:** El trazado del EEG presenta ondas rápidas de bajo voltaje por encima de los 13 Hz (actividad  $\beta$ ) cuando el individuo está activo o tiene los ojos abiertos. Aparece el ritmo alpha (8-12 Hz) cuando el individuo se mantiene despierto, pero con los ojos cerrados y relajado.

**Fase 1 o de adormecimiento:** se caracteriza por la disminución progresiva del ritmo alfa occipital, la aparición de ondas theta (4-7 Hz) y movimientos oculares lentos y por el tono muscular permanente.

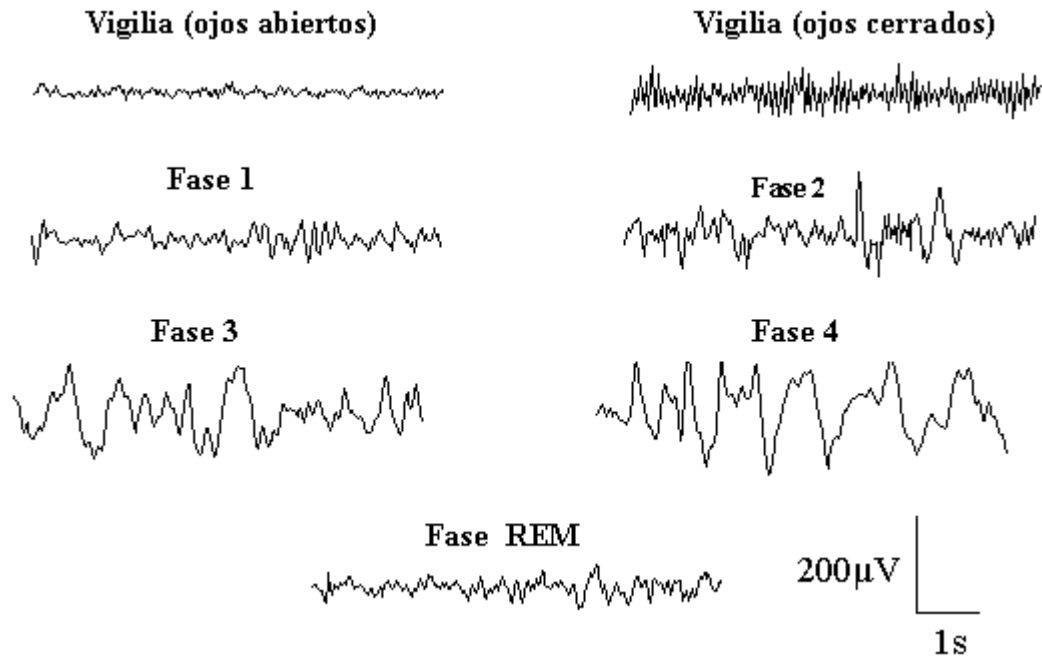
**Fase 2 o de sueño ligero:** se caracteriza por la aparición de complejos K y husos de sueño, se mantiene el tono muscular y no hay movimientos oculares. Las ondas delta ocupan menos del 20% del trazado.

**Fase 3-4 o de sueño profundo:** El trazado del EEG presenta ondas lentas de alto voltaje dentro de la banda delta (0-4 Hz) que ocupan más del 20% de este. Ausencia de movimientos oculares rápidos. Tono muscular muy disminuido, a veces ausente.

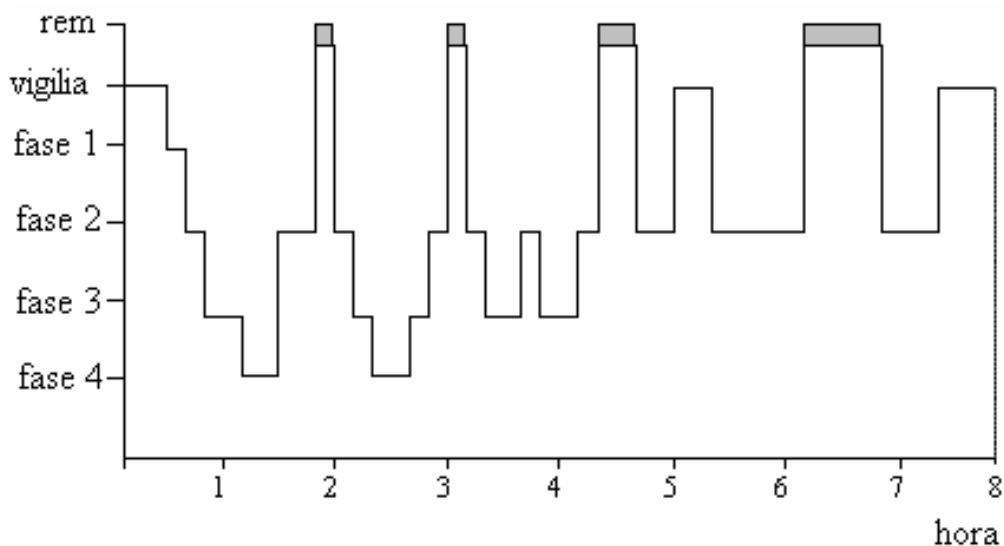
**Fase REM o sueño paradójico:** se caracteriza por la aparición de movimientos oculares rápidos, atonía muscular y una mezcla de frecuencias de bajo voltaje en el EEG similares a la vigilia. Además, pueden aparecer unos grafoelementos denominados ondas dientes de sierra. Ausencia absoluta de husos de sueño y complejos K.

En conclusión, se puede decir que hay dos tipos de sueño: el sueño “non-rapid eye movement” (NREM) —también conocido como sueño de onda lenta, slow-wave sleep (SWS), dado que durante esta fase dominan ondas lentas en el electroencefalograma (EEG) — que se

alterna con la fase REM de una forma cíclica en los humanos a lo largo de la noche (Fig 6). La etapa de vigilia se mantiene durante las horas de luz (en condiciones normales) [Hobson, 1969].



**Fig 5.** Patrones electroencefalográficos de las distintas fases del sueño humano. Esta división en etapas sólo puede observarse en la especie humana y en los primates. Por eso, en animales la división más frecuente del sueño es simplemente el NREM y el REM.



**Fig 6.** Ejemplo de un hipnograma mostrando la distribución de las diferentes fases del sueño durante una noche de un adulto joven y sano.

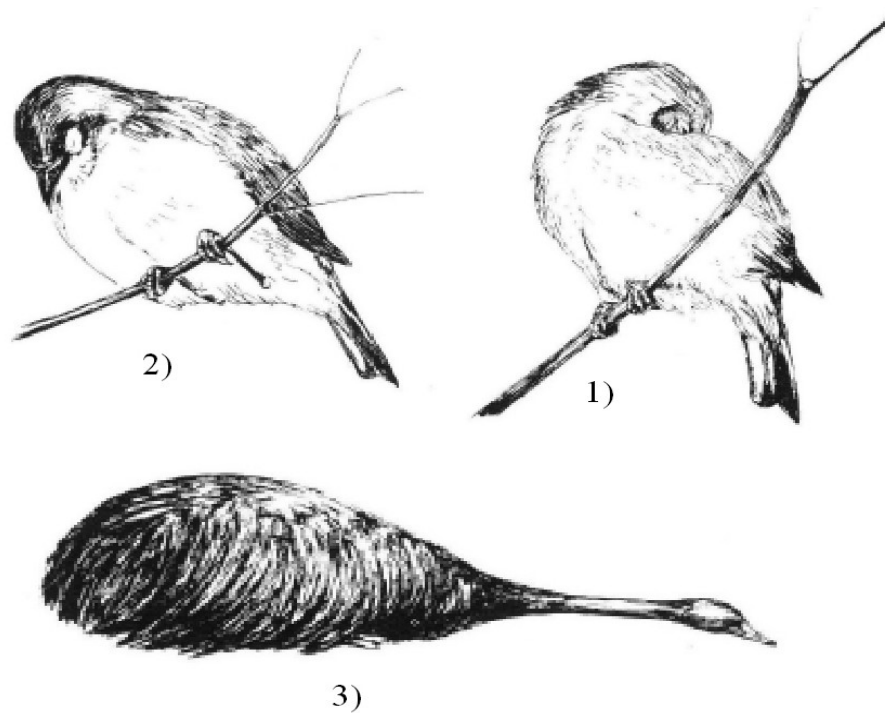
### 1.2.4 El sueño en aves

En los vertebrados no mamíferos, incluidas las aves, el ritmo circadiano no se regula únicamente mediante el NSQ. También participan fotoreceptores extrarretinales y otros componentes de la glándula pineal [Ebihara, 1987, Underwood 2001].

En las aves, la glándula pineal, el área supraquiasmática del hipotálamo y los ojos son componentes del sistema circadiano cuya organización se consigue mediante el acoplamiento de estos componentes por vías neurales (tracto retinohipotalámico) u hormonales (melatonina) para que estas zonas puedan actuar juntas de manera coherente [Underwood H, 2001]. Se ha comprobado que la pinealectomía en los gorriones elimina el *freerunning rhythm* de la actividad motora en oscuridad constante, sin embargo, los gorriones sin glándulas pineales continúan sincronizándose con los ciclos de luz-oscuridad y muestran otros signos que demuestran que, a pesar de esta supresión del *freerunning rhythm*, se retiene parte del sistema circadiano [Menaker, 1976].

El sueño en aves generalmente se mide mediante cuatro posturas o factores diferentes (Fig 7): 1) el pico escondido bajo o sobre las plumas escapulares; 2) la cabeza y el cuello inmóviles con el pico apuntando hacia delante; 3) la cabeza extendida hacia el suelo [Amlaner y Ball, 1983]. Además, 4) los párpados cerrados indican que el individuo está en fase de sueño cómo se demuestra en los registros electroencefalográficos y los estudios comportamentales [Rattenborg et al, 1999]. Por otro lado, si los ojos están abiertos y el individuo permanece quieto, se considera que simplemente está descansando [Christe et al, 1996].

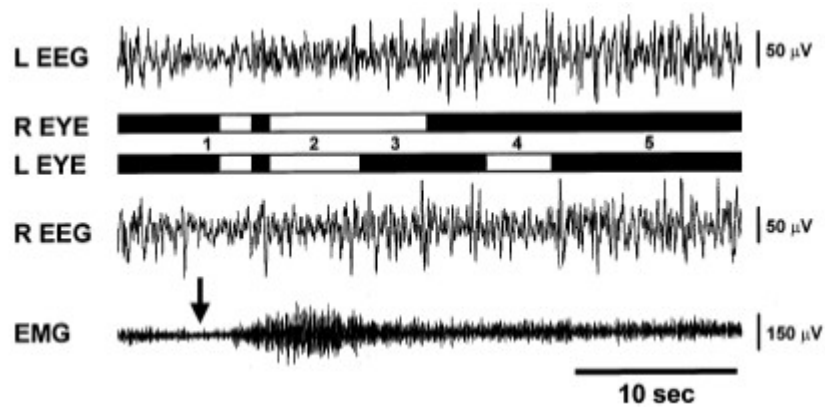
El sueño de onda lenta (SWS) y la fase REM solo han sido identificados en mamíferos y en aves. Se ha demostrado que especies de aves migratorias y aves que se reproducen con una constante luz del día en círculo ártico son capaces de reducir la fase de sueño e incluso no dormir durante un período de tiempo prolongado. Esta falta de sueño es compensada por períodos de sueño cortos, pero más intensos. La intensidad de la fase SWS se refleja en los EEG por la actividad de onda lenta (SWA). La SWA refleja la intensidad del sueño ya que tanto en aves como en mamíferos es mayor después de largos periodos de desvelo y menor cuanto más tiempo ha pasado el individuo en fase SWS [Lesku et al, 2014].



**Fig 7.** Posturas indicadoras de la fase de sueño en aves. Imágenes extraídas de Amlaner y Ball 1988. 1) el pico escondido bajo o sobre las plumas escapulares; 2) la cabeza y el cuello inmóviles con el pico apuntando hacia delante; 3) la cabeza extendida hacia el suelo.

Los leones marinos y delfines son capaces de seguir respirando mientras duermen manteniendo un hemisferio del cerebro despierto y el otro dormido [Mukhametov et al 1985, 1988] se trata de un estado singular conocido como sueño de onda lenta unihemistérico (USWS, unihemispheric slow-wave sleep). Las aves son el único grupo taxonómico además de los mamíferos marinos que presenta USWS. En aves, USWS se asocia con el cierre de un ojo y la aparición del SWS en el hemisferio contralateral [Spooner, 1964; Amlaner y Ball, 1988, 1994]. De la misma manera, el cierre de ambos ojos se asocia con el sueño bihemisférico de onda lenta (BSWS) y con el sueño REM (Fig 8). Dada la asociación entre USWS y el hecho de dormir con un ojo abierto, se ha llegado a la conclusión de que este tipo de sueño permite a las aves estar alerta de los depredadores mientras aprovechan algunos de los beneficios del sueño [Rattenborg et al, 1999].





**Fig 8.** Extraído de Rattenborg et al, 1999. L EEG (Electroencefalograma del ojo izquierdo); R EEG (Electroencefalograma del ojo derecho); R EYE (estado del ojo derecho); L EYE (estado del ojo izquierdo); EMG (Eletromiograma). Se observa la relación entre el estado del ojo (blanco: abierto, negro: cerrado) y la actividad EEG de los hemisferios izquierdo y derecho de un pato (*Anas platyrinchos*). Se identifican 5 estados: (1) Episodio de REM sleep con una amplitud baja de EEG en ambos hemisferios y una hipotonía en el EMG; (2) Cercano a la completa vigilia, baja amplitud de EEG en ambos hemisferios y aumento de la actividad en EMG asociada a movimientos de cabeza; USWS en el hemisferio derecho (3) e izquierdo (4), con una amplitud de EEG relativamente mayor en el hemisferio contralateral al ojo cerrado; (5) BSWS con una gran amplitud EEG en ambos hemisferios. Estas características incluyendo la rápida transición entre los diferentes estados y su corta duración, son típicas del sueño de las aves (Amlaner et al, 1994).

Además, Twyver y Allison en el 1972; Goodman en el 1974; Amlaner y McFarland en el 1981 y Lendrem en 1982, definieron que la forma más común de sueño en las aves es el sueño vigilante, que se caracteriza por la realización de parpadeos. Según Lendrem, el sueño vigilante permite a las aves estar pendientes de los depredadores y congéneres. Goodman en 1974 y Lendrem en 1982 determinaron que mediante el parpadeo —aunque las aves estén dormidas— son capaces de movilizarse rápidamente cuando son amenazas por un depredador. Por otro lado, se ha demostrado que el hecho de dormir en bandadas disminuye el riesgo de depredación de un individuo [Lendrem, 1984].

## 2. Objetivos

Si en humanos y mamíferos el sueño ha sido muy estudiado, en aves hay una investigación menos amplia. En varias publicaciones se ha demostrado que la luz continuada afecta a la actividad de las aves por ejemplo, alterando el proceso de la alimentación y la actividad [Lancel, M et al, 1992], la tasa metabólica [Eastman, C et al 1983], la temperatura corporal y los ritmos de la N-acetiltransferasa (NAT) y melatonina [Everson, C. A et al 1989] llegando a suprimir el sueño por completo en las palomas [Oshima, I, 1987; Berger y Phillips, 1994].

Berger y Phillips en 1994 demostraron que, tras una exposición continuada a la luz (LL) u oscuridad (OO), no se produce una recuperación compensatoria del sueño en las palomas. La reaparición del ritmo circadiano en curso libre después de unos días de este experimento y la conservación de fases similares de sueño a las que se dan en condiciones normales de luz-oscuridad (LO), demostraron que la exposición a LL no tiene efectos permanentes en el sistema circadiano.

Este proyecto pretende analizar el sueño de la tórtola collariza, *Streptopelia risoria*; así pues, se pretende determinar el ritmo normal sueño-vigilia; el carácter endógeno del sueño en esta especie; y los efectos de distintas condiciones de iluminación sobre el ritmo sueño-vigilia normal.

## 3. Metodología

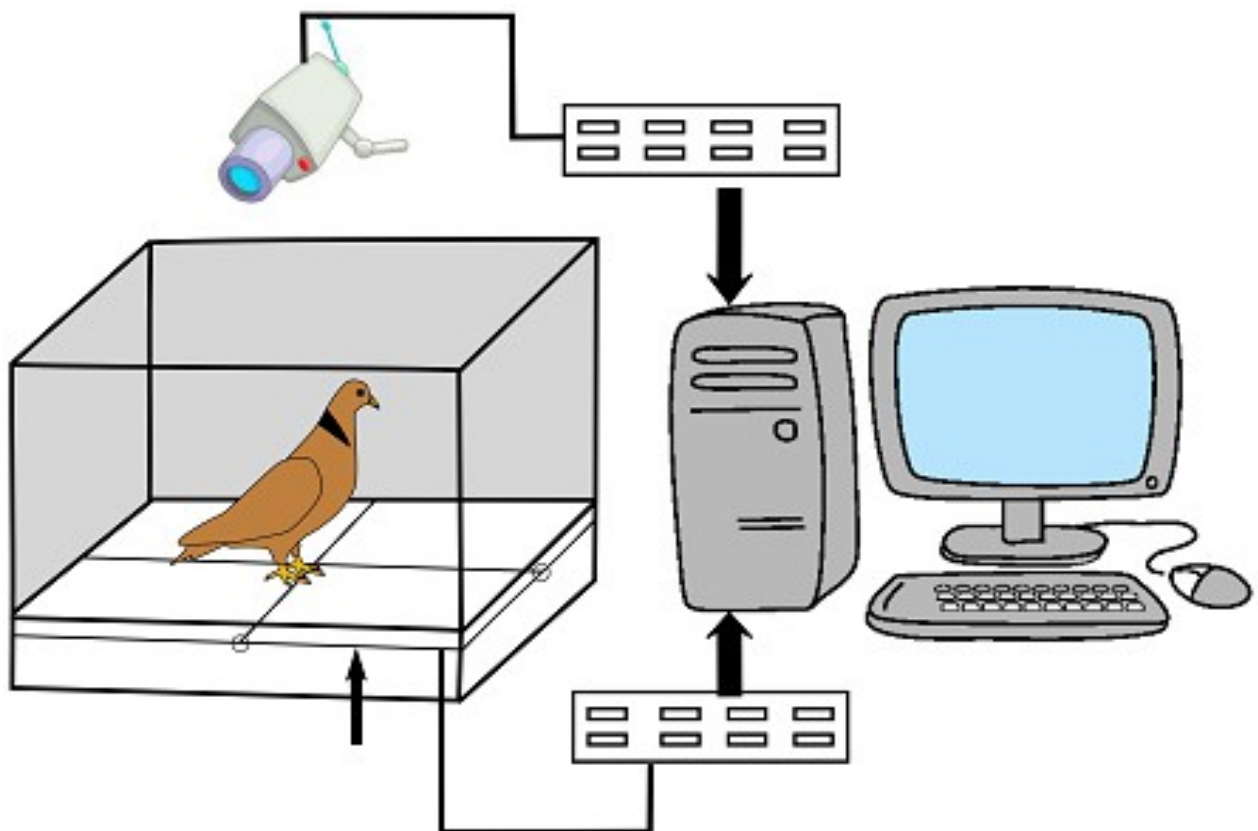
**Sujetos.** 20 individuos jóvenes de unos 6 meses aproximadamente [Rattenborg 2005, Boerema 2003] de *Streptopelia risoria* se sitúan en jaulas (20x20x20cm) individuales aisladas del exterior con las condiciones lumínicas controlables y la temperatura a 22°C. La comida y agua se mantienen continuamente disponibles para evitar estímulos externos.

**Fotoperiodos.** Se mantiene a los individuos bajo diferentes condiciones de iluminación en períodos de estudio de una semana. 1) se proporcionan condiciones normales, es decir, 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad (LO1); 2) se procede a un periodo de luz constante (LL); 3) se vuelven a mantener las condiciones normales de iluminación (LO2); 4) se proporciona un ambiente de oscuridad constante (OO); 5) finalmente se acaba el experimento con otro periodo de condiciones normales de iluminación (LO3).

**Monitoreo.** El comportamiento de los animales se mide diariamente mediante dos métodos (Fig 9):

— Se sitúa un sensor infrarrojo fotoeléctrico centrado bajo cada jaula de manera que los movimientos de los animales (saltos, vuelos) se detectan mediante interrupciones del haz de luz cuando pasan por encima de este. Las interrupciones del haz de luz se miden constantemente usando un equipo transmisor y un software (DAS24) que permite observar y guardar los patrones de movimiento de cada jaula para su análisis posterior.

— Por otro lado, el sistema descrito anteriormente presenta el inconveniente de que no se detecta que un animal está despierto cuando este se encuentra en reposo sin dormir. Por este motivo, este método se compagina con el uso de una cámara pequeña (DV SQ8) —con capacidad infrarroja para los periodos de oscuridad— en cada jaula en constante grabación. Estas cámaras se conectan a un sistema de almacenamiento de video. De este modo es posible determinar el tipo de movimiento o actividad realizada para cada interrupción del haz de luz y comprobar si un individuo se encuentra en fase de sueño mediante la observación comportamental. El principal indicador de sueño que se tiene en cuenta es el cierre de los párpados [Kavanau 1998] y la cabeza y el cuello inmóviles con el pico apuntando hacia delante [Amlaner y Ball 1988] (ver Fig 7).



**Fig 9.** Representación de cada una de las jaulas individuales con el sensor fotocelular, la cámara infrarroja y procesadores que envían la información al ordenador.

## 4. Workplan

El experimento da comienzo el 4 de septiembre de 2017 (Tabla 1):

— Del 4 al 10 de septiembre los individuos de *S. risoria* se mantienen en condiciones normales de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad (LO1).

— Del 11 al 17 de septiembre se realiza el período de luz constante (LL).

— Del 18 al 24 de septiembre se procede a un período de luz-oscuridad igual que el inicial (LO2).

— Del 25 de septiembre al 1 de octubre se somete a los individuos a oscuridad constante (OO).

— Del 2 al 8 de octubre se vuelve a realizar un período de condiciones normales de luz-oscuridad (LO3).

— Finalmente, del 9 de octubre al 9 de noviembre de 2017, se analizarán y redactarán los resultados.

Comienzo	Final	Septiembre												Octubre							Noviembre		
		4	7	10	11	14	17	18	21	24	25	28	1	2	5	8	9	20	27	2	6	9	
04/09/2017	10/09/2017	LO1																					
11/09/2017	17/09/2017				LL																		
18/09/2017	24/09/2017							LO2															
25/09/2017	01/10/2017										OO												
02/10/2017	08/10/2017													LO3									
09/10/2017	09/11/2017																			Resultados, análisis, interpretaciones y redacción			

**Tabla 1.** Calendario de realización de los experimentos. Se especifica el inicio y el final de cada periodo (LO1, LL, LO2, OO, LO3 y el análisis y redacción de los resultados)

## 5. Resultados esperados

Mediante la realización de este proyecto se pretende llegar a las siguientes observaciones:

— En el periodo LO1 se determinará el ritmo normal sueño-vigilia de *Streptopelia risoria* que, al ser un animal diurno, la actividad de los individuos se verá restringida a las horas de luz permaneciendo inactivos en las horas de oscuridad.

— En el periodo LL se espera observar el efecto que tiene la luz constante sobre el ritmo normal de sueño-vigilia, es decir, se pretende averiguar si este ritmo es endógeno y si se produce un avance o retraso de fase. Oshima, I en 1987 y Berger y Phillips en 1994 describieron una supresión total del sueño en palomas bajo estas condiciones, con este proyecto se quiere averiguar si ocurre lo mismo en *S. risoria*.

— En el periodo LO2 se pretende averiguar si se producirá una resincronización al devolver las condiciones normales (en el caso de que en el periodo anterior se haya producido un desfase del ritmo normal de sueño-vigilia) y el tiempo necesario para que esto ocurra si realmente el ritmo se restaura.

— En el periodo OO, se quieren comprobar los mismos parámetros que en LL, es decir, observar si el ritmo sueño-vigilia es endógeno y si se produce un desfase del ritmo normal. También se pretende estudiar si hay diferencias entre los efectos que pueda producir LL y los que pueda producir OO.

— Finalmente, en LO3 se espera observar si los individuos recuperan el ritmo del sueño-vigilia normales al sincronizarse con el ciclo luz-oscuridad tras un periodo de oscuridad constante y el tiempo necesario para que esto ocurra.

## 6. Presupuesto

Material	Precio unidad	Precio total
<b>Jaula con fotocélula (x20)</b>	X	X
<b>Cámara mini HD 1080P/720P (DV SQ8) con infrarrojos (x20)</b>	21,82 €	436,4 €
<b>Individuos (x20)</b>	5 €	100 €
<b>Total</b>	26,82 €	536,4 €

**Tabla 2.** Tabla del presupuesto para la realización del proyecto. El material marcado con una X ya está disponible en el laboratorio de fisiología animal de la Universidad de las Islas Baleares (UIB) donde se realizaría el proyecto. Los individuos serán proporcionados por un particular.

## 7. Aplicaciones del proyecto

Hoy en día, el estudio de los ritmos de sueño-vigilia en las aves tiene aplicaciones interesantes en el campo ecológico dado el aumento de las luces artificiales durante la noche en las ciudades. Desde el conocimiento de que la luz constante puede llegar a suprimir por completo el sueño en algunas especies de aves podemos concluir que el factor lumínico puede afectar a estos animales de más maneras. Recientemente, Raap, T et al en 2016 realizaron un estudio sobre el efecto de la luz artificial nocturna en las ciudades sobre distintas especies de aves. En este estudio observaron que las crías en los nidos expuestos a la luz artificial no ganaban masa corporal durante un periodo de dos días —al contrario que el grupo control que estaba sometido a condiciones normales de luz-oscuridad—. En un estudio anterior del mismo grupo de investigación se había demostrado que la luz artificial en los nidos aumentaba significativamente la actividad de tal manera que los pollos pedían comida (*begging*) durante la noche mientras que los individuos en condiciones normales no lo hacían en ningún momento de la noche. Por lo tanto, el *begging* nocturno incitado por la luz artificial puede resultar en un decrecimiento en la tasa de crecimiento además de provocar un aumento del gasto de energía y un deterioro de la condición corporal [Rodríguez-Girones et al, 2001] ya que los padres son incapaces de compensar el incremento de gasto energético a través del aumento de alimentación [Raap et al, 2016].

Por los motivos expuestos y con la intención de dejar disponibles los resultados para futuros estudios relacionados con los ritmos circadianos y el sueño de las aves se considera que es importante la realización de este proyecto.

## 8. Bibliografía

1. A. Mailloux, C. Benstaali, A. Bogdan, A. Auzéby, Y. Touitou. 1999. *Body temperature and locomotor activity as marker rhythms of aging of the circadian system in rodents*. Experimental Gerontology 34: 733–740.
2. Aschoff, J. 1964. *Circadian rhythms in man*. Science 148: 1427-143
3. Aschoff, J. 1967. *Adaptive cycles: their significance for defining environmental hazards*. Int. J. Biometeorol. 11: 255-278.
4. Halberg, F., M. B. Visscher, and J. J. Bittner. 1954. *Relation of visual factors to eosinophil rhythm in mice*. Am. J. Physiol., 179: 229-235.
5. Aschoff, J. 1979. *Circadian Rhythms: Influences of Internal and External Factors on the Period Measured in Constant Conditions*. Tierpsychol., 49: 225-249
6. Moore-Ede, M. C., Sulzman, F. M., Fuller, C. A. 1982. *The Clock that Times US: Physiology of the Circadian System*. 448.
7. Rol et al. 2006. *Técnicas de estudio del Sistema circadiano*. En Madrid, J.A, Rol, A. 2006. *Cronobiología básica y clínica*. 123-149
8. Diego A. Golombek, Ruth E. Rosenste. 2010. *Physiology of circadian entrainment*. Physiologiccal reviews. 90: 1063-1102. Extraído de: <https://ehp.niehs.nih.gov/wp-content/uploads/121/6/ehp.121-a199.pdf>
9. Aguilar-Roblero, R, Escandón-Calderón, J., Salazar-Juárez, A., Caldelas, I., Granados-Fuentes, D., Escobar, C. 1998. *Phase relations between host and grafted scn depend on graft location in rats*. Biol. Rhythm Res., 29(5):521-9
10. Saper, C. B., Scammell, T. E., Lu, J. 2005. *Hypothalamic regulation of sleep and circadian rhythms*. Nature. 437: 1257-1263
11. Johnson, R. F., Moore, R. Y. & Morin, L. P. 1988. *Loss of entrainment and anatomical plasticity after lesions of the hamster retinohypothalamic tract*. Brain Res. 460: 297–313.
12. Gooley, J. J., Lu, J., Fischer, D. & Saper, C. B. 2003. *A broad role for melanopsin in nonvisual photoreception*. J. Neurosci. 23: 7093–7106.
13. Reppert, S. M., Weaver, D. R. 2002. *Coordination of circadian timing in mammals*. Nature. 418: 935-941
14. Guadarrama-Ortiz, P., Ramírez-Aguilar, R et al. 2014. *Controladores del Tiempo y el Envejecimiento: Núcleo Supraquiasmático y Glándula Pineal*. Int. J. Morphol., 32(2): 409-414
15. Klein, D. 1985. *Photoregulation of the mammalian pineal gland*. En: D. Evered and S. Clark (Eds.), *Photoperiodism, Melatonin and the Pineal Gland*, 38-56.
16. Ma Z, Yang Y et al. 2016. *Melatonin as a potential anticarcinogen for non-small-cell lung cáncer*. Oncotarget 7(29): 46768-46784. doi: 10.18632/oncotarget.8776.
17. Aschoff, J., Figala, J., Poppel, E. 1973. *Circadian rhythms of locomotor activity in the golden hamster (Mesocricetus auratus) measured with two different techniques*. J. comp. physiol. Psychol. 85, 20-28.
18. Siegel, P. S., Steinberg, M. 1949. *Activity level as a function of hunger*. J. comp. physiol. Psychol. 42, 413-416

19. R. J. Britten, R. B. Roberts. 1960. *Daily Light Sensitivity Rhythm in a Rodent*. Department of Terrestrial Magnetism, Carnegie Institution of Washington, Washington, D.C.
20. Yes S, Bell WJ. 1991. *A simple video position-digitizer for studying animal movement patterns*. J Neuros. Methods 37: 215–25
21. Chagoya de Sánchez V, Hernández Muñoz R, Suárez J, Vidrio S, Yáñez L, Díaz Muñoz M. 1993. *Day-night variations of adenosine and its metabolizing enzymes in the brain cortex of the rat--possible physiological significance for the energetic homeostasis and the sleepwake cycle*. Brain Res. 612:115-121.
22. Berger RJ, Phillips NH. 1995. *Energy conservation and sleep*. Behav Brain Res. 69:65-73.
23. Tononi G, Cirelli C. 2001. *Modulation of brain gene expression during sleep and wakefulness: a review of recent findings*. Neuropsychopharmacology. 25:28-35.
24. Krueger JM, Obal F Jr. 2003. *Sleep function*. Front Biosci. 8:511-519
25. Carskadon, M.A., Dement, W.C. 2011. *Monitoring and staging human sleep*. En M.H. Kryger, T., Roth, W.C. Dement (Eds.), *Principles and practice of sleep medicine*, 5th edition, pp 16-26. St. Louis: Elsevier Saunders.
26. Ayala-Guerrero F, Mexicano G. 2008 *Filogenia del sueño: de invertebrados a vertebrados*. Rev Med UV; 8(1): 37-45.
27. Pieron, H. 1913. *Le Probleme Physiologique du Sommeil*. Masson, Paris
28. Bruce Durie DJ. 1981. *Sleep in animals*. En: Wheatley D, editor. *Psychopharmacology of sleep*. New York: Raven Press.
29. Flanigan, W.F., Wilcox, R.H., Rechtschaffen, A. 1973. *The EEG and behavioural continuum of the crocodilian Caiman sclerops*. Electroencephalographic and Clinical Neurophysiology 34: 521–538.
30. Tobler, I. 1985. *Deprivation of sleep and rest in vertebrates and invertebrates*. En: Inoue S, Borbely AA, editors. *Endogenous Sleep Substances and Sleep Regulation (Taniguchi Symposia, series no. 8)*. Utrecht: VNU Science Press. pp. 57–66.
31. Kales, A., Rechtschaffen, A. 1968. *A manual of standardized terminology, techniques and scoring system for sleep stages of human subjects*. National Institutes of Health publication, 204.
32. Campbell, S.S., Tobler, I. 1984. *Animal sleep: a review of sleep duration across phylogeny*. Neurosci. Biobehav. Rev. 8(3): 269-300.
33. Feinberg, I. 1974. *Changes in sleep cycle patterns with age*. J. Psychiat. 10: 283-306.
34. Hobson, J. A. (1969). *A manual of standardized terminology, techniques and scoring system for sleep stages of human subjects*: A. Rechtschaffen and A. Kales (Editors).
35. Ebihara, S., Oshima, I., Yamada, H., Goto, M., Sato, K. 1987. *Circadian organization in the pigeon*. En: *Comparative Aspects of Circadian Clocks*, p. 88–94
36. Underwood, H., Steele, CT., Zivkovic, B. 2001. *Circadian organization and the role of the pineal in birds*. Microsc Res Tech. 53(1):48-62.
37. Menaker, M., Zimmerman, N. 1976. *Role of the Pineal in the Circadian System of Birds*. Amer. Zool., 16: 45-55



38. Amlaner, C. J. & Ball, N. J. 1983. *A synthesis of sleep in wild birds*. Behaviour, 87, 85–119
39. Rattenborg, N.C., Lima, S.L., Amlaner, C.J. 1999. *Facultative control of avian unihemispheric sleep under the risk of predation*. Behavioural Brain Research 105: 163–172
40. Christe, P., Richner, H. & Oppliger, A. 1996. *Of great tits and fleas: sleep baby sleep*. Animal Behaviour, 52, 1087–1092.
41. Lesku, J. A., Rattenborg, N. C. 2014. *Avian sleep*. Current biology. Vol 21. Pp. 12-14
42. Spooner C. 1964. *Observations on the Use of the Chick in the Pharmacological Investigation of the Central Nervous System*, PhD Dissertation, UCLA.
43. Amlaner CJ, Ball NJ. 1994. *Avian sleep*. In: Kryger MH, Roth T, Dement WC, editors. *Principles and Practice of Sleep Medicine*, 2nd ed. Philadelphia: WB Saunders 81–94.
44. Ball NJ, Amlaner CJ, Shaffery JP, Opp MR. 1988. *Asynchronous eye-closure and unihemispheric quiet sleep of birds*. In: Koella WP, Obál F, Schulz H, Visser P, editors. *Sleep 86*. New York: Gustav Fischer Verlag:151–3.
45. van Twyver, H., Allison, T. 1972. *A polygraphic and behavioural study of sleep in the pigeon*. Exp. Neurol., 35, 138-153.
46. Goodman, I. J. 1974. *The study of sleep in birds*. En: *Birds, Brain and Behaviour* (Ed. by I. L Goodman & M. W. Schein), 133-152. New York: Academic Press.
47. Amlaner, C. J., Jr.. McFarland D. J. 1981. *Sleep in the herring gull (Larus argentatus)*. Anim. Behav., 29, 551-556.
48. Lendrem, D. W. 1982. *Vigilance in birds*. D. Phil, thesis, Oxford University
49. Lendrem, D. W. 1984. *Sleeping and vigilance in birds, II. An experimental study of the barberry dove (Streptopelia risoria)*. Animal. Behav., 32, 243-248
50. Lancel, M., H. Van Riezen., A. Glatt. 1992. *Enhanced slow-wave activity within NREM sleep in the cortical and subcortical EEG of the cat after sleep deprivation*. Sleep 15: 102-118.
51. Eastman, C., and A. Rechtschaffen. 1983. *Circadian temperature and wake rhythms of rats exposed to prolonged continuous illumination*. Physiol. Behav. 3(1): 4 17-42.
52. Everson, C. A., Bergmann, B. M., Rechtschaffen, A. 1989. *Sleep deprivation in the rat. III. Total sleep deprivation*. Sleep 12: 13-21.
53. Oshima, I., Yamada, H., Sato, K., Ebihara, S. 1987. *The phase relationship between the circadian rhythms of locomotor activity and circulating melatonin in the pigeon (Columba livia)*. Gen. Comp. Endocrinol., 67 409–414.
54. Berger RJ, Phillips NH. 1994. Constant light suppresses sleep and circadian rhythms in pigeons without consequent sleep rebound in darkness. Am J Physiol. 267:R945-952.
55. Rattenborg, N.C., Obermeyer, W.H., Vacha, E., Benca R.M. 2005. *Acute effects of light and darkness on sleep in the pigeon (Columba livia)* Physiology & Behavior 84: 635–640

56. Boerema, A.S., Riedstra, B., Strijkstra A.M. 2003. *Decrease in monocular sleep after sleep deprivation in the domestic chicken*. Behaviour 140, 1415-1420
57. Kavanau, J. L. 1998. *Vertebrates that never sleep: implications for sleep's basic function*. Brain Research Bulletin, 46, 269–279.
58. Raap, T., Pinxten, R. & Eens, M. 2016. *Artificial light at night disrupts sleep in female great tits (Parus major) during the nestling period, and is followed by a sleep rebound*. Environ. Pollut. 215, 125–134.
59. Raap, T. et al. 2016 *Artificial light at night affects body mass but not oxidative status in freelifving nestling songbirds: an experimental study*. Sci. Rep. 6
60. Rodriguez-Girones, M. A., Zuniga, J. M. & Redondo, T. 2001. *Effects of begging on growth rates of nestling chicks*. Behav. Ecol. 12, 269–274

## **Agradecimientos**

Me gustaría agradecer al Dr. Mourad Akaarir El Ghourri, tutor de mi trabajo de fin de grado, por haber resuelto mis dudas y haberme explicado diversos aspectos del campo de la fisiología del sueño. También quiero agradecer a miembros del departamento de fisiología animal de la Universitat de les Illes Balears (UIB) como el Dr. Rubén V. Rial Planas por haberme mostrado el método de trabajo y el funcionamiento de diferentes máquinas que se usan para la investigación en este campo. También quiero dar las gracias a mi familia por el apoyo en mi formación universitaria.