

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Behaviorální projevy a fyziologické procesy spojené
se spánkem u psa domácího**

Bakalářská práce

Pavla Bígllová

Zoorehabilitace a asistenční aktivity se zvířaty

Ing. Milena Santariová, Ph.D.

© 2024 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Behaviorální projevy a fyziologické procesy spojené se spánkem u psa domácího" jsem vypracoval(a) samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 27.4.2024

Poděkování

Rád(a) bych touto cestou poděkovala Ing. Mileně Santariové, PhD. za odborné vedení práce a vstřícnost při jejím zpracovávání. Dále bych chtěla poděkovat své rodině a blízkým za podporu během celého studia.

Behaviorální projevy a fyziologické procesy spojené se spánkem u psa domácího

Souhrn

Tato práce se zaměřuje na studium behaviorálních projevů a fyziologických procesů spojených se spánkem u domácích psů. Jedním z klíčových témat je motivace, která hraje důležitou roli ve výcviku a výchově psů. Motivace je komplexní vlastnost, která ovlivňuje jednání jednotlivců a je spojena s cirkadiánním rytmem. Cirkadiánní rytmus hormonů, jako je melatonin, serotonin a kortizol, má významný vliv na spánek, a tedy i chování zvířat a jejich případný výcvik a výchovu. Dále se práce zabývá vlivem hormonů na konsolidaci paměti a rozvoj dovedností u psů a tím, že nedostatek REM spánku může snížit výkonnost v naučených úkolech. Tato práce poskytuje důležité poznatky pro trenéry a majitele psů, kteří mohou využít informace o cirkadiánním rytmu a hormonálních vlivech při plánování tréninkových sezení a výchovy psů.

Klíčová slova: pes domácí, spánek, REM spánek, NREM spánek, cirkadiánní rytmy, melatonin

Behavioural and physiological associated with sleep in a domestic dog

Summary

This thesis focuses on the study of behavioural manifestations and physiological processes associated with sleep in domestic dogs. One of the key themes is motivation, which plays an important role in dog training and education. Motivation is a complex trait that influences the actions of individuals and is associated with circadian rhythms. The circadian rhythm of hormones such as melatonin, serotonin and cortisol have a significant effect on sleep and therefore on animal behaviour and their eventual training and education. The thesis also discusses the effect of hormones on memory consolidation and skill development in dogs and how lack of REM sleep can reduce performance on learned tasks. This work provides important insights for trainers and dog owners who can use information about circadian rhythms and hormonal influences when planning training sessions and educating dogs.

Keywords: dog, sleep, REM sleep, NREM sleep, circadian rhythms, melatonin

Obsah

1. Úvod	7
2. Cíl práce.....	8
3. Literární rešerše	9
3.1 Spánek.....	9
3.1.1 Fáze a typy spánku.....	10
3.1.2 REM spánek	11
3.1.3 NREM spánek.....	13
3.2 Neurofyziologie spánku	14
3.3 Rytmicita spánku.....	18
3.4 Faktory ovlivňující spánek.....	23
3.4.1 Člověk, pes a spánek.....	25
3.5 Spánek psů	27
3.5.1 Vliv spánku na výcvik a učení (život) psa	29
3.6 Poruchy spánku a spánková deprivace	32
3.6.1 Narkolepsie.....	33
3.7 Jak pozitivně ovlivnit kvalitu spánku	35
4. Závěr	37
5. Literatura.....	38

1. Úvod

Spánek je důležitý jak pro lidi, tak pro zvířata, včetně psů. Je zodpovědný za fungování mnoha procesů v těle, hlavně ale zajišťuje udržení fyzického a psychického zdraví jedince (Siegel 2005; Bódizs et al. 2020; Deak a Stickgold 2010; Beckwith et al. 2017; Schork et al. 2022b). Struktura cyklů spánku a bdění psů je utvářena sociálně-ekologickými a environmentálními faktory, mezi které můžeme zařadit životní podmínky a sociální interakce. Psi, kteří spí doma, tráví spánkem větší procento noci než psi spící venku (Bódizs et al. 2020; Bunford et al. 2018). Psi, kteří měli před spaním negativní sociální zkušenosti, jako je odloučení od majitele nebo ohrožující přístup cizí osoby, mají tendenci ke zkrácování doby REM spánku ve srovnání s těmi, kteří měli sociální interakce pozitivní (Bódizs et al. 2020).

Kvůli jeho komplexnosti se psímu spánku věnuje mnoho studií s cílem zlepšit welfare psů (Owczarczak-Garstecka a Burman 2016; Iotchev et al. 2020; Bódizs et al. 2020; Bálint et al. 2019; Bunford et al. 2018; Woods et al. 2020; Varga et al. 2018; Schork et al. 2022a), tomuto tématu se převážně věnuje i tato práce. A s cílem využít znalosti a vzory psího spánku v oblasti zlepšení spánku lidí (Reicher et al. 2020; Odendaal a Meintjes 2003; Chen et al. 2009; Nishino 2005; Baker et al. 1982; Takahashi et al. 1981).

Pochopení cyklu spánku a bdění psů může poskytnout náhled na jejich kognitivní funkce, chování a také ke zlepšení jejich paměti díky spánku. Znalost cirkadiánní a ultradiánní regulace spánku u psů může pomoci při vytváření prostředí, které podporuje zdravý spánkový režim a celkovou pohodu psů. Znalost spánkových vzorců psů a poruch souvisejících se spánkem může pomoci rozpoznat příznaky některých z nich, jako je narkolepsie nebo poruchy dýchání ve spánku. Pro majitele psů a trenéry je důležité pochopit, jak psi spí. Celkově to totiž může ovlivnit jejich chování, zdraví a pohodu neboli welfare (Bódizs et al. 2020).

2. Cíl práce

Cílem této práce je porozumění behaviorálním projevům a fyziologickým procesům spojeným se spánkem a jeho význam u psa domácího a péči o něj.

3. Literární rešerše

3.1 Spánek

Spánek je přirozeně se opakující stav sníženého vědomí a snížené tělesné aktivity, pro který je typické pozastavení volných smyslových a motorických funkcí. Je to životně důležitý fyziologický proces, který je nezbytný pro obnovu a udržení tělesného a duševního zdraví. Spánek se obvykle dělí do dvou hlavních kategorií: spánek bez rychlých očních pohybů (NREM) a spánek s rychlými očními pohyby (REM). NREM spánek je charakterizován sníženou svalovou aktivitou, pomalými mozkovými vlnami a sníženou reaktivitou na vnější podněty. Naproti tomu spánek REM se vyznačuje rychlými pohyby očí, živými sny a zvýšenou mozkovou aktivitou. Tyto fáze spánku jsou nezbytné pro všechny fyziologické a kognitivní funkce, včetně konsolidace paměti, emoční regulace a celkové pohody (Bódizs et al. 2020). Spánek je stavem klidu se sníženou reaktivitou na vnější podněty, přesto je regenerační a zapojuje základní mechanismy homeostatické rovnováhy. Je to přirozený, opakující se stav, který se vyznačuje sníženým nebo chybějícím vědomím, relativně pozastavenou smyslovou aktivitou a nečinností téměř všech volných svalů. Hlavními procesy regulujícími denní organizaci spánku a bdění jsou cirkadiánní rytmy a homeostatický spánkový tlak (Eban-Rothschild et al. 2017).

Spánek se dá označit jako chování, které se svými specifiky liší mezi druhy, a v průběhu jejich života (Siegel 2008). Spánek představuje neurologicky aktivní proces spojený s fyzickým klidem, zvýšenou odolností vůči podnětům a schopností rychlé reverzibility. Dalším důležitým kritériem pro spánek je jeho homeostatická regulace, kdy ztracený spánek spouští v těle zvýšenou touhu po něm a způsobuje následný úpadek do spánku (*rebound sleep*). Tato homeostatická regulace je evidentní ve studiích, které ukazují, že ztráta spánku vede k upadnutí do spánku a úplná spánková deprivace může mít za následek smrt (Assefa et al. 2015; Siegel 2008). I přes špatnou adaptivitu vůči dalším fyziologickým a behaviorálním funkcím je spánek součástí živočišného vývoje. V době, kdy jedinec spí se nemůže bránit proti predátorům, rozmnožovat, pečovat o potomky, shromažďovat jídlo a vykonávat další pro život udržující činnosti. Je tedy proti logice přirozeného výběru takto výrazně omezovat tuto aktivitu, pokud by jedinci nepřinášela alespoň stejně, nebo dokonce více prospěšné výhody; pokud spánek neslouží naprosto klíčové funkci, jedná se o největší chybu, kterou evoluční proces kdy udělal (Rechtschaffen 1998).

Spánek a jeho různé podoby můžeme pozorovat napříč živočišnou říší, od bezobratlých živočichů přes ryby a ptáky až k savcům (Campbell a Tobler 1984; Siegel 2008; Assefa et al. 2015). Dobře pozorovatelný je u druhů v třídách savci, ptáci i plazy. Zřídka se objevující zprávy o

druzích, kteří nespí, vznikají pravděpodobně z nedůsledného nebo nepříliš dlouhodobého pozorování (Rechtschaffen 1998). Délka spánkového cyklu (obsahujícího období spánku NREM i REM) se u savců může pohybovat od 10 minut (*Rattus norvegicus*) přes 25 minut (*Leporidae*) do 85-90 minut (*Pan trolodytes*, *Homo sapiens*). Bylo prokázáno, že délka cyklu souvisí s velikostí mozku a tělesnou hmotností jednotlivých druhů (Kis et al. 2017a).

Zatím zůstává sporné, zda všechny druhy, které splňují behaviorální definici spánku, spí ze stejného důvodu. Mnoho zvířat využívá spánek k maximalizaci úspory energie snížením spotřeby energie v těle a mozku. Některé druhy jsou schopny provádět tyto procesy v bdělém stavu. Spánek tedy není univerzální stav se stejnými základními životními funkcemi u všech druhů (Siegel 2008). Je důležité studovat spánek spolu s jeho funkcemi individuálně u jednotlivých druhů. Výsledky pozorování nemusí být u druhů vždy jednotné a mohou se lišit, často jsou výsledky odlišné, mnohdy i opačné, než u předem studovaných druhů (Kis et al. 2017a).

Podoba spánku je nejlépe popsitelná ve třídě savců (Bódizs et al. 2020). Stále však není dostatečně jasná jeho funkce a mechanismy. Nejvíce známá a prostudovaná hypotéza uvádí, že spánek je proces potřebný pro regeneraci těla i mozku, prevenci před přehřátím, reparační buněčné procesy v těle a mozku, odstranění neurotoxických odpadních produktů nahromaděných v mozku během bdění, kortikální reorganizace a konsolidace a procesy spojené s pamětí (Savage a West 2006; Mondino et al. 2021). Spánek se nevyznačuje pouze biorytmicky řízenými fázemi bdělosti a sníženou schopností reagovat. Je převážně definován jako stav, který se dá rychle zvrátit. Tím se odlišuje od kómatu nebo anestézie, ze kterých nemůže být jedinec probuzen tak rychle a lehce jako ze spánku (Siegel 2005; Assefa et al. 2015). Dalším rysem spánku je nehybnost a snížená smyslová citlivost, tělo savců je ve specifické pozici, v leže či se zavřenýma očima. Pozice těla a rysy spojené se spánkem jsou individuální a druhově specifické (Schork et al. 2022b). Poslední výraznou specifikací je to, že spánek je homeostaticky a cirkadiánně regulován (Siegel 2008; Borbély 2009; Assefa et al. 2015; Borbély et al. 1989; Beckwith et al. 2017; Rechtschaffen 1998).

3.1.1 Fáze a typy spánku

Spánek není jednolitý stav bytí. U savců bývá nejčastěji rozdělován na NREM spánek („*non-rapid eye movement*“) a REM spánek („*rapid eye movement*“). Stav, který jsou pozorovatelné před a po spánku nazýváme bdělost a ospalost/dřímota („*drowsiness*“). Rozdílné fáze a typy spánku jsou charakterizovány specifickou mozkovou aktivitou a fyziologickými změnami (Rattenborg et al. 2019; González et al. 2020; Deak a Stickgold 2010; Assefa et al. 2015; Kovács et al. 2018).

Ze stavu bdělosti se díky usínání jedinec dostane do stavu dřimoty („*drowsiness*“). Drowsiness se dá tedy označit jako přechodný stav. Je charakteristický klidovým chováním, při kterém práh vzrušení zůstává nízký, dále je charakteristická jemným poklesem svalového tonu. Drowsiness je nejběžnější vzorec kortikální aktivity během bdění u domácích zvířat, zejména u býložravců, u psů a koček zahrnuje velké procento z bdělého stavu. U většiny savců je tento stav doprovázen zvýšením aktivity pomalých vln v EEG (elektroencefalografie) (Campbell a Tobler 1984) neboli rychlou EEG aktivitou (Kovács et al. 2018).

Po dřimotě jedinci usínají. NREM spánek se vyskytuje u savců a ptáků, zatímco REM spánek a jeho předkové formy lze nalézt u jiných než savčích nebo ptačích druhů, jako jsou plazi (Yamazaki et al. 2020). Savci tedy prožívají dvě odlišné fáze spánku. Krátko vlnový spánek NREM a REM spánek. NREM fáze jsou charakterizovány sníženou mozkovou aktivitou, zatímco REM fáze je typická aktivitou v určitých částech mozku podobající se bdělosti (Siegel 2008). Pokud se některé fázi jedinci nedostává, vznikne selektivní deprivace jedné nebo více specifických fází spánku. Tělo se vypořádává s absencí ztracených fází během dalšího spánku a vyvolává ty fáze, kterých bylo v předešlých dnech nedostatek. To naznačuje, že různá stadia spánku plní alespoň částečně odlišné funkce (Rechtschaffen 1998).

3.1.2 REM spánek

REM je anglická zkratka pro „*rapid eye movement*“ neboli rychlý pohyb očí čímž je typ spánku, fáze spánkového cyklu, z fyziologického hlediska typická (Rattenborg et al. 2019). REM spánek je komplexní fází spánku, zahrnující různé fyziologické a behaviorální charakteristiky. Označuje se jako specifické chování, stav se specifickou mozkovou aktivitou nebo snový stav či stav paradoxní. Paradoxní stav proto, že se vyznačuje stejnou kortikální aktivitou podobně jako při stavu bdělosti akorát u spícího jedince (Blumberg et al. 2020). Tato fáze je charakteristická svalovou atonií těla, ale existují pohyby těla, které jsou indikací toho, že daný jedinec vstupuje do fáze samotné. U savců, tedy i u psů, můžeme pozorovat myoklonické záškuby, což jsou mimovolní prudké záškuby zejména končetin, společně s pohyby pysků a sinusových chlupů (Mondino et al. 2021; Blumberg et al. 2020). REM spánek je poměrově více zastoupen během druhé poloviny noci, spánku (Deak a Stickgold 2010). Průběh REM fáze je charakterizován nepravidelným dýcháním a vysokou aktivitou mozkové kůry, podobné bdělosti. Tyto rysy jsou viditelné na záznamech EEG, kde jsou vlny po většinu desynchronizované. Charakteristickým fyziologickým procesem, který dal celé fázi označení jsou rychlé pohyby očí pod zavřenými víčky u spícího jedince v REM fázi. Kromě okohybných svalů je u zdravých jedinců celé tělo ve svalové atonii, která napomáhá snižovat tvorbu vnitřního tepla.

Mnoho zvířat pozastaví termoregulační mechanismy jako je pocení nebo chvění („*shivering*“), které udržují stálou tělesnou teplotu. Pozastavení termoregulace však umožňuje úsporu a zachování energie během spánku (Blumberg et al. 2020).

Mozek jedince v REM spánku vykazuje specifickou aktivitu, která je charakterizovaná theta vlnami (4-8 Hz) v mozkové struktuře označované jako hipokampus. Tento theta rytmus je důležitou součástí REM spánku a hraje roli v koordinaci nervové aktivity během tohoto stavu. Další část mozku, která je aktivovaná během fáze REM je mozkový kmen, který je zodpovědný za spánkovou paralýzu (Blumberg et al. 2020).

Nástup REM spánku koordinuje komunikace mezi aminergními neurony, které produkují neurotransmitery norepinefrin, serotonin a histamin, a cholinergními neurony, které produkují neurotransmitter acetylcholin. Během REM spánku jsou aminergní neurony téměř úplně neaktivní, zatímco cholinergní neurony jsou aktivní extrémně (Deak a Stickgold 2010). Vysoká aktivita cholinergní neuronů podporuje, na spánku závislou, konsolidaci motorických dovedností (Rasch et al. 2009). Tyto významné změny v neurofyziologickém stavu pozorované v průběhu spánkového cyklu se změnami jak v aktivitě neuronové sítě, tak v neurochemickém prostředí mozku, ukazují, že spánek se vyvinul jako období změněného kognitivního zpracování (Deak a Stickgold 2010).

REM spánek obvykle končí, v moment, kdy nervový okruh mozkového kmene, který během tohoto stavu vyvolává spánkovou paralýzu, přestane být aktivní. K zahájení a ukončení fáze REM spánku tento okruh interaguje s neuronovými sítěmi ve středním mozku a hypotalamu. Kromě toho můžou ustat projevy různých projevů REM spánku, jako jsou rychlé pohyby očí a záškuby končetin, když jedinec přechází do jiné fáze spánku nebo se probouzí (Blumberg et al. 2020).

Fáze REM je převládající fáze v raném vývoji jedince. Kvůli tomuto faktu se předpokládá, že ovlivňuje důležité funkce v rámci neuroplasticity, která je důležitá v procesech učení a paměti, alokace energie, což je důležité rozvržení energie do důležitých životních funkcí včetně růstu, a dále v rámci regulace emocí a konsolidaci paměti (Blumberg et al. 2020; Rasch et al. 2009). Klíčovým neurotransmiterem zapojeným do procesů tvorby vzpomínek je acetylcholin, který podporuje určité synaptické plastické procesy. Hladiny acetylcholinu v centrálním nervovém systému jsou vysoké během bdělosti, klesají na minimum během SWS („*slow wave sleep*“) a během REM spánku opět dosahují téměř úrovně bdění (Rasch et al. 2009). Přesné funkce a evoluční význam REM spánku však stále nejsou zcela pochopeny. Celkově složky REM spánku vznikají a vyvíjejí se v průběhu času a jejich specifické funkce a významy jsou stále zkoumány (Blumberg et al. 2020).

V rámci REM fáze můžeme u psů pozorovat i živé snění, což je podloženo tím, že u nich je přítomný rychlý pohyb očí – REM, fáze spojována s živými sny. Živé snění u psů je stav během fáze REM spánku, kdy psi prožívají intenzivní sensorické zážitky a živé, často výrazné, vizuální

obrazy, které mohou být doprovázeny pohyby, zvuky nebo chováním naznačujícím, že se účastní nějakého snového zážitku. Během REM spánku mohou psi vykazovat různé chování, jako je škrábání různými částmi těla, pohyby končetin a vokalizace, což naznačuje, že prožívají stavy podobné snu. Toto chování je podobné chování pozorovanému u lidí během REM spánku a předpokládá se, že je výsledkem zpracování a konsolidace vzpomínek a emocí v mozku. Konkrétní obsah nebo povahu snů, které psi prožívají, však nelze přímo určit ani popsat (Bódizs et al. 2020).

3.1.3 NREM spánek

NREM známý také jako non-REM spánek je typ spánku, fáze spánkového cyklu, také označovaná synonymem SWS („*slow wave sleep*“) neboli spánek s pomalými vlnami či také tichý spánek. NREM spánek tvoří hlavní část doby spánku, a je pravidelně přerušovaná epizodami REM spánku (Rechtschaffen 1998). Poměrově je více zastoupen v první polovině noci, spánku (Deak a Stickgold 2010).

NREM spánek je typicky doprovázen poklesem mozkové aktivity, srdeční frekvence a svalového tonusu, žádnými pohyby očí a je považován za regenerační fázi spánku, která je spojována s regeneračními procesy a je nezbytná pro fyzické a duševní zotavení (Tobler 1995; Kovács et al. 2018; Bódizs et al. 2020). U psů je během NREM spánku detekováno pomalé, hluboké a méně proměnlivé dýchání o frekvenci 12 dechů za minutu a snížená EMG (elektromyografická) aktivita (Bódizs et al. 2020).

NREM spánek je na kortikální úrovni charakteristický vysokonapětovými pomalými vlnami s vysokou amplitudou, u psů o frekvenci 1-2 Hz (Bódizs et al. 2020; Tobler 1995; Mondino et al. 2021). Na EEG NREM spánku jsou dále patrné výkyvy oscilační aktivity známé také jako spánková vřeténka („*sleep spindles*“) (Mondino et al. 2021). Spánkové vřeténko je krátký, rytmický a symetrický výbuch mozkové aktivity, ke kterému dochází převážně během NREM spánku. Projevuje se jako sled vln trvajících 0,5 až 5 sekund a je sledovatelný pomocí EEG. Spánková vřeténka se vyznačují frekvencí 9-16 Hz a bylo prokázáno, že jsou spojena s vybavováním si nových informací po spánku. Jsou považovány za ukazatele učení a kognitivních schopností u lidí i zvířat (Iotchev et al. 2019; 2020). Bylo zjištěno, že hustota, amplituda, frekvence a trvání spánkových vřetének se mění s věkem a jsou také ovlivňovány pohlavními hormony. Spánková vřeténka mají zvláštní význam při studiu kognitivního stárnutí a jsou považována za užitečný prediktor zdravého stárnutí (Iotchev et al. 2019). Frekvence spánkových vřetének u psů se liší mezi pohlavími a reprodukčním stavem; samice a kastrování samci mají vyšší hustotu rychlých vřetének než nekastrování samci. Hustota vřetének je také ovlivněna věkem, kdy se s vyšším věkem zvyšuje (Mondino et al. 2021).

U lidí a primátů je NREM spánek rozdělen do stádií 1-4, přičemž fáze 3 a 4 jsou definovány jako SWS (*slow wave sleep* – spánek s pomalými vlnami). U masožravců, tedy i koček a psů, se NREM spánek rozděluje pouze do dvou stádií, a to lehký a hluboký spánek s pomalými vlnami (SWS). Stádia NREM jsou charakteristické rozdílnými vzorci mozkové aktivity, tedy rozdílným EEG a fyziologickými změnami (Tobler 1995).

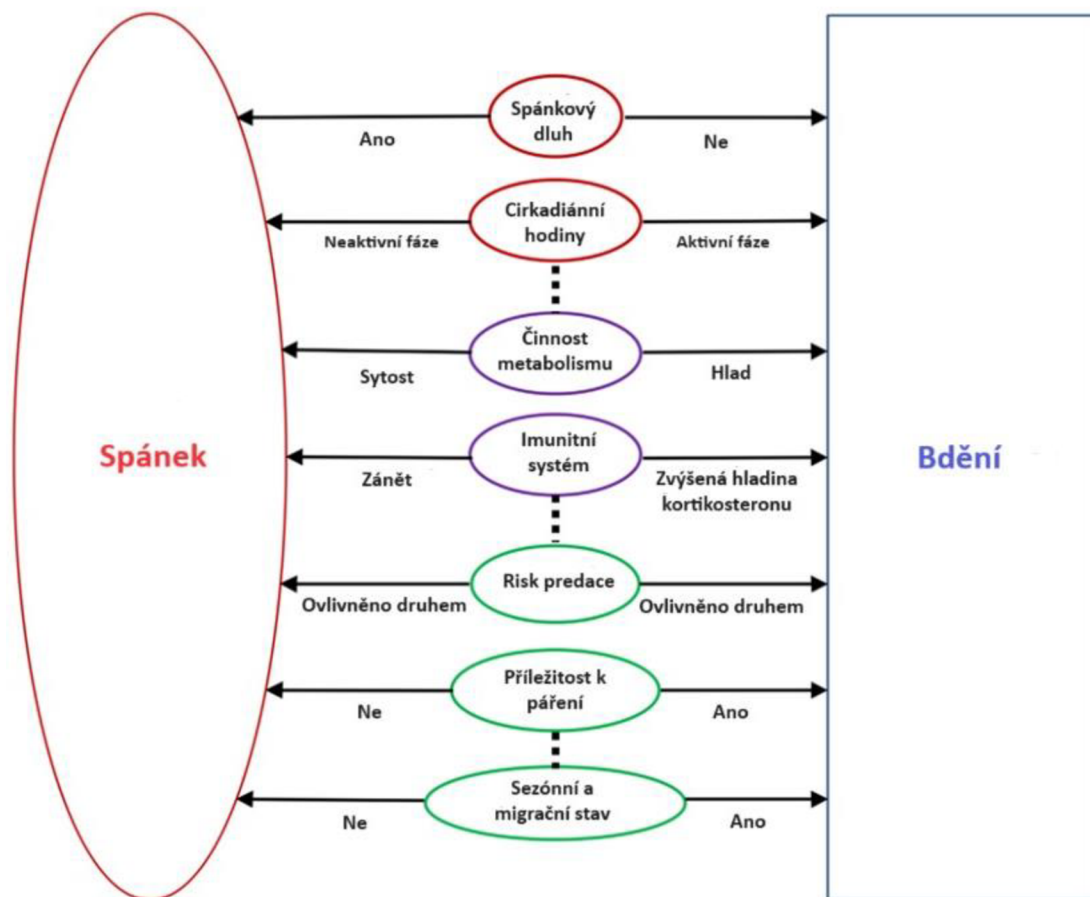
3.2 Neurofyziologie spánku

Neurofyziologie spánku zahrnuje regulaci spánku a bdění prostřednictvím různých neurálních a fyziologických procesů. To zahrnuje interakci neuromodulačních neuronů v mozkovém kmeni, středním mozku, hypotalamu i v thalamu a mozkové kůře, které řídí behaviorální, fyziologické a elektrokortikální stavy. Elektrokortikální stav se týká elektrické aktivity mozku, která zahrnuje neurální aktivitu a synchronizační vzorce, které se mohou měnit mezi bděním, NREM spánkem a REM spánkem (Eban-Rothschild et al. 2017; viz obr. 1). Klíčovými složkami regulačních systémů spánku a bdění jsou monoaminergní neurony (noradrenergní, dopaminergní, serotoninergní a histaminergní), cholinergní neurony a hypokretinergní (Hcr; známé také jako orexinergní) neurony. Tyto systémy se podílejí na udržování bdění a spánku společně s GABA (*kyselina γ -aminomáselná*) neurony ve ventrolaterální preoptické oblasti (VLPO) a mozkového kmene (Deak a Stickgold 2010; Sutcliffe a de Lecea 2002; Sakurai 2002; Siegel 2004; 2005; Rasch et al. 2009; Eban-Rothschild et al. 2017; viz komentář u obr. 2). Nejdůležitější z výše zmíněných částí mozku, která reguluje hlavně délku spánku, je hypotalamus (Eban-Rothschild et al. 2017; Mondino et al. 2021; Deak a Stickgold 2010; Blumberg et al. 2020; Siegel 2004; Gillette a Abbott 2012; Importa 2020; Tosini 2007). Určité skupiny neuronů v přední části hypotalamu produkují neurotransmitter GABA, nejčastějším inhibičním transmittersem v mozku. Sekrece neuronů GABA inhibuje elektrickou aktivitu buněk podílejících se na bdělosti. Tímto působením je inhibováno několik skupin neuronů – včetně neuronů sekretujících histamin, noradrenalin, serotonin, hypokretin a glutamát – a tato inhibice podporuje spánek. GABAergní buňky tedy navozují spánek inhibicí buněk, cholinergních a histaminergních neuronů v bazálním předním mozku, které se podílejí na probouzení. Vzhledem k tomu, že cholinergní a histaminergní systém je jedním z primárních probouzecích systémů mozku, inhibice vyvolaná touto aktivitou deaktivuje mozkovou kůru a vyvolává spánek. Ve srovnání s ostatními neurony, které mívají během NREM spánku minimální aktivitu, vykazují GABAergní buňky aktivitu zvýšenou. Během NREM spánku ve srovnání s REM spánkem a bděním je jejich aktivita několikanásobně vyšší, kdy naopak v tomto období bývá většina neuronů méně aktivní (Siegel 2004).

Bdělost je doba, kdy jsou všechny fyziologické systémy v těle v chodu a je z neurofyziologického hlediska udržována prostřednictvím hormonů, jako histamin (Siegel 2004) a pomocí aktivity retikulární formace (Deak a Stickgold 2010; Mondino et al. 2021). Retikulární formace je síť nervových drah v mozkovém kmeni a skládá se z několika propojených neuronových okruhů, spojujících mozkový kmen s thalamem, hypotalamem, bazálním předním mozkem a mozkovou kůrou. Retikulární formace integruje senzorické informace a reguluje úroveň vzrušení a motorické reakce. Hraje klíčovou roli v regulaci bdělosti a spánku a je zodpovědná za řízení cyklu spánku a bdění a udržování vědomí. Primárně je aktivní během bdění a skupiny neuronů, ze kterých se skládá, produkují různé neurotransmitery potřebné k udržení bdělého stavu. Mezi ně patří noradrenalin, serotonin, dopamin a acetylcholin (Deak a Stickgold 2010; Mondino et al. 2021). Zmíněné hormony uvolňuje i Varolův most, zadní hypotalamus pak uvolňuje histamin. V laterálním a zadním hypotalamu jsou během bdění neaktivnější orexinové/hypokretinové neurony, které hrají důležitou roli při udržování bdění i spánku (Deak a Stickgold 2010). Zmíněné neurony zvyšují svou aktivitu během bdění, ale mají sníženou aktivitu během NREM a REM (Mondino et al. 2021; Deak a Stickgold 2010). Noradrenalin je primárně inaktivní během REM spánku obvyklý pokles aktivity noradrenalinových buněk během spánku může souviset se ztrátou svalového tonu během spánku. Serotonin je během spánku neaktivní, nejvíce v REM spánku, a může mít roli v udržování vzrušení a regulaci svalového tonu a v regulaci některých fázických událostí REM spánku. Serotoninové, histaminové a noradrenalinové buňky se během spánku REM vypínají a jsou aktivní během bdění. Zejména díky inhibici dříve zmíněných GABAergních neuronů. (Siegel 2004). Retikulární formace mimo jiné také koordinuje přechod z bdělosti do spánku a mezi jednotlivými fázemi spánku tím, že moduluje aktivitu neuronových sítí a neurochemické prostředí mozku (Deak a Stickgold 2010; Mondino et al. 2021). Vzestupný retikulární aktivační systém (ARAS) je síť neuronů, která je součástí retikulární formace a hraje klíčovou roli v regulaci bdělosti a spánku. Přijímá vstupy z různých smyslových systémů a promítá je do thalamu a mozkové kůry, čímž pomáhá udržovat bdělost a ostražitost. ARAS se podílí na integraci vnitřních a vnějších signálů, které formulují vůli zvířat zůstat vzhůru nebo usnout. A je tak klíčovou součástí neuronových obvodů, které regulují stavy spánku a bdění (Eban-Rothschild et al. 2017).

Regulace a udržování NREM spánku zahrnuje koordinovanou aktivitu neuronových sítí v preoptické oblasti předního hypotalamu (POA) a bazálního předního mozku (Deak a Stickgold 2010; Mondino et al. 2021). POA je zodpovědná hlavně za zahájení a udržení NREM spánku, zatímco bazální přední mozek přispívá k podpoře NREM spánku. Tyto sítě generují synchronizované nízko frekvenční vlny a spánková vřeténka, což vede ke snížení svalové aktivity a stavu klidného spánku (Mondino et al. 2021). Zároveň se během NREM spánku snižuje uvolňování noradrenalinu,

serotoninu, acetylcholinu a histaminu. Snížená sekrece těchto neurotransmiterů je pro spánek prospěšná. Podílejí se totiž na bdělosti a jsou sníženy během NREM spánku, což umožňuje zahájení REM spánku. Toto snížené uvolňování neurotransmiterů je nezbytné pro přechod z bdělosti do spánku a v konečném důsledku přispívá k celkovému spánkovému cyklu. (Deak a Stickgold 2010)

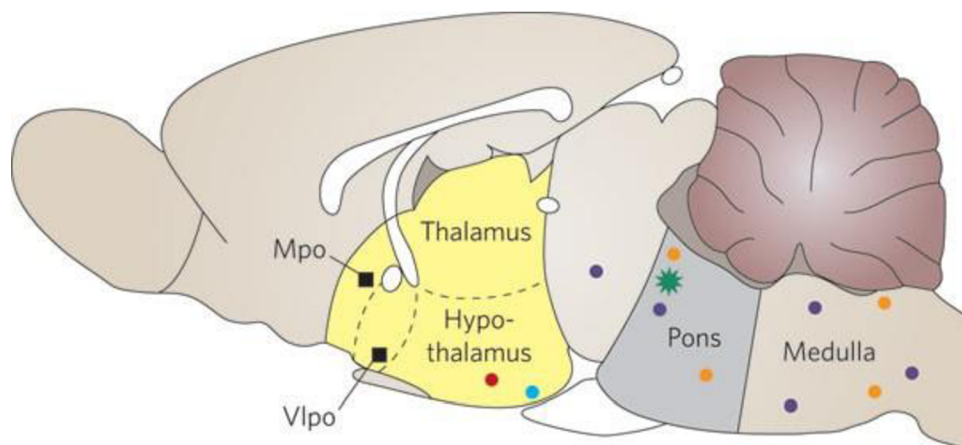


Obr. 1: Schéma klíčových faktorů ovlivňujících spánek a bdění. Zda zvířata zůstanou vzhůru nebo usnou, může ovlivnit více vnitřních a vnějších faktorů. Distribuované mozkové sítě kombinují tyto často protichůdné proměnné, aby vytvořily ucelený výsledek, což vede k nerušenému spánku (Eban-Rothschild et al. 2017).

Další důležitou součástí neurofyzilogického řízení spánku je osa hypotalamus-hypofýza-nadledviny (HPA). Je to důležitý systém v těle, který hraje klíčovou roli při udržování bdělosti a regulaci spánku. Osa HPA ovlivňuje spánek a bdění prostřednictvím svého vlivu na cirkadiánní rytmus. Osa HPA je zodpovědná za uvolňování kortizolu, který má řadu účinků, včetně zpětnovazebné inhibice, která řídí syntézu a uvolňování kortikotropin uvolňujícího hormonu (CRH) a adrenokortikotropního hormonu (ACTH). Suprachiasmatická jádra (SCN) reguluje sekreci kortizolu, která je nízká kolem půlnoci, stoupá po začátku spánku a vrcholí v časných hodinách bdění

(Buckley a Schatzberg 2005). SCN jsou umístěna v hypotalamu, přímo nad spojením optických nervů. SCN plní roli centrálního pacemakeru (udavače) pro cirkadiální rytmy (Gillette a Abbott 2012; Improta 2020). Z jejich umístění může vyplývat, že jsou primárně synchronizovány cyklem světlo/tma (Acosta et al. 2020). Kortizol je totiž hormon, který se řídí diurnálním rytmem, přičemž jeho hladina obvykle dosahuje vrcholu ráno, což napomáhá k vyšší bdělosti a ostražitosti. Hraje nepostradatelnou úlohu v probouzení. Toto přirozené zvýšení hladiny kortizolu, známé jako *probouzečí reakce kortizolu*, je normální fyziologický proces, který připravuje tělo na denní aktivity. Pomáhá mimo jiné regulovat metabolismus, krevní tlak a imunitní systém. Ačkoli je kortizol běžně spojován se stresem, jeho role při probouzení není vázána pouze na stresové reakce. Chronický stres však může vést k dysregulaci probouzečí reakce kortizolu a narušit normální diurnální rytmus vylučování kortizolu, což může mít vliv na bdělost a celkovou pohodu (Schork et al. 2022a). Dysfunkce osy HPA na jakékoli úrovni může narušit spánek. Zvýšená aktivita osy HPA může inhibovat spánek a zvyšovat počet probuzení, zatímco snížená aktivita osy HPA může vést ke zvýšení hloubky spánku a zlepšení jeho kvality. Osa HPA také spolupracuje s dalšími systémy v těle, jako je autonomní nervový systém, a může být ovlivněna spánkovými poruchami, což by vedlo k dalším poruchám cyklu spánku a bdění (Buckley a Schatzberg 2005).

Spánková homeostáze, ovlivněná cykly spánku a bdění, je regulována spánkovým tlakem, který funguje tak, že, při nedostatku spánku dochází ke zvýšené touze po spánku a následnému návratu k němu (Siegel 2008). Jednodušeji řečeno, čím déle je jedinec bez spánku tím více ho potřebuje a tělo ho bude vyžadovat. Po spánkové deprivaci tedy obvykle následuje kompenzace spánku. Odrazový spánek, tedy ten, který nahrazuje chybějící fáze, téměř nikdy plně nekompensuje ztracený čas spánku. Může však způsobit to, že je spánek intenzivnější a hlubší než spánek běžný. Nutkání spát po spánkové deprivaci může být tak silné až může být životu ohrožující (příklad z lidské perspektivy – dopravní nehody) (Rechtschaffen 1998). Homeostatický regulátor sleduje předchozí spánek a má na starosti akumulaci spánkového tlaku během spánkové deprivace a jeho uvolnění po spánku. Je součástí dvouprocesního modelu regulace spánku, který zahrnuje cirkadiální regulátor (proces C) a homeostatický regulátor (proces S) (Beckwith et al. 2017). Cirkadiální hodiny v těle regulují spánek ve vhodnou denní dobu, zatímco homeostatický mechanismus spánku udržuje druhově specifickou denní rovnováhu spánku. Cirkadiální hodiny mohou být synchronizovány s prostředím pomocí různých signálů, jako je světlo, teplota, dostupnost potravy a sociální interakce. Naopak homeostatická regulace spánku se kumuluje s prodlužováním bdělosti a rozptyluje se až během spánku (Eban-Rothschild et al. 2017). Tento model je blíže popsán o kapitole níže.



Obr. 2: Rozložení některých klíčových neuronálních populací regulujících spánek na sagitálním řezu mozku potkana. Fialová barva představuje neurony syntetizující serotonin, oranžová neurony syntetizující adrenalin či noradrenalin, modrá neurony syntetizující histamin, červená hypokretinergní (orexinergní) neurony. Čtverečky označují neurony aktivní během spánku. Zelená hvězdička označuje neurony aktivní během REM. Šedá oblast je zodpovědná za vznik REM spánku. Žlutá oblast je zodpovědná za vznik spánku NREM (Siegel 2005).

3.3 Rytmicita spánku

Každodenní přechody mezi světlem a tmou významně utvářely evoluci většiny žijících druhů, od jednobuněčných organismů po savce (Gillette a Abbott 2012). Převážná část z nich má vlastní vnitřní cirkadiánní hodiny/systém, které regulují procesy opakující se v těle během 24 hodin (Jiang a Turek 2018) a který je upraven tak, aby optimalizoval denní rytmus s rytmem okolním (Acosta et al. 2020). Organismy vyjadřují endogenní rytmus, tedy konstantní kolísání biochemických a fyziologických procesů, které se opakují přibližně 24 hodin (23~25 hodin), je tedy nazýván rytmus cirkadiánní („asi den“, „přibližně den“) (Gillette a Abbott 2012; Improta 2020; Stankov et al. 1994; Jiang a Turek 2018; Schork et al. 2022b; 2022a). Cirkadiánní rytmus měří a zpracovává 24hodinový cyklus dne, aby informoval celý organismus o časovém harmonogramu a zajistil jeho synchronizaci s vnějším prostředím (Rémi 2019). Cirkadiánní rytmičnost je přítomna prakticky na každé úrovni zatím studovaných funkcí a úrovní těla (Gillette a Abbott 2012). Ať jsou aktivní ve dne nebo v noci, všechny organismy organizují své chování, behaviorální aktivity, ve 24hodinovém světě, které generují vhodné endogenní reakce k zajištění adaptace. Přizpůsobují se dostupnosti potravy a měnící se teplotu, úrovněmi světla odchovu mláďat a vyhýbání se predátorům (Gillette a Abbott 2012; Schork et al. 2022a). Existence cirkadiánně řízených systémů je kritická pro adaptaci druhů na prostředí a zahrnuje komplikované jevy, jako je krmení, cykly spánku a bdění a rozmnožování (Stankov et al. 1994).

Existují i další rytmy, které se rozdělují do kategorií podle délky periody, na kterou se vztahují, do několika kategorií. Děje s periodou kratší než 24 hodin nazýváme ultradiánní rytmy, můžeme mezi ně zařadit dýchání nebo srdeční aktivitu. Rytmy s periodou delší než 24 hodin nazýváme infradiánní, a řadí se mezi ně i skupiny rytmů cirkalunárních (zhruba jeden měsíc – cykly žen) a cirkaanuálních (zhruba jeden rok – reprodukční chování) (Improta 2020).

Mezi rytmy, které jsou synchronizovány s cyklem světla a tmy, patří několik behaviorálních, fyziologických a metabolických procesů, které reagují na změny intenzity světla (Acosta et al. 2020; Gillette a Abbott 2012; Schork et al. 2022a). Soudržně tyto procesy ovládají cyklus aktivity a odpočinku (Improta 2020), cyklus spánku a bdění (sleep-wake), tělesé teploty, metabolické cykly regulace hormonů i genové exprese (Jiang a Turek 2018; Acosta et al. 2020). Tyto cykly způsobují určité chování v určitém čase, čímž optimalizuje energetický výdej a šanci na individuální přežití a pokračování genetické linie. Být aktivní v konkrétní fázi dne nebo noci má obrovský ekologický význam. Jedinci díky tomuto systému časování mohou předvídat různé cyklické environmentální výzvy. Environmentální výzvy jsou cyklické změny přirozeném prostředí, kterým se organismy musí přizpůsobit, aby přežily a mohly se rozmnožovat. Tyto výzvy zahrnují kolísání faktorů, jako je světlo, teplota a dostupnost potravy. K adaptaci organismy používají strategie, jako je dormance, sezónní změny ve fenotypu a migrace. Důležité pro adaptaci je používání vnějších signálů z prostředí, především fotoperiodu, které umožňují organismům předvídat a přizpůsobovat se změnám (Improta 2020).

Spánek je primárně řízen cirkadiánními a homeostatickými procesy, které jej regulují (Assefa et al. 2015; Borbély 2009; Borbély et al. 1989; Siegel 2008). Cirkadiánní a homeostatické procesy dohromady tvoří model nazývaný model dvou procesů/dvou procesní model („*two process model*“). Dvouprocesový model regulace spánku je teoretickým rámcem, který pomáhá vysvětlit mechanismy cyklu spánku a bdění. Model představuje dva vzájemně se ovlivňující procesy. Proces S, který je řízen homeostaticky a který je na spánku závislý a Proces C, který je řízen cirkadiánními rytmy a je na spánku nezávislý. Oba procesy spolupracují na regulaci spánku. (Borbély et al. 1989; Borbély 1982; Borbély a Achermann 1992) Elektrofyziologické záznamy ze suprachiasmatických jader (SCN) dokonce naznačují, že S a C interagují nepřetržitě. Oba procesy jsou však regulovaný odděleně (Borbély et al. 2016).

Homeostatický proces S odráží tělesnou potřebu spánku a touhu zotavit se po bdělosti, jinak označováno jako spánkový dluh. Intenzita procesu S klesá exponenciálně během spánku a vzrůstá v průběhu bdění. Když se hodnota procesu S blíží k dolní hranici rozsahu, iniciuje se probuzení, hodnota blízko horní hranice iniciuje spánek. NREM spánek představuje hlavní marker procesu S během spánku; aktivita theta během probouzení je markerem stoupající hodnoty procesu S (Borbély

et al. 2016). Počáteční hodnota při nástupu spánku závisí na předchozí době probuzení, a je ovlivněna jak délkou, tak i intenzitou předchozího bdění. Čím déle jedinec zůstává vzhůru, tím silnější je homeostatický spánkový tlak. Nátlak procesu S na tělo se zvyšuje po částečném spánku nebo během spánkové deprivace. Tento tlak se během spánku rozptýlí (Borbély et al. 1989; Borbély 1982; Borbély a Achermann 1992).

Další proces regulující spánek a na něm nezávislý je proces cirkadiánní. Je regulován cirkadiánními hodinami a je nezávislý na vnějších faktorech (Beckwith et al. 2017). Proces C je v rámci dvouprocesového modelu regulace spánku řízen cirkadiánním pacemakerem, oscilátorem. Cirkadiánní pacemaker označuje systém vnitřních hodin, který reguluje denní rytmy těla, včetně cyklu spánku a bdění a produkce hormonů. Tento oscilátor je primárně řízen suprachiasmatickým jádrem v mozku, které přijímá vstup od buněk citlivých na světlo v sítnici, aby se synchronizoval s vnějším cyklem světlo-tma. Specifické indikátory cirkadiánního procesu C jsou tělesná teplota a rytmy melatoninu. Tyto markery procesu C pomáhají regulovat cykly spánku v koordinaci s procesem S. U zvířat s lézí suprachiasmatických jader (SCN), která naruší centrální cirkadiánní hodiny, zůstává homeostáza spánku nedotčena. To naznačuje, že proces S a proces C jsou regulovány odděleně, což zdůrazňuje odlišné role každého procesu v regulaci spánku (Borbély et al. 2016; Borbély 1982).

U savců jsou cirkadiánní rytmy regulovány párovou sadou jader nesoucí název suprachiasmatická jádra (SCN). Jsou umístěna v hypotalamu, přímo nad spojením optických nervů. SCN plní roli centrálního pacemakeru (udavače) pro cirkadiánní rytmy, jinak také označovaného jako centrální hodiny (Gillette a Abbott 2012; Improta 2020). Z jejich umístění může vyplývat, že jsou primárně synchronizovány cyklem světlo/tma (Acosta et al. 2020). SCN je synchronizováno 24hodinovým cyklem světla a tmy, který je dán otáčením Země kolem své osy (Jiang a Turek 2018; Acosta et al. 2020). Zemské cykly, jako jsou již zmíněné cykly denní (světlo/tma) a cykly roční, poměr mezi trváním dne a noci v rámci jednoho roku, též nazývané fotoperiodické variace (poměr fotofáze a skotofáze), synchronizují endogenní rytmy do 24hodinových i ročních period a jsou považovány za nejdůležitější synchronizátor několika ročních rytmů. Mezi synchronizací cirkadiánních a ročních rytmů existuje určitá provázanost, ta se projevuje především v ročním cyklu aktivity a odpočinku (Improta 2020). I bez 24hodinově se opakujících vnějších signálů, environmentálních i neenvironmentálních, jako je střídání světla a tmy i teploty, dostupnosti potravy nebo sociální interakce jsou hodiny SCN schopny udržovat stálost endogenních cyklů (Jiang a Turek 2018; Gillette a Abbott 2012). Poškození SCN narušuje rytmus hladiny kortikosteronu a jiné vitální funkce (Gillette a Abbott 2012). Pokus, kdy byli psi chováni v kontrolovaném fotoperiodickém prostředí, 12 hodin světla a 12 hodin tmy, jednoznačně vykazoval diurnální, opakující se ve

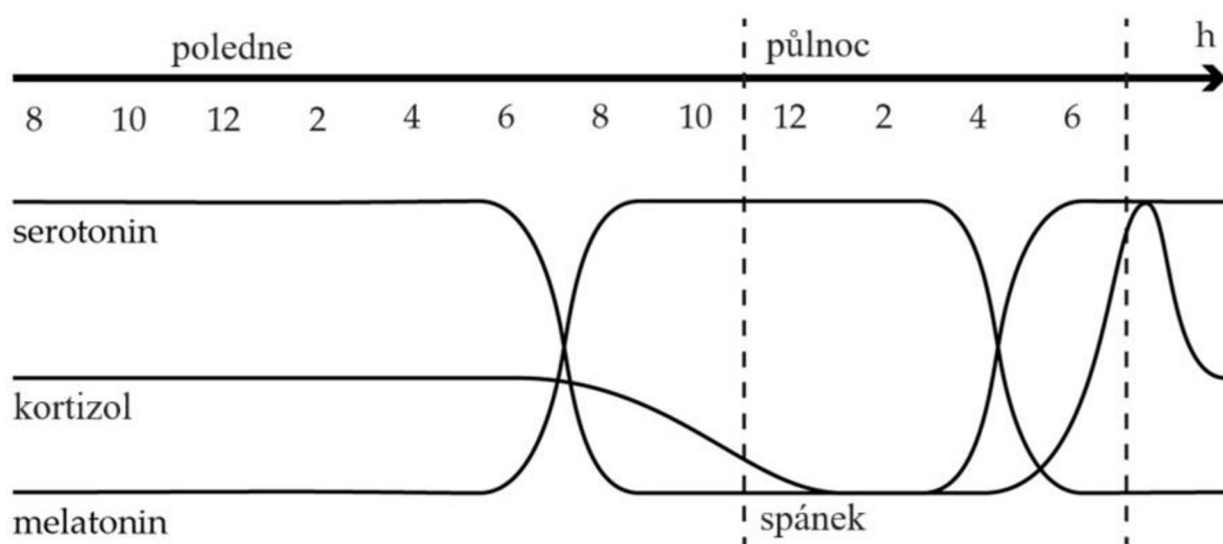
24hodinové periodě, rytmus melatoninu. Melatonin měl rychlý nástup v pozdní části skotofáze (perioda tmy). Pes má všechny potřebné komponenty pro spolehlivý systém určování času díky sledování fotoperiod. Tento druh má cirkadiánní melatoninovou signalizaci v periferní krvi, stejně jako znatelně funkční zpětnovazební receptorový systém umístěný na klíčových místech v mozku (Stankov et al. 1994).

Mezi hormony vykazující jasné cirkadiánní vzorce sekrece můžeme zařadit melatonin, ale dále pak růstový hormon, prolaktin, hormon uvolňující thyrotropin, luteinizační hormon a leptin. Všechny jsou zvýšeny během noci naopak od adrenokortikotropnímu hormonu a kortizolu. Tyto oscilace v sekreci hormonů pokračují v konstantním prostředí, a proto jsou řízeny hodinami (Gillette a Abbott 2012). Klíčovou rolí právě v regulaci cirkadiánních rytmů a podpoře spánku má melatonin. Je to mimo jiné chronologický pacemaker těla indikující části dne a roční doby (Pandi-Perumal et al. 2006), je to hormon, který reguluje cirkadiánní rytmy, spánek, reprodukci, metabolismus glukózy a energetickou rovnováhu (Owino et al. 2019). Melatonin je neurohormon, který je především syntetizován epifýzou, ale rovněž různými extrapineálními tkáněmi a buňkami, tedy těmi, které se vyskytují mimo epifýzu, jako sítnice, střevo, varlata, mícha a některé orgány (Dubocovich et al. 2010). Melatonin je syntetizován z esenciální aminokyseliny tryptofan, která tvoří serotonin dvěma enzymatickými kroky přes N-acetylserotonin. Jeho sekrece, dosahuje vrcholu v noci, reaguje na cyklus světla a tmy (Mauriz et al. 2013; Hardeland et al. 2011; Pereira et al. 2020; Dubocovich et al. 2010). Rytmy melatoninu a serotoninu jsou během dne a noci v opačných fázích (Dubocovich et al. 2010; viz obr. 3 a 4). Serotonin má cirkadiánní rytmus s nočním minimem a poledním maximem (Quay 1963). Jakmile je melatonin vyloučen, vstupuje do krevního oběhového systému a navazuje se na albuminy (Morin et al. 1997). Krevním řečištěm cestuje a působí na různé oblasti těla, aby dosáhl žádoucích fyziologických reakcí. Díky své amfifilní povaze, tedy že jeho molekuly jsou jak hydrofilní, tak hydrofobní, má melatonin vysokou dostupnost v celém těle (Ng et al. 2017). Hladiny na albuminy nenavázaného melatoninu se shodují s hladinami melatoninu ve slinách. To může pomoci při odhadování kolik melatoninu je v těle, krvi, přítomno k navození spánku. Faktory jako věk či zánět může zvyšovat množství albuminů v krvi, a tím snížit přístupnost melatoninu, který se na albuminy naváže. Toto zjištění může ovlivnit účinnost suplementace melatoninu a farmakologických intervencí pro regulaci spánkových vzorců a dalších fyziologických procesů (Quay 1963).

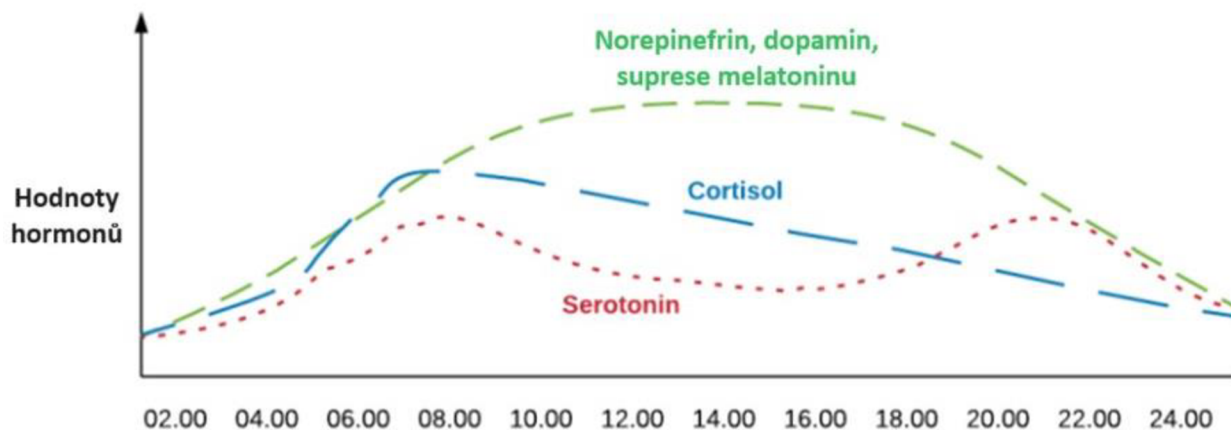
Je pod kontrolou suprachiasmatického jádra, centrálního cirkadiánního pacemakeru. Díky své vysoké hustotě receptorů v tomto pacemakeru melatonin synchronizuje endogenní cirkadiánní rytmus, ovlivňuje jejich fázování a podporuje spánek. Navíc melatonin ovlivňuje

periferní oscilátory, receptory mimo SCN, a přispívá ke koordinaci buněčných hodin modulací využití jádrového pacemakerového proteinu. Jeho role v regulaci cyklu spánku a bdění a dalších cirkadiálních rytmů je zásadní pro fyziologickou harmonii (Mauriz et al. 2013; Hardeland et al. 2011). Má různé fyziologické funkce, mezi ně můžeme zařadit antioxidantní funkci, antiapoptotickou signalizační funkci, která se projevuje během ischemie a funkce posílení imunity (Pandi-Perumal et al. 2006). Receptory melatoninu hrají důležitou fyziologickou roli ve spánku, úzkosti, bolesti a cirkadiálním rytmu a mohou se podílet na patogenezi neurodegenerativních onemocnění (Ng et al. 2017).

Cirkadiální buňky v suprachiasmatickém jádře hypotalamu regulují syntézu a uvolňování melatoninu prostřednictvím multisynaptické dráhy v epifyze. Melatonin je také syntetizován v sítnici a zdá se, že hodinový mechanismus uvnitř sítnice sám řídí rytmus melatoninu v této tkáni (Tosini a Menaker, 1998; Tosini et al., 2007). Jak v epifyze tak v sítnici je hodinový rytmus nastaven na 24hodinový cyklus fotoperiody. Venkovní světlo je snímáno skupinou gangliových buněk sítnice obsahujících fotopigment melanopsin, který přenáší fototické podněty do SCN přes retinohypotalamický trakt (Berson a kol., 2002). Rytmus melatoninu je důsledkem regulace syntetických enzymů hormonu, které jsou vysoce aktivní v noci



Obr. 3: Cirkadiální rytmus hormonů melatonin, serotonin a kortizol během dne. Serotonin je přítomen hlavně ve dne, zatímco melatonin je přítomen v noci a v době těsně před usnutím. Kortizol má vrchol krátce po probuzení (Neberich a Opferkuch 2021).



Obr. 4: Hodnoty hormonů dopamin, serotonin, kortizol a hodnoty suprese melatoninu během dne u lidí (Gleasure 2020).

3.4 Faktory ovlivňující spánek

Denní světlo je sice hlavním spouštěčem prostředí přicházejícím z vnějšího prostředí, které spánek ovlivňuje, ale není jediné. Faktory jako je umělé osvětlení, zvuk, teplota a noční aktivita (posun ve vzorcích aktivity; aktivita během času odpočinku) mohou ovlivnit trvání a fragmentaci spánku. Například noční umělé osvětlení, vyšší teploty vzduchu, větší noční aktivita a vyšší hluk mají negativní dopad jak na řadu volně žijících druhů, tak i lidí, zájmových a hospodářských zvířat. Tyto negativní vlivy snižují REM spánek a celkový čas spánkem strávený, zvyšují latenci spánku a bdělost. Studie realizované na lidech i na zvířatech ukázaly, že kvalita spánku a jeho funkce jsou ohroženy, za přítomnosti vyšší než běžné úrovně vnějších faktorů, jako je světlo, zvuk a teplota. Ve studii, která zkoumala hodnoty těchto faktorů zjistili, že i přes měnící se hodnoty během dne byly průměrné hodnoty zvuku stanoveny na 63,9 dB, přičemž rána byla hlasitější než odpoledne. Průměrná teplota během pozorování byla 19,9 °C, kdy výrazné změny probíhaly a začátku a konce dne. Průměrný den obsahoval 12hodin a 46 minut světla. Jak kladné, tak i záporné odchylky od naměřených hodnot měli vliv na spánek a fyziologické procesy, které jsou na spánku závislé (Schork et al. 2022a). Senzorické prahy jedinců nejsou pevně dané a jsou individuální. Mohou se měnit a přizpůsobovat i během bdělosti. Během spánku mohou jedince ovlivnit různé smyslové vjemy, jako jsou zvuky v domácnosti (otevírání dveří), doteky a vůně, které jsou během dne běžné (Siegel 2008). Okolní prostředí může spánek rušit, a to buď přímým ovlivněním, nebo produkcí stresových reakcí, které narušují kvalitu spánku. Je známo, že stres sám o sobě je hlavní příčinou narušení spánku a nespavosti u lidí, a z předpokladů vyplývá, že může mít podobné dopady na spánek i u psů. Stresové

události vedou k produkci kortizolu na hladiny, které následně inhibují spánek. Výsledkem je zpožděný nástup spánku a zvýšení četnosti epizod bdění během spánkových cyklů. I sekrece kortizolu, hormonu, který je se stresem spojován, je modulována cirkadiánními rytmy a má střídavý cyklus s melatoninem (*obrázek 1*). Sekrece kortizolu je důležitá během probouzení, a naopak sekrece melatoninu při usínání (Schork et al. 2022a).

Hlavním externím faktorem, který moduluje spánek, je světlo. Přítomnost i nepřítomnost světla je důležitá pro podporu nástupu spánku i jeho odeznění. Světlo ovlivňuje jedince nejen v podobě slunečního záření, ale i v podobě světla s různými vlnovými délkami, jako je světlo modré (430-500 nm), které nejčastěji vyzařují umělé světelné zdroje. Delší doba trvání světelné části dne, a expozice slunečnímu záření, navozuje intenzivnější a kvalitnější spánkové cykly v noci. Po narušení spánkových vzorců jedince expozicí světla, uměle vytvořeného, během tmavé části dne je jedinec spánkově deprivován. Spánkový tlak motivuje tělo k odpočinku v jinou denní dobu, než je jedinec zvyklý. Toto může vést k narušení cirkadiánních rytmů (Schork et al. 2022a).

Spánkový režim u psů ovlivňuje také aktivita před spánkem, načasování a místo spánku. Ve studii Bunford et al. (2018) bylo prokázáno, že po aktivním dni psi spali více a během noci strávili více času NREM a REM spánkem a vykazovali rozdíly ve struktuře spánkových cyklů, vše v závislosti na místě spánku. Spánek doma ve srovnání s novým místem vedl k vyšší kvalitě a kvantitě spánku a účinněji zmírňoval únavu. Místo spánku má významný vliv na spánkové návyky psů. Psi spící doma strávili spánkem 80 % noci, zatímco psi spící venku na dvoře 70 % a psi spící venku v neoploceném prostoru 60 % noci. Rozdíly mezi vnitřním a venkovním prostředím mohou naznačovat množství nových podnětů a kvalitu protektivního chování psů během spánku. Tyto faktory mohou ovlivnit preferenci psů pro určitá místa spánku (Bunford et al. 2018). Polohy při spánku a místa, kde pes spí, mohou indikovat pohodu zvířete. Na příklad známky úzkosti se mohou projevit v pozicích, které umožňují rychlý únik (Kinsman et al. 2020). Mnoho šelem si obecně vybírá bezpečná místa pro spaní, což může být velice individuální (Rechtschaffen 1998)

3.4.1 Člověk, pes a spánek

Během posledních několika desetiletích se psi ukázali jako vynikající modely lidského chování, díky jejich adaptaci na stejné ekologické prostředí jako člověk (Miklósi a Topál 2013; Kis et al. 2017a; Hare a Tomasello 2005). Psi se evolučně přizpůsobili lidskému sociálnímu prostředí, a tak vykazují několik sociálně-kognitivních dovedností člověka (Kis et al. 2017a). Psi jsou schopni rozlišovat mezi různými lidskými emočními projevy (Nagasawa et al. 2011; Racca et al. 2012) a ty ovlivňují jejich chování ve vybraných situacích (Buttelmann a Tomasello 2012; Merola et al. 2012; Turcsán et al. 2014). Bylo dokonce prokázáno, že lidské emoce jsou pro psy nakažlivé (Sümegei et al. 2014; Joly-Mascheroni et al. 2008). Díky dlouhodobé koexistenci jsou lidé schopni připisovat emoce výrazům obličeje psů (Kujala et al. 2017) a vokalizacím (Faragó et al. 2014). I psi si vyvinuli specializované dovednosti pro vnímání a interpretaci lidského sociálního a komunikačního chování. Tyto dovednosti jsou mnohdy pružnější a podobnější než schopnosti jiných zvířat, která jsou fylogeneticky blíže příbuzným lidem, jako jsou šimpanzi a další velcí lidoopi (Hare a Tomasello 2005).

Až donedávna byla tato tvrzení založena hlavně a pouze na bdělém chování psů. Nicméně nedávný výzkum kognice psů začal zkoumat fungování mozku psů nejen v bdělém stavu (Kujala et al. 2013; Andics et al. 2014) ale i ve spánku (Kis et al. 2017a; 2014) což může vést k novým poznatkům ve vztahu mezi člověkem a psem. Nedávné výzkumy spánkového chování majitelů domácích zvířat odhalily, že domácí mazlíčci hrají ve spánku svých majitelů stejně významnou roli jako v jejich bdělém životě (Smith et al. 2017; Thompson a Smith 2014). U psů je pozorována slabší cirkadiánní regulace spánku než u lidí, která umožňuje větší flexibilitu aktivního chování s ohledem na lidi. Díky tomu mají větší přizpůsobivost k měnícím se rutinám svých majitelů a snadněji si na ně zvykají. Předpokládá se, že denní aktivita domácích psů je odrazem jejich adaptace na člověka, jelikož u většiny ostatních šelem existují důkazy pro noční, soumravnou nebo arytmičnou aktivitu. Typická denní aktivita psů je u ostatních šelem pozorována vzácně (Bódizs et al. 2020).

Pes a člověk spolu sdílí evoluční historii a sociální prostředí již od procesu domestikace (Bódizs et al. 2020). Od dob Pleistocénu byla zvířata, obzvláště pes, v různých kulturách uznávána pro jejich schopnost pomáhat lidskému přežití, zdraví a léčení (Smith et al. 2017). Z historických záznamů lze vyčíst, že hlavním posláním psů byla především ochrana lidí, majetku nebo spirituální ochrana. Kvůli teplu a ochraně před zlými duchy spali se svými psy (a/nebo dingy) například domorodí Australané. Pastevci v severní Keni také spali v těsné blízkosti svých hlídacích psů, kteří měli za úkol odhánět šelmy a upozorňovat je na nájezdníky. Naopak v předindustriální Anglii byli

psi umístování mimo prostory sloužící ke spánku za účelem ochrany obyvatel uvnitř domovů (Smith et al. 2017).

Polovina majitelů psů a koček uvádí, že sdílí postel nebo ložnici se svými mazlíčky (Smith et al. 2017). Společné spaní člověka a psa (tj. když pes a člověk spí ve stejné ložnici) ovlivňuje lidské spánkové vzorce. Z pozorování lidí během společného spaní je patrné, že společný spánek ovlivňuje kvalitu spánku u obou pohlaví, zejména pak u žen (Hoffman et al. 2020). Při zaměření na pohyby během společného spánku psa a člověka byla polovina všech lidských pohybů současná s pohyby psa, zatímco pouze 18 % pohybů psů pobíhalo s pohyby člověka. To ukazuje, že psi mají větší vliv na pohyby lidí během spánku než naopak. Psi také byli aktivní v posteli téměř třikrát častěji než jejich majitelé, což mělo za následek nižší efektivitu spánku u lidí, obzvláště u více aktivních psů (Hoffman et al. 2020). Přítomnost domácích mazlíčků v ložnicích, odráží jejich samotné postavení jakožto důvěrných či blízkých rodinných příslušníků. Někteří i naznačují, že umožnění domácímu mazlíčkovi sdílet pánovu postel ho povyšuje nad lidské děti, kterým je obvykle v noci zakázán vstup do rodičovské ložnice zakázán (Thompson a Smith 2014). Je pravděpodobné, že i spánek psů je také ovlivněn spánkem lidí (Kinsman et al. 2020).

Jemné mluvení, jemné hlazení dlouhými hladkými tahy, tiché hraní a drbání těla a uší je označováno jako pozitivní sociální interakce mezi psem a člověkem. Během pozitivní interakce mezi člověkem a zvířetem se výrazně mění hodnoty některých hormonů jak u lidí, tak i u psů. V rámci této interakce se zvyšují hladiny b-endorfinu, oxytocinu, prolaktinu, kyselina fenyloctové a dopaminu. Tyto hormony jsou spojeny s různými funkcemi souvisejícími s bondingem, radostí úlevou od stresu a sociálním chováním. Například b-endorfin se podílí na učení, paměti, chování při krmení a zmírňování stresu. Oxytocin podporuje intimní vazby a je spojen se sociálním, mateřským a sexuálním chováním. Prolaktin potlačuje sexuální chování a podporuje vazby spojené s rodičovským chováním. Kyselina fenyloctová je metabolit fenyletylaminu, který je spojen s příjemnými interakcemi. Dopamin je spojen s příjemnými pocity, vzrušením a úlevou od stresu. Naopak hormon kortizol u lidí během pozitivní interakce klesá, což svědčí o snížení stresu. Kortizol se obecně uvolňuje během stresu a jeho pokles naznačuje jeho zmírnění. Studie však zjistila, že u psů se hladina kortizolu zvyšuje. Důvodem zvýšení kortizolu u psů během pozitivní interakce by mohlo být to, že nové prostředí, kterému byli v průběhu experimentu vystaveni, je pro některé psy stimulující až stresující. Důsledkem zvýšení hladiny kortizolu u psů během pozitivní interakce by mohl být projev stresu nebo vzrušení v reakci na nové prostředí nebo interakci samotnou. Tato fyziologická reakce se může u jednotlivých psů lišit v závislosti na jejich temperamentu a

předchozích zkušenostech, což může ovlivnit jejich celkový prožitek během interakce. Celkově tyto hormonální změny přispívají k fyziologickým reakcím spojeným s pozitivní interakcí mezi člověkem a zvířetem, podporují sblížení, zmírnění stresu a pohodu lidí i zvířat (Odendaal a Meintjes 2003).

3.5 Spánek psů

Pes domácí (*Canis familiaris*) projevuje všechny charakteristické behaviorální a fyziologické znaky spojené se spánkem (Bódizs et al. 2020). Psi mají denní cirkadiánní rytmus s polyfázickým spánkem, což znamená, že vrchol aktivity nastává během dne a většina spánku je soustředěna do období noci, i přesto jsou periody spánku přítomny i během dne (Mondino et al. 2021; Schork et al. 2022a; Bódizs et al. 2020). Podobě jako u lidí je pro ně charakteristická spánková homeostáza, (Bódizs et al. 2020) která je cirkadiálně řízená (Kinsman et al. 2020). Spánková homeostáza je tělesný mechanismus regulace potřeby spánku. Na základě délky předchozí bdělosti reaguje změnami intenzity a délky spánku a je charakterizovaný kumulací spánkového tlaku. U savců označuje přísně regulovaný proces spánku, při němž se s rostoucí délkou předchozí bdělosti hromadí spánkový tlak (Allada et al. 2017).

Psi jsou aktivní primárně v denních hodinách, což je odborně nazýváno diurnální (denní), tedy, že se opakuje každých 24 hodin aktivní režim. U psů můžeme pozorovat i poruchy spánku jako nespavost nebo i poruchy paměti spojené s nedostatečným spánkem (Bódizs et al. 2020).

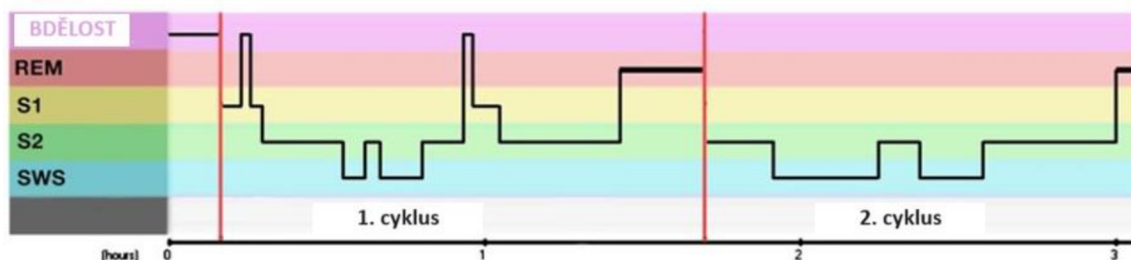
Spánek je ovlivněn biologickými faktory, jako je věk, pohlaví a úroveň aktivity, ale také faktory prostředí, jako je doba krmení, sociální interakce, pozitivní a negativní emoční zážitky a denní rutina jejich majitele (Schork et al. 2022a). Struktura bdění a spánku u psů je socio – ekologicky a environmentálně tvarovaná, jelikož je jejich život z velké míry ovlivněn soužitím s lidmi a dalšími živočichy (Bódizs et al. 2020).

Samotná doba spánku se snižuje se zmenšující se velikostí těla, ale přesněji se dá doba spánku vztáhnout na rychlost metabolismu, konkrétně na rychlost metabolismu mozku, a ne na velikost těla samotného. Masožravci a všežravci, jako pes, mají kvůli sníženému riziku predace a zvýšenému příjmu kalorií menší potřebu prodlužovat dobu bdění. To vede k optimalizaci doby spánku, protože není tak silný selektivní tlak na prodloužení doby bdění. Obecně však platí že malí savci, mezi které psa řadíme, tráví během života v průměru méně času spánkem než savci větší (Savage a West 2006). Průměrná doba spánku psa domácího během 24hodinového cyklu je 10.1 hodin (Savage a West 2006; Kinsman et al. 2020), z nasbíraných dat je patrné, že se hodnoty pohybují od 7.7 až 16 hodin (Campbell a Tobler 1984). Vědci se však neshodují zda 21 % ze dne,

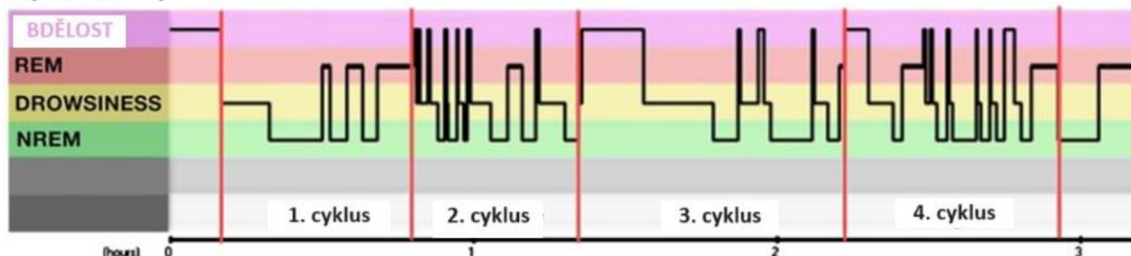
během kterých psi projevují znaky ospalosti/spánku (*drowsiness*) se dají označit jako lehký spánek nebo přechodný stupeň. Tento fakt ovlivňuje celkovou výslednou dobu strávenou spánkem (Bódizs et al. 2020). Průměrně trvá každý spánkový cyklus 20 minut, s tím, že dřimota (*drowsiness*) a NREM spánek zabírají přibližně dvě třetiny této doby a REM spánek zabírá třetinu zbylou (Mondino et al. 2021).

Tím, že psi mají polyfázický spánek jsou jejich spánkové cykly více fragmentované a narušované častým probouzením. Na rozdíl od lidí nemají psi jasně ohraničenou/oddělenou posloupnost NREM a REM spánku, kdy REM spánek cyklus ukončuje a po něm ihned následuje NREM spánek, který zároveň nový cyklus spánku začíná. Naopak psi, a další savci, se častěji probouzejí po REM spánku (viz obr. 5), což může odrážet evoluční adaptaci k omezení doby strávené ve zranitelném stavu. Pro ucelené sledování psího spánku a rozpoznání spánkového cyklu byla ve studii Reicher et al. stanovena různá kritéria: (1) spánkový cyklus musí obsahovat alespoň 6 minut NREM spánku, (2) jestliže bude spánek přerušen na více než 5 minut bude další cyklus brán jako začátek nové periody spánku, (3) pokud spánkový cyklus skončil fází REM delší než 3 minuty a následovalo probuzení (jakékoli délky), bude následující doba spánku rovněž definována jako další spánkový cyklus (Reicher et al. 2021).

Spánek lidí



Spánek psů



Obr. 5: Tříhodinový záznam spánku u člověka a psa. Z důvodu velkého množství probouzení a krátkým fázím REM, je spánkový cyklus psa definován jinak než u lidí (viz odstavec výše) (Reicher et al. 2021).

Spánkový režim je spojen i s věkem psa. Psi starší 1,5 roku spí v průměru 60 až 80 % noci, typicky definováno jako čas mezi osmou hodinou večerní a osmou hodinou ranní, a 3–28 % dne mezi osmou hodinou ranní a osmou hodinou večerní. Spánkové cykly u psů mladších 1,5 roku jsou z velké části neznámé. Starší psi mají tendenci spát více během dne i noci a projevují kratší, avšak častější epizody spánku během dne (Kinsman et al. 2020).

Nesouvisejíc s věkem či plemennou příslušností se makrostruktura spánku mění po prožití jak pozitivní, tak negativní sociální zkušenosti. Hlavní změny se týkají relativního trvání REM spánku a spánkové latence. Zajímavé je, že u psů je tento efekt opačný než u lidí: po negativní zkušenosti se u psů prodlužuje relativní doba REM spánku a zároveň se zkracuje jejich spánková latence (Kis et al. 2017a).

3.5.1 Vliv spánku na výcvik a učení (život) psa

Spánek prospívá k upevnění nově nabytých vzpomínek (Walker a Stickgold 2005; Rasch et al. 2009; Born et al. 2006). A jak již bylo zmíněno, spánek napomáhá při procesech spojených s pamětí a učením (Savage a West 2006). Předchozí negativní i pozitivní emoční podněty, zejména způsobené lidmi, ovlivňují následnou fyziologii a trvání spánku u psů a tím pádem i kvalitu jejich výkonu (Kis et al. 2017a; Kinsman et al. 2020). Ovlivněná je zejména délka REM fáze a latence spánku podobně jako u lidí. Změny v hodnotách u psů jsou však opačné než ty u lidí. Psi, u kterých došlo k interakcím s negativním dopadem, mají kratší spánkovou latenci, zvýšené relativní trvání REM fází a vykazují přerozdělení spánkových fází (Kinsman et al. 2020).

Procesy, jako je učení, zahrnují změny uvnitř neuronů nebo ve spojeních mezi již existujícími neurony, jinak zvanou reorganizaci. Tyto procesy probíhají primárně v době, kdy jedinec spí. (Savage a West 2006). Proto učení nového úkolu ovlivňuje jak REM, tak NREM fáze spánku psa. Změny v těchto fázích spánku predikují budoucí výkon psa v nově naučeném úkolu, což dokazuje vztah mezi spánkem a konsolidací (utváření) paměti (Kinsman et al. 2020). Různé činnosti mají různý krátkodobý a dlouhodobý vliv na konsolidaci paměti u psů a ukázalo se, že učení se novým příkazům může u psů ovlivnit spektrum EEG během spánku, které předpovídalo výkonnost paměti. Výsledky ukázaly zvýšení aktivity delta během spánku NREM a zvýšení aktivity theta během spánku REM po učení. Tyto změny naznačují, že učení příkazů u psů ovlivňuje spánek REM i NREM, které jsou tradičně spojovány s nedeklarativní a deklarativní konsolidací paměti. Spánek i některé činnosti v bdělém stavu pozitivně ovlivňují tvorbu dlouhodobé paměti u psů, zatímco učení

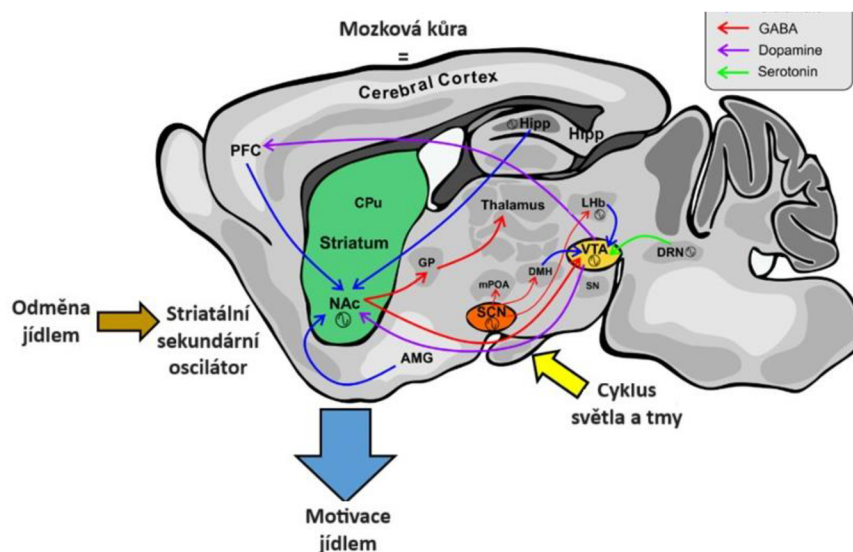
nesouvisejících úkolů během retenčního intervalu konsolidaci paměti bránilo. U psů, kteří během retenčního intervalu spali, nedošlo po spánku k okamžitému zlepšení výkonu. Vykazovali však lepší výkon v dlouhodobé paměti, což naznačuje, že ke konsolidaci paměti došlo během jejich obvyklého nočního spánku doma. Psi, kteří se během retenčního intervalu věnovali procházkám, nevykazovali okamžité zlepšení výkonu po ukončení této aktivity. Jejich výkon v dlouhodobé paměti byl však výrazně vyšší, což naznačuje, že se v bdělém stavu také nenarušuje tvorba dlouhodobé paměti. Psi, kteří se během retenčního intervalu učili nesouvisející úkoly, nevykazovali zlepšení výkonu bezprostředně po ukončení učení a nezlepšili se ani po týdnu. To naznačuje, že rušivá zkušenost s učením brání konsolidaci paměti pro dříve naučené informace. Psi, kteří si během retenčního intervalu hráli, vykazovali bezprostředně po hře pokles výkonu. V hodnocení dlouhodobé paměti však dosahovali lepších výsledků, což naznačuje, že hra nenarušila konsolidaci paměti, ale mohla ovlivnit jiné kognitivní oblasti (Kis et al. 2017b).

Studie na zvířatech ukázaly, že REM spánek se zvyšuje po učení komplikovaných procedurálních úkolů a že nedostatek REM spánku, způsobený probuzením během specifických časových oken REM spánku po učení snižuje následnou výkonnost v daném úkolu (Rasch et al. 2009; Peigneux et al. 2001). Konsolidace motorických dovedností se primárně odehrává během konce druhé poloviny spánku, která je charakteristická vysokým množstvím REM spánku, závisí na vysoké cholinergní aktivitě. Studie na zvířatech ukazují, že potlačení cholinergní neurotransmise během REM spánku po učení zhoršuje paměť těchto nově naučených úkolů. (Rasch et al. 2009).

Ačkoli je konsolidace deklarativní paměti, vzpomínky na události a fakta, závislé na hippocampu, závisí zejména na NREM a na nízké cholinergní aktivitě po učení. Dlouhodobý rozvoj dovedností je spojen s REM spánkem po tréninku, během kterého se cholinergní tonus vrací na úroveň podobné probuzení (Rasch et al. 2009). Hipokampus primárně hraje významnou roli při konsolidaci krátkodobé paměti v dlouhodobou a je také spojen s prostorovou pamětí a kognitivním mapováním. Je to klíčová mozková struktura, která se podílí na tvorbě paměti a prostorového poznávání. Je součástí limbického systému a nachází se v mediálním spánkovém laloku. V případě léze hipokampu mohou vést k poruchám v předvedení úloh prostorové paměti a v úlohách s opožděnou reakcí, což je kognitivní test, který hodnotí schopnost zvířete uchovat a zapamatovat si informace v určitém časovém intervalu. Kromě toho se hipokampus podílí na rozpoznávání prostorových scén a kódování informací o objektech a místech uchovávaných v krátkodobé paměti. Je propojen s dalšími mozkovými strukturami, jako je amygdala (Kowalska 2000).

Motivace je velikou součástí jak výcviku, tak výchovy psů. Je to komplexní vlastnost, která pohání jednotlivce k jednání s cílem dosažení určených cílů. Obvykle odkazuje na ochotu

investovat zdroje (čas nebo úsilí/energii) za účelem získání odměny nebo vyhnutí se trestu. Mnoho oblastí mozku souvisejících s motivací a přijímání odměn, obsahuje geny cirkadiálních hodin. Cirkadiální systém řídí reakce přirozené (*natural rewards*) i nepřirozené odměny (*non-natural rewards*). Přirozené odměny jsou evolučně a životně důležité pro přežití, reprodukci, kondici a uspokojování základních biologických potřeb. U všech zvířat je jídlo nejsilnější přirozenou odměnou (*natural reward*). Touhu po jídle zprostředkovává dopaminergní a serotonergní přenos v kortikolimbických okruzích (viz obr. 6). Hédonické odměny, ty vyvolávající příjemný pocit, mají za následek mozkové vzorce, které podněcují touhu a dosahování cílů. Cirkadiální rytmus ovlivňuje motivaci a chování spojené s odměnou u savců, což může být klíčové i pro trénink psů. Tato poznání naznačují, že motivace k práci za odměnu, zejména za potravu, je větší během aktivní fáze cirkadiálního cyklu. Trenéři a majitelé psů mohou tuto informaci využít k plánování tréninkových sezení tak, aby se co nejlépe využila přirozená motivace psů a aby byly efektivnější. Porozumění interakci mezi cirkadiálním rytmem, motivací a odměňovacím systémem může vést k vývoji tréninkových metod, které lépe využívají těchto biologických mechanismů k dosažení požadovaného chování u psů (Acosta et al. 2020).



Obr. 6: Mozkové okruhy zapojené do cirkadiální motivace k odměně za jídlo (Acosta et al. 2020.)

3.6 Poruchy spánku a spánková deprivace

Důsledkem dlouhodobého nedostatku spánku zvířat mohou být vážné fyziologické změny. Potkani umírají asi po dvou až třech týdnech úplného nedostatku spánku (Rechtschaffen 1998). U některých druhů rodu *Drosophila* je spánkovou deprivací způsobeno závažné poškození mozkových buněk (Savage a West 2006). Celkově spánková deprivace zhoršuje kognitivní a fyzické schopnosti, snižuje reaktivitu imunitního systému, zvyšuje citlivost na bolest, zvyšuje také riziko obezity a riziko kardiovaskulárních chorob (Mondino et al. 2021). Problémy se spánkem včetně nespavosti a spánkové apnoe mohou dále narůstat na závažnosti, pokud jim je organismus neustále vystavován. Přítomnost poruch spánku způsobuje zvýšení dysfunkce osy hypotalamus-hypofýza-nadledviny (HPA), která reguluje stresové reakce a mnoho dalších procesů v těle. Jelikož může být narušení spánku samo o sobě považováno za stresor, ohrožuje homeostázu jedince přetížením funkcí nadledvin, potlačením imunity a může být odpovědný za depresivní stavy a zvyšuje neschopnost vyrovnat se se stresory (Schork et al. 2022a). Další problémy, které nedostatek a omezení spánku způsobuje, jsou úzkosti spojené se špatnou emoční regulací, psychomotorickými a senzomotorickými poruchami, agrese a špatnou schopností vyrovnat se se stresovými podněty, což může dále zhoršovat dopady ztráty a nedostatku spánku na kvalitu života poškozeného jedince (Kinsman et al. 2020). Tím, že je spánek regulován homeostaticky obvykle následuje kompenzace ztraceného spánku. Odrazový spánek je pojem vyjadřující kompenzační prodloužení délky nebo intenzity spánku po období spánkové deprivace, ztraceného spánku, jehož cílem je obnovit normální spánkové vzorce a vyřešit nahromaděný spánkový dluh. Tento odrazový spánek téměř nikdy zcela nekompenzuje ztracený čas spánku, ale může být intenzivnější a hlubší než spánek normální. Nutkání spát po spánkové deprivaci může být tak silné až může být život ohrožující. Selektivní deprivace specifických fází spánku je často následována selektivními odrazy ztracené fáze, což zdůrazňuje fakt, že různá stádia spánku plní alespoň částečně odlišné funkce (Rechtschaffen 1998).

Spánková deprivace má negativní účinky na fyzické i psychické zdraví jedince. Může vést ke zhoršení kognitivních schopností, zvýšené úzkostnosti a snížené aktivitě. Je spojována s depresivními stavy a změněným stravovacím chováním což narušuje cykly spánku a bdění a tím ovlivňuje stravovací návyky a tím pádem i příjem energie. Mezi dopady spánkové deprivace na chování laboratorních psů patří zvýšená nečinnost, snížená motivace ke hře a sociálním interakcím, ostražitost a zvýšený čas strávený jídlem během dne. Další negativní ovlivnění spánku a přispívání ke spánkové deprivaci můžeme zařadit fragmentaci spánku, která způsobuje větší únavu zvířat menší schopnost reakce na své prostředí. Toto vše vede ke zhoršení welfare jedinců. I když

nedostatek spánku, spánková deprivace, bezprostředně neohrožuje život, může mít významné dlouhodobé zdravotní důsledky a může ohrozit celkovou pohodu. Proto je důležité se nedostatkem spánku zabývat a zmírnit ho, aby bylo možné udržet dobré zdraví a kvalitu života (Schork et al. 2022b).

3.6.1 Narkolepsie

Narkolepsie je chronická spánková porucha, která postihuje jak lidi, tak i zvířata (Tonokura et al. 2007). Tato porucha není progresivní ani život ohrožující, ale klinické příznaky narkolepsie přetrvávají po celý život (Nishino and Mignot 1997). Mezi ně můžeme zařadit nadměrnou ospalost během dne, spánkové paralýzy, hypnagogické halucinace, krátkou spánkovou latenci a kataplexií, což je náhlá ztráta svalového tonu v důsledku emocionální reakce (Nishino et al. 2000a; 2000b). Narkolepsie se může vyskytovat ve formách dědičných i nedědičných, jinak označováno pojmy familiální a sporadická. Obě formy se vyskytují u lidí i psů a obě jsou u psů spojovány s deficitem neurotransmisy hypokretin/orexin (Ripley et al. 2001; Nishino et al. 2001; Peyron et al. 2000; Lin et al. 1999). Systém hypokretin/orexin je hypotalamický neuropeptidergický systém, který reguluje příjem potravy, energetickou homeostázu, autonomní procesy, spánek a bdění (Sutcliffe a de Lecea 2002; Sakurai 2002).

Narkolepsie byla studována u různých plemen psů. U skupiny malých nepříbuzných pudlů, vykazujících příznaky zjistili, že potomci těchto jedinců nevykazují žádné příznaky narkolepsie (Baker et al. 1982). V případě bíglů a jezevčků také nebyla pozorována vývojová narkolepsie u potomstva, což naznačuje, že v těchto plemenech je narkolepsie pravděpodobně získaná, sporadická, a může být ovlivněna genetikou a životním prostředím. Významné je pozorování v chovném programu čtyř narkoleptických dobermanů. Všechny potomky dvou postižených rodičů postihla kataplexie, což indikuje dědičnost této nemoci. Tato familiální dědičnost byla prokázána u dobermannů a labradorských retrívrů (Foutz et al. 1979).

Familiální, dědičná a méně častá, narkolepsie je způsobena mutací jediného genu, který se dědí a ovlivňuje funkci hypokretinového (orexinového) receptoru typu 2 a tím narušuje postsynaptickou hypokretinovou neurotransmisy (Hungs et al. 2001; Lin et al. 1999). Nejčastěji postižená plemena touto mutací jsou doberman a labradorští retrívři. Aby došlo k předání této vady na potomky, oba rodiče musí narkolepsií trpět. V případě, kdy jeden z rodičů bude přenašeč nebudou postižena všechna štěňata ale pouze 25 procent (Foutz et al. 1979). V případě familiální

narkolepsie se příznaky objevují nejdříve u čtyřtydenních jedinců a vždy se objeví do 6 měsíců (Riehl et al. 1998).

Sporadická, nedědičná, narkolepsie je způsobována nedostatečnou produkcí hypokretinových peptidů, nikoli mutací genu, pravděpodobně v důsledku postnatální smrti hypokretinových neuronů (Ripley et al. 2001).

Psi trpící narkolepsií jsou během dne méně aktivní a ospalejší než psi zdraví stejného plemene a věku (Nishino et al. 2000b). Rozdíl však nemusí být vždy zcela zřejmý v případě kdy si zdraví psi zdímnou několikrát během dne. Abnormální spánkové vzory nemocných psů lze identifikovat pomocí EEG nebo EMG, kde jsou viditelné charakteristické fragmentace vzorců spánku a bdění. Narkoleptičtí psi častěji přechází z bdělého stavu do spánku a nejsou schopni zůstat bdělí po dlouhou dobu. To vše má za následek kratší spánkovou latenci (Tonokura et al. 2007).

Narkoleptičtí psi trpí kataplexií ve formě atak. Spouštěčem kataplektické ataky je silná pozitivní emoce v reakci na oblíbené jídlo nebo při vášnivém hraní. Ataka často začíná kolapsem zadních končetin a následným poklesem krku. Pes se zhroutlí k zemi a zůstane nehybný na dobu několika sekund až minut. Mnohdy se psi snaží vůli atace zabránit. Tito jedinci se kymáčí ze strany na stranu a pokouší se stavět na zadní kolabující končetiny. Atace se však nelze plně ubránit a po upadnutí do nehybného stavu zůstávají jedinci v plném vědomí s otevřenýma očima, se kterýma jsou schopni sledovat pohybující se předměty. Ataky mohou být přerušeny různými stimuly. Zafungovat může volání jména psa, pohlazení či poplácání po těle. Pokud ataka přetrvává déle, než dvě minuty pes usíná a projevuje znaky REM fáze – rychlý pohyb očí, cukání svalů a končetin. Na rozdíl od ostatních záchvatových stavů jsou svaly během kataplexe uvolněné, neobjevuje se slinění, urinace ani defekace, která je přítomná u epileptického záchvatu, (Nishino 2005; Tonokura et al. 2003) zároveň se nemění srdeční ani dechové frekvence (Tonokura et al. 2003). Hodnoty dechové a srdeční frekvence se však mohou měnit v závislosti na probíhající REM fázi. U psů se mohou vyskytovat hypnagogické halucinace a spánková paralýza, neexistuje ale žádný objektivní způsob k zjištění, zda k nim opravdu dochází (Tonokura et al. 2007).

3.7 Jak pozitivně ovlivnit kvalitu spánku

Kvalitní spánek psů je pro jejich celkové zdraví a pohodu zásadní. Stejně jako lidé i psi potřebují klidný a nepřerušovaný spánek, aby si udrželi fyzické a duševní zdraví. Kvalitní spánek psa je důležitý pro různé fyziologické procesy, včetně obnovy tkání, imunitních funkcí a kognitivních procesů. Hraje také zásadní roli při regulaci nálady, chování a celkové hladiny energie. Jak již bylo naznačeno kvalitní spánek je nezbytný pro konsolidaci paměti a učení, což je důležité zejména pro výcvik a korekci chování psů. Dostatečný spánek je také nezbytný pro regulaci hormonů a metabolických procesů, což přispívá k celkovému zdraví a dlouhověkosti jedince. Proto je pro celkové zdraví a pohodu psů zásadní zajištění přístupu k pohodlnému a příznivému prostředí pro spánek (Woods et al. 2020).

Existuje několik způsobů, jak zvýšit kvalitu spánku psů. Pravidelné cvičení a poskytování fyzické i duševní stimulace psům během dne může zlepšit kvalitu a efektivitu jejich spánku. Pohodlné prostředí pro spánek spojeno s lepší kvalitou a kvantitou spánku a účinnější prevencí únavy. Známost prostředí, kde jedinec spí, je spojována s kratší spánkovou latencí, delší dobou trvání spánku, menší únavou a zvýšenou intenzitou spánku REM. Kvalita spánku psů je také ovlivněna délkou spánku. Spánek během noci přispívá ke kratší spánkové latenci a delší době strávené v hlubokém spánkem. Zajištění konzistentního a vhodného spánkového režimu psů, včetně dostatečného nočního spánku, napomáhá zlepšit jeho kvalitu (Bunford et al. 2018).

Podoba spánku a jeho trvání se mění v reakci na kladně i záporně emočně ovlivněných událostech způsobených lidmi (Kinsman et al. 2020). Pozitivní i negativní sociální interakce mohou ovlivnit fyziologické aspekty spánku psů. Mezi činnosti, které mohou mít pozitivní vliv na spánek psů a jeho kvalitu, patří aktivity, které podporují pozitivní emoce a sociální interakce, jako je mazlení, hraní a zajištění pohodlného a známého prostředí pro spánek (Varga et al. 2018). Pozitivní hra a sociální interakce jsou spojeny se zlepšením kvality spánku psů. Hra je také spojena s pozitivními afektivními stavy a welfare, protože vzniká pouze tehdy, když jsou podmínky optimální a snižuje tak stresové reakce psů (Schork et al. 2022b).

Spánek však není ovlivněn pouze vnějšími faktory. Souvisí a je ovlivňován individuálními charakteristikami psa jako je osobnost a temperament. Špatná kvalita spánku je spojována s větší úzkostí a horším duševním stavem jedince. Uvědomění jedinci mívají lepší spánkové návyky a udržují časnější a pravidelnější spánkové rytmy (Gray et al. 2002). Snížení ztráty spánku u psů kvůli počtu nočních probuzení a prodloužením doby strávené jídlem během dne může také zlepšit kvalitu jejich spánku (Schork et al. 2022b).

Pravidelná spánková hygiena před ulehnutím je užitečná pro vytvoření správného naladění na spaní a zvyšuje kvalitu spánku (Mondino et al. 2021). Kvalitu spánku můžeme také zvýšit vypínáním elektronických zařízení a světel, masáží nebo klidným pohazením psa při odpočinku a udržením správné teploty v místnosti, kde pes spí. Zvýšení denní aktivity a poskytování stimulace (enrichmentu) před spaním také napomáhá k lepší kvalitě spánku (Mondino et al. 2021). Kromě toho může k podpoře zdravého spánku psů přispět udržování stálého denního režimu, poskytování pravidelného pohybu a zajištění klidného a nestresujícího prostředí (Varga et al. 2018).

Pro zvýšení kvality spánku psů je důležité zajistit pravidelnou fyzickou a psychickou aktivitu, vytvořit známé a pohodlné prostředí pro spánek a dodržovat konzistentní spánkový režim, zejména zajistit dostatečný noční spánek. Všechny tyto faktory pozitivně ovlivňují kvalitu spánku psů (Bunford et al. 2018).

4. Závěr

Cílem práce bylo shromáždění informací o behaviorálních a fyziologických procesech spojených se spánkem u psa domácího a zdůrazňuje synchronizaci chování, fyziologie a metabolismu s cyklem světla a tmy, který ovlivňuje nejen spánek a bdění, ale i tělesnou teplotu, metabolickou regulaci, hormonální funkce a expresi genů. Práce si klade za cíl zmapovat problematiku psího spánku, a zejména to kolik času pes tráví spánkem během dne, jaká je jeho fyziologické potřeba toto chování vykonávat, a to i s ohledem na věk či plemennou příslušnost. Klade důraz na význam pravidelné fyzické a duševní aktivity, příjemného prostředí pro spánek a důsledného dodržování spánkového režimu pro zlepšení kvality spánku. Spánek je u psa zodpovědný za obnovu tkání, imunitní funkce, kognitivní procesy, regulaci nálady, chování a celkovou hladinu energie. Hraje také zásadní roli při konsolidaci paměti a učení.

Zmíněné faktory jsou důležité pro výcvik a výchovu psů, primárně však pro zdraví psů. Nedostatek spánku má vliv na celkové zdraví a dlouhověkost jedince, proto je důležité zajistit dostatečné množství spánku pro optimální fungování a komplexní zdraví. Umělé osvětlení, teplota, hluk či typ denní aktivity mohou mít vliv na kvalitu spánku. Dále pak může mít vliv na kvalitu spánku osobnost, temperament a emocionální prožitky samotného jedince.

Psi, stejně jako lidé, mají různé spánkové vzorce a cykly. Průměrná délka spánku domácích psů během 24hodinového cyklu je 10,1 hodiny, přičemž hodnoty se pohybují od 7,7 do 16 hodin (Campbell a Tobler 1984). Starší psi mají tendenci spát více ve dne i v noci, přičemž přes den mají kratší, ale častější spánkové epizody. Poruchy spánku, jako je nespavost a poruchy paměti, mohou postihnout i psy, a to v důsledku faktorů, jako je věk, pohlaví a vlivy prostředí. Je důležité si uvědomit, že spánkový režim psů je ovlivněn faktory, jako je aktivita před spánkem, načasování a místo spánku.

V neposlední řadě práce představuje důležitost potřeby odpočinku nejen v raných fázích ontogeneze na pozdější chování psů. Tato práce poukazuje na důležitost porozumění spánku a jeho benefitů. Což zahrnuje zkoumání fungování psího mozku během bdění i spánku a také vliv spánku na výcvik a procesy učení psa. Porozuměním těmto faktorům může být klíčové ke zlepšení welfare psa a k optimálnímu soužití či spolupraci mezi psem a jeho majitelem či trenérem.

Cílem každého majitele by mělo být zlepšování psychické a fyzické pohody psa a bez dlouhodobě kvalitního spánku není dosažení toho cíle možné.

5. Literatura

ACOSTA, Julieta, Diego A. GOLOMBEK a Patricia V. AGOSTINO, 2020. Circadian modulation of motivation-related behavior. *Sleep Science* doi:10.5935/1984-0063.20200006

ALLADA, Ravi, Chiara CIRELLI a Amita SEHGAL, 2017. Molecular Mechanisms of Sleep Homeostasis in Flies and Mammals. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* **9**(8), doi:10.1101/CSHPERSPECT.A027730

ANDICS, Attila, Márta GÁCSI, Tamás FARAGÓ, Anna KIS a Ádám MIKLÓSI, 2014. Voice-sensitive regions in the dog and human brain are revealed by comparative fMRI. *Current Biology* **24**(5), 574–578 doi:10.1016/j.cub.2014.01.058

ASSEFA, Samson Z, Montserrat DIAZ-ABAD, Emerson M WICKWIRE a Steven M SCHARF, 2015. The Functions of Sleep. *AIMS Neuroscience* **2**(3), 155–171 doi:10.3934/NEUROSCIENCE.2015.3.155

BAKER, Theodore L, Arthur S FOUTZ, Victoria MCNERNEY, Merrill M MITLER a William C DEMENT, 1982. Canine Model of Narcolepsy: Genetic and Developmental Determinants. *Experimental Neurology* **75**, 729–742 doi:10.1016/0014-4886(82)90038-3

BÁLINT, Anna, Huba ELEŐD, János KÖRMENDI, Róbert BÓDIZS, Vivien REICHER a Márta GÁCSI, 2019. Potential Physiological Parameters to Indicate Inner States in Dogs: The Analysis of ECG, and Respiratory Signal During Different Sleep Phases. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* **13** doi:10.3389/fnbeh.2019.00207

BECKWITH, Esteban J., Quentin GEISSMANN, Alice S. FRENCH a Giorgio F. GILESTRO, 2017. Regulation of sleep homeostasis by sexual arousal. *eLife* **6** doi:10.7554/ELIFE.27445

BLUMBERG, Mark S., John A. LESKU, Paul Antoine LIBOUREL, Markus H. SCHMIDT a Niels C. RATTENBORG, 2020. What Is REM Sleep? *Current Biology* **30**(1), R38–R49 doi:10.1016/j.cub.2019.11.045

BÓDIZS, Róbert, Anna KIS, Márta GÁCSI a József TOPÁL, 2020. Sleep in the dog: comparative, behavioral and translational relevance. *Current Opinion in Behavioral Sciences* **33**, 25–33 doi:10.1016/J.COBEHA.2019.12.006

BORBÉLY, A A, 1982. A Two Process Model of Sleep Regulation. *Human Neurobiology* **1**(3), 195–204 doi:10.1111/jsr.13598

BORBÉLY, A, Alexander, Peter ACHERMANN, TRACHSEL LORENZ a Irene TOBLER, 1989. Sleep Initiation and Initial Sleep Intensity: Interactions of Homeostatic and Circadian Mechanisms. *Journal of Biological Rhythms* **4**(2). doi:10.1177/074873048900400205

BORBÉLY, Alexander A., 2009. Refining sleep homeostasis in the two-process model: Editorial. *Journal of Sleep Research*. **18**(1), 1–2 doi:10.1111/J.1365-2869.2009.00750.X

- BORBÉLY, Alexander A. a Peter ACHERMANN, 1992. Concepts and models of sleep regulation: an overview. *Journal of Sleep Research* **1**(2), 63–79 doi:10.1111/J.1365-2869.1992.TB00013.X
- BORBÉLY, Alexander A., Serge DAAN, Anna WIRZ-JUSTICE a Tom DEBOER, 2016. The two-process model of sleep regulation: a reappraisal. *Journal of Sleep Research* **25**(2), 131–143 doi:10.1111/JSR.12371
- BORN, Jan, Björn RASCH a Steffen GAIS, 2006. Sleep to remember. *Neuroscientist* [online]. **12**(5), 410–424 doi:10.1177/1073858406292647
- BUCKLEY, Theresa M. a Alan F. SCHATZBERG, 2005. On the Interactions of the Hypothalamic-Pituitary-Adrenal (HPA) Axis and Sleep: Normal HPA Axis Activity and Circadian Rhythm, Exemplary Sleep Disorders. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism* **90**(5), 3106–3114 doi:10.1210/JC.2004-1056
- BUNFORD, Nóra, Vivien REICHER, Anna KIS, Ákos POGÁNY, Ferenc GOMBOS, Róbert BÓDIZS a Márta GÁCSI, 2018. Differences in pre-sleep activity and sleep location are associated with variability in daytime/nighttime sleep electrophysiology in the domestic dog. *Scientific Reports* **8**(1) doi:10.1038/S41598-018-25546-X
- BUTTELMANN, David a Michael TOMASELLO, 2012. Can domestic dogs (*Canis familiaris*) use referential emotional expressions to locate hidden food? *Animal Cognition* **137**–145 doi:10.1007/s10071-012-0560-4
- CAMPBELL, Scott S. a Irene TOBLER, 1984. Animal sleep: A review of sleep duration across phylogeny. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* [online]. **8**(3), 269–300 doi:10.1016/0149-7634(84)90054-X
- DEAK, Maryann C. a Robert STICKGOLD, 2010. Sleep and cognition. *Wiley interdisciplinary reviews. Cognitive science* **1**(4), 491–500 doi:10.1002/WCS.52
- DUBOCOVICH, Margarita L., Philippe DELAGRANGE, Diana N. KRAUSE, David SUGDEN, Daniel P. CARDINALI a James OLCESE, 2010. International Union of Basic and Clinical Pharmacology. LXXV. Nomenclature, Classification, and Pharmacology of G Protein-Coupled Melatonin Receptors. *Pharmacological Reviews* **62**(3), 343–380 doi:10.1124/PR.110.002832
- EBAN-ROTHSCHILD, Ada, William J. GIARDINO a Luis DE LECEA, 2017. To sleep or not to sleep: neuronal and ecological insights. *Current opinion in neurobiology* **44**, 132–138 doi:10.1016/J.CONB.2017.04.010
- FARAGÓ, Tamás, Attila ANDICS, Viktor DEVECSERI, Anna KIS, Márta GÁCSI a Ádám MIKLÓSI, 2014. Humans rely on the same rules to assess emotional valence and intensity in conspecific and dog vocalizations. *Biology Letters* **10**(1) doi:10.1098/RSBL.2013.0926
- FOUTZ, Arthur S, Merrill M MITLER, L CAVALLI-SFORZA a William C DEMENT, 1979. Genetic Factors in Canine Narcolepsy. *Sleep* **1**(4), 413–422 doi:10.1093/sleep/1.4.413
- GILLETTE, MU a SM ABBOTT, 2012. Biological timekeeping. *Sleep Medicine Clinics* **4**(2) doi:10.1016/j.jsmc.2012.06.001

GLEASURE, Rob, 2020. Circadian rhythms and social media information-sharing. *Lecture Notes in Information Systems and Organisation* **32**, 1–11 doi:10.1007/978-3-030-28144-1_1/COVER

GONZÁLEZ, Joaquín, Matias CAVELLI, Alejandra MONDINO, Claudia PASCOVICH, Santiago CASTRO-ZABALLA, Nicolás RUBIDO a Pablo TORTEROLO, 2020. Electrocortical temporal complexity during wakefulness and sleep: an updated account. *bioRxiv* **13**, 47-50 doi:10.1101/2020.02.20.958462

GRAY, Elizabeth K, David WATSON a Elizabeth GRAY, 2002. General and Specific Traits of Personality and Their Relation to Sleep and Academic Performance. *Journal of Personality* **70**(2) doi:10.1111/1467-6494.05002

HARDELAND, Rüdiger, Daniel P. CARDINALI, Venkatramanujam SRINIVASAN, D. Warren SPENCE, Gregory M. BROWN a Seithikurippu R. PANDI-PERUMAL, 2011. Melatonin—A pleiotropic, orchestrating regulator molecule. *Progress in Neurobiology* **93**(3), 350–384 doi:10.1016/J.PNEUROBIO.2010.12.004

HARE, Brian a Michael TOMASELLO, 2005. Human-like social skills in dogs? *Trends in Cognitive Sciences* **9**(9), 439–444 doi:10.1016/j.tics.2005.07.003

HOFFMAN, Christy L., Matthew BROWNE a Bradley P. SMITH, 2020. Human-animal co-sleeping: An actigraphy-based assessment of dogs' impacts on women's nighttime movements. *Animals* **10**(2) doi:10.3390/ani10020278

HUNGS, Marcel, Jun FAN, Ling LIN, Xiaoyan LIN, Richard A. MAKI a Emmanuel MIGNOT, 2001. Identification and functional analysis of mutations in the hypocretin (orexin) genes of narcoleptic canines. *Genome research* **11**(4), 531–539 doi:10.1101/GR.GR-1610R

CHEN, Lichao, Ritchie BROWN, James MCKENNA a Robert MCCARLEY, 2009. Animal models of narcolepsy. *CNS & neurological disorders drug targets* **8**(4), 296–308 doi:10.2174/187152709788921717

IMPROTA, Giovane Carreira, 2020. Annual variation of daily activity patterns and its dependence on photoperiod: a quick overview. *Sleep Science* **13**, 59-62 [online]. [vid. 2023-10-25]. ISSN 19840063. Dostupné z: doi:10.5935/1984-0063.20200015

IOTCHEV, Ivaylo Borislavov, Anna KIS, Borbála TURCSÁN, Daniel Rodrigo TEJEDA FERNÁNDEZ DE LARA, Vivien REICHER a Enikő KUBINYI, 2019. Age-related differences and sexual dimorphism in canine sleep spindles. *Scientific Reports* **9**(1) doi:10.1038/S41598-019-46434-Y

IOTCHEV, Ivaylo Borislavov, Vivien REICHER, Enikő KOVÁCS, Tímea KOVÁCS, Anna KIS, Márta GÁCSI a Enikő KUBINYI, 2020. Averaging sleep spindle occurrence in dogs predicts learning performance better than single measures. *Scientific Reports* **10**(1) doi:10.1038/S41598-020-80417-8

JIANG, Peng a Fred W. TUREK, 2018. The endogenous circadian clock programs animals to eat at certain times of the 24-hour day: What if we ignore the clock? *Physiology & behavior* **193**, 211–217 doi:10.1016/J.PHYSBEH.2018.04.017

JOLY-MASCHERONI, Ramiro M., Atsushi SENJU a Alex J. SHEPHERD, 2008. Dogs catch human yawns. *Biology Letters* **4**(5), 446–448 doi:10.1098/RSBL.2008.0333

KINSMAN, Rachel, Sara OWCZARCZAK-GARSTECKA, Rachel CASEY, Toby KNOWLES, Séverine TASKER, Joshua WOODWARD, Rosa DA COSTA a Jane MURRAY, 2020. Sleep Duration and Behaviours: A Descriptive Analysis of a Cohort of Dogs up to 12 Months of Age. *Animals: an open access journal from MDPI* **10**(7), 1–14 doi:10.3390/ANI10071172

KIS, Anna, Anna GERGELY, Ágoston GALAMBOS, Judit ABDAI, Ferenc GOMBOS, Róbert BÓDIZS a József TOPÁL, 2017a. Sleep macrostructure is modulated by positive and negative social experience in adult pet dogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **284**(1865) doi:10.1098/RSPB.2017.1883

KIS, Anna, Sára SZAKADÁT, Márta GÁCSI, Enikő KOVÁCS, Péter SIMOR, Csenge TÖRÖK, Ferenc GOMBOS, Róbert BÓDIZS a József TOPÁL, 2017b. The interrelated effect of sleep and learning in dogs (*Canis familiaris*); an EEG and behavioural study. *Scientific Reports* **7**(1) doi:10.1038/srep41873

KIS, Anna, Sára SZAKADÁT, Eniko KOVÁCS, Márta GÁCSI, Péter SIMOR, Ferenc GOMBOS, József TOPÁL, Ádám MIKLÓSI a Róbert BÓDIZS, 2014. Development of a non-invasive polysomnography technique for dogs (*Canis familiaris*). *Physiology & Behavior* **130**, 149–156 doi:10.1016/J.PHYSBEH.2014.04.004

KOVÁCS, Enikő, András KOSZTOLÁNYI a Anna KIS, 2018. Rapid eye movement density during REM sleep in dogs (*Canis familiaris*). *Learning and Behavior* **46**(4), 554–560. doi:10.3758/s13420-018-0355-9

KOWALSKA, Danuta M., 2000. Cognitive functions of the temporal lobe in the dog: A review. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry* **24**(5), 855–880 doi:10.1016/S0278-5846(00)00110-X

KUJALA, Miiamaaria V., Sanni SOMPPI, Markus JOKELA, Outi VAINIO a Lauri PARKKONEN, 2017. Human Empathy, Personality and Experience Affect the Emotion Ratings of Dog and Human Facial Expressions. *PLoS ONE* **12**(1) doi:10.1371/JOURNAL.PONE.0170730

KUJALA, Miiamaaria V, Heini TÖRNQVIST, Sanni SOMPPI, Laura HÄNNINEN, Christina M KRAUSE, Outi VAINIO, Jan KUJALA a Gareth Robert BARNES, 2013. Reactivity of Dogs' Brain Oscillations to Visual Stimuli Measured with Non-Invasive Electroencephalography. *PLoS One* **8**(5) doi:10.1371/journal.pone.0061818

LIN, Ling, Juliette FARACO, Robin LI, Hiroshi KADOTANI, William ROGERS, Xiaoyan LIN, Xiaohong QIU, Pieter J. DE JONG, Seiji NISHINO a Emmanuel MIGNOT, 1999. The sleep disorder canine narcolepsy is caused by a mutation in the hypocretin (orexin) receptor 2 gene. *Cell* **98**(3), 365–376 doi:10.1016/S0092-8674(00)81965-0

MAURIZ, José L., Pilar S. COLLADO, Christiano VENEROSO, Russel J. REITER a Javier GONZÁLEZ-GALLEGO, 2013. A review of the molecular aspects of melatonin's anti-inflammatory actions: Recent insights and new perspectives. *Journal of Pineal Research* **54**(1), 1–14 doi:10.1111/J.1600-079X.2012.01014.X

MEROLA, I, E PRATO-PREVIDE a S MARSHALL-PESCINI, 2012. Dogs' Social Referencing towards Owners and Strangers. *PLoS ONE* **7**(10), doi:10.1371/journal.pone.0047653

MIKLÓSI, Ádám a József TOPÁL, 2013. What does it take to become „best friends”? Evolutionary changes in canine social competence. *Trends in Cognitive Sciences* **17**(6), 287–294 doi:10.1016/j.tics.2013.04.005

MONDINO, Alejandra, Luis DELUCCHI, Adam MOESER, Sofía CERDÁ-GONZÁLEZ a Giancarlo VANINI, 2021. Sleep Disorders in dogs: A Pathophysiological and Clinical Review. *Topics in companion animal medicine* **43** doi:10.1016/J.TCAM.2021.100516

MORIN, Didier, Nicolas SIMON, Petra DEPRES-BRUMMER, Francis LEVI, Jean Paul TILLEMENT a Saik URIEN, 1997. Melatonin High-Affinity Binding to Alpha-1-Acid Glycoprotein in Human Serum. *Pharmacology* **54**(5), 271–275 doi:10.1159/000139495

NAGASAWA, Miho, Kensuke MURAI, Kazutaka MOGI a Takefumi KIKUSUI, 2011. Dogs can discriminate human smiling faces from blank expressions. *Animal Cognition* **525–533** doi:10.1007/s10071-011-0386-5

NEBERICH, Marcel a Frank OPFERKUCH, 2021. Standardizing Melanopic Effects of Ocular Light for Ecological Lighting Design of Nonresidential Buildings—An Overview of Current Legislation and Accompanying Scientific Studies. *Sustainability* **13**(9), doi:10.3390/SU13095131

NG, Khuen Yen, Mun Kit LEONG, Huazheng LIANG a George PAXINOS, 2017. Melatonin receptors: distribution in mammalian brain and their respective putative functions. *Brain Structure and Function* **222**(7), 2921–2939 doi:10.1007/S00429-017-1439-6

NISHINO, Seiji, 2005. Canine Models of Narcolepsy. *Contemporary Clinical Neuroscience* **233–253** doi:10.1385/1-59259-950-8:233/COVER

NISHINO, Seiji, Mutsumi OKURA a Emmanuel MIGNOT, 2000a. Narcolepsy: genetic predisposition and neuropharmacological mechanisms: REVIEW ARTICLE. *Sleep Medicine Reviews* **4**(1), 57–99 doi:10.1053/SMRV.1999.0069

NISHINO, Seiji, Joyce RIEHL, James HONG, Marilyn KWAN, Malcolm REID a Emmanuel MIGNOT, 2000b. Is narcolepsy a REM sleep disorder? Analysis of sleep abnormalities in narcoleptic Dobermans. *Neuroscience Research* **38**(4), 437–446 doi:10.1016/S0168-0102(00)00195-4

NISHINO, Seiji, Beth RIPLEY, Sebastiaan OVEREEM, Sona NEVSIMALOVA, Gert JAN LAMMERS, Jitka VANKOVA, Michele OKUN, William ROGERS, Stephen BROOKS a Emmanuel MIGNOT, 2001. Low Cerebrospinal Fluid Hypocretin (Orexin) and Altered Energy

Homeostasis in Human Narcolepsy. *Annals of neurology* **50**(3), 381–388 doi:10.1002/ana.1130

NISHINO AND, Seiji a Emmanuel MIGNOT, 1997. Pharmacological aspects of human and canine narcolepsy. *Pergamon Progressin Neurobiology*, **52**, 27–78 doi:10.1016/S0301-0082(96)00070-6

ODENDAAL, JS a RA MEINTJES, 2003. Neurophysiological Correlates of Affiliative Behaviour between Humans and Dogs. *The Veterinary Journal* **165**, 296–301 doi:10.1016/S1090-0233(02)00237-X

OWCZARCZAK-GARSTECKA, Sara C. a Oliver H.P. BURMAN, 2016. Can Sleep and Resting Behaviours Be Used as Indicators of Welfare in Shelter Dogs (*Canis lupus familiaris*)? *PloS one* **11**(10) doi:10.1371/JOURNAL.PONE.0163620

OWINO, Sharon, Daniella D.C. BUONFIGLIO, Cynthia TCHIO a Gianluca TOSINI, 2019. Melatonin signaling a key regulator of glucose homeostasis and energy metabolism. *Frontiers in Endocrinology* **10**(JULY), 460748 doi:10.3389/FENDO.2019.00488/BIBTEX

PANDI-PERUMAL, S. R., V. SRINIVASAN, G. J.M. MAESTRONI, D. P. CARDINALI, B. POEGGELER a R. HARDELAND, 2006. Melatonin. *The FEBS Journal* **273**(13), 2813–2838 doi:10.1111/J.1742-4658.2006.05322.X

PEIGNEUX, Philippe, Steven LAUREYS, Xavier DELBEUCK a Pierre MAQUET, 2001. Sleeping brain, learning brain. The role of sleep for memory systems. *Neuroreport* **12**(18) doi:10.1097/00001756-200112210-00001

PEREIRA, Nádia, Maria Fernanda NAUFEL, Eliane Beraldi RIBEIRO, Sergio TUFIK a Helena HACHUL, 2020. Influence of Dietary Sources of Melatonin on Sleep Quality: A Review. *Journal of Food Science* **85**(1), 5–13 doi:10.1111/1750-3841.14952

PEYRON, Christelle, Juliette FARACO, William ROGERS, Beth RIPLEY, Sebastiaan OVEREEM, Yves CHARNEY, Sona NEVSIMALOVA, Michael ALDRICH, David REYNOLDS a Roger ALBIN, 2000. A mutation in a case of early onset narcolepsy and a generalized absence of hypocretin peptides in human narcoleptic brains. *Nature medicine* **6**(9), 991–997 doi:10.1038/79690

QUAY, W. B., 1963. Circadian rhythm in rat pineal serotonin and its modifications by estrous cycle and photoperiod. *General and Comparative Endocrinology* **3**(5), 473–479 doi:10.1016/0016-6480(63)90079-0

RACCA, A Anai's, K GUO, K MEINTS a D S MILLS, 2012. Reading Faces: Differential Lateral Gaze Bias in Processing Canine and Human Facial Expressions in Dogs and 4-Year-Old Children. *PLoS ONE* **7**(4), 36076 doi:10.1371/journal.pone.0036076

RASCH, B, S GAIS a J BORN, 2009. Impaired off-line consolidation of motor memories after combined blockade of cholinergic receptors during REM sleep-rich sleep. *Neuropsychopharmacology* **34**(7), 1843–1853 doi:10.1038/npp.2009.6

- RATTENBORG, Niels C., Jacqueline VAN DER MEIJ, Gabriël J.L. BECKERS a John A. LESKU, 2019. Local aspects of avian non-rem and rem sleep. *Frontiers in Neuroscience* **13**(567) doi:10.3389/fnins.2019.00567
- RECHTSCHAFFEN, Allan, 1998. Current Perspectives on the Function of Sleep. *Perspectives in Biology and Medicine* **41**(3), 359–390 doi:10.1353/PBM.1998.0051
- REICHER, Vivien, Anna KIS, Péter SIMOR, Róbert BÓDIZS a Márta GÁCSI, 2021. Interhemispheric asymmetry during NREM sleep in the dog. *Scientific Reports* **11**(1) doi:10.1038/s41598-021-98178-3
- REICHER, Vivien, Anna KIS, Péter SIMOR, Róbert BÓDIZS, Ferenc GOMBOS a Márta GÁCSI, 2020. Repeated afternoon sleep recordings indicate first-night-effect-like adaptation process in family dogs. *Journal of Sleep Research* **29**(6) doi:10.1111/jsr.12998
- RÉMI, J., 2019. Chronobiology: Structure and clinical importance of the circadian clock. *Somnologie* **23**(4), 299–312 doi:10.1007/S11818-019-00232-W
- RIEHL, Joyce, Seiji NISHINO, Rachel CEDERBERG, William C DEMENT a Emmanuel MIGNOT, 1998. Development of Cataplexy in Genetically Narcoleptic Dobermans. *Experimental Neurology* doi:10.1006/exnr.1998.6847
- RIPLEY, Beth, Nobuhiro FUJIKI, Mutsumi OKURA, Emmanuel MIGNOT a Seiji NISHINO, 2001. Hypocretin Levels in Sporadic and Familial Cases of Canine Narcolepsy. *Neurobiology of disease* **8**(3) doi:10.1006/nbdi.2001.0389
- SAKURAI, Takeshi, 2002. Roles of orexins in regulation of feeding and wakefulness. *NeuroReport* **13**(8), 987-95 doi:10.1097/00001756-200206120-00001
- SAVAGE, Van M a Geoffrey B WEST, 2006. A quantitative, theoretical framework for understanding mammalian sleep. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**(3) doi:10.1073/pnas.0610080104
- SCHORK, Ivana Gabriela, Isabele Aparecida MANZO, Marcos Roberto BEIRAL DE OLIVEIRA, Fernanda Vieira COSTA, Rupert PALME, Robert John YOUNG a Cristiano Schetini DE AZEVEDO, 2022a. How environmental conditions affect sleep? An investigation in domestic dogs (*Canis lupus familiaris*). *Behavioural processes* **199** doi:10.1016/J.BEPROC.2022.104662
- SCHORK, Ivana Gabriela, Isabele Aparecida MANZO, Marcos Roberto Beiral DE OLIVEIRA, Fernanda Vieira DA COSTA, Robert John YOUNG a Cristiano Schetini DE AZEVEDO, 2022b. The cyclic interaction between daytime behavior and the sleep behavior of laboratory dogs. *Scientific Reports* **12**(1) doi:10.1038/S41598-021-04502-2
- SIEGEL, Jerome M., 2004. The Neurotransmitters of Sleep. *The Journal of clinical psychiatry* **65**(16) doi:10.4088/JCP.v65n0101
- SIEGEL, Jerome M., 2005. Clues to the functions of mammalian sleep. *Nature* **437**(7063), 1264–1271 doi:10.1038/NATURE04285

- SIEGEL, Jerome M., 2008. Do all animals sleep? *Trends in neurosciences* **31**(4), 208–213 doi:10.1016/J.TINS.2008.02.001
- SILVÉRIO, Jefferson T. a Patricia TACHINARDI, 2020. Chronobiology in the wild: toolkit to study daily rhythms in free-living animals. *Sleep Science* **13**(2), 87–91 doi:10.5935/1984-0063.20200020
- SMITH, Bradley P, Peta C HAZELTON, Kirrilly R THOMPSON, Joshua L TRIGG, Hayley C ETHERTON a Sarah L BLUNDEN, 2017. A Multispecies Approach to Co-Sleeping Integrating Human-Animal Co-Sleeping Practices into Our Understanding of Human Sleep. *Human Nature* **28**(3), 255–273 doi:10.1007/s12110-017-9290-2
- STANKOV, B., M. MOLLER, V. LUCINI, S. CAPSONI a F. FRASCHINI, 1994. A carnivore species (*Canis familiaris*) expresses circadian melatonin rhythm in the peripheral blood and melatonin receptors in the brain. *Acta Endocrinologica (Norway)* **131**(2), 191–200 doi:10.1530/EJE.0.1310191
- SÜMEGI, Zsófia, Katalin OLÁH a József TOPÁL, 2014. Emotional contagion in dogs as measured by change in cognitive task performance. *Applied Animal Behaviour Science* **160**(1), 106–115 doi:10.1016/J.APPLANIM.2014.09.001
- SUTCLIFFE, Gregor a Luis DE LECEA, 2002. The hypocretins: Setting the arousal threshold. *Nature Reviews Neuroscience* **3**(5), 339–349 doi:10.1038/nrn808
- TAKAHASHI, Yasuro, Shigemitsu EBIHARA, Yoshiko NAKAMURA a Kiyohisa TAKAHASHI, 1981. A Model of Human Sleep-Related Growth Hormone Secretion in Dogs: Effects of 3, 6, and 12 Hours of Forced Wakefulness on Plasma Growth Hormone, Cortisol, and Sleep Stages. *Endocrinology* **109**(1), 262–272 doi:10.1210/ENDO-109-1-262
- THOMPSON, Kirrilly a Bradley SMITH, 2014. Should We Let Sleeping Dogs Lie... With Us? *Humanimalia* **6**(1) doi:10.52537/HUMANIMALIA.9930
- TOBLER, Irene, 1995. Is sleep fundamentally different between mammalian species? *Behavioural Brain Research* **69**(1–2), 35–41 doi:10.1016/0166-4328(95)00025-0
- TONOKURA, M., K. FUJITA, M. MOROZUMI, Y. YOSHIDA, T. KANBAYASHI a S. NISHINO, 2003. Narcolepsy in a hypocretin/orexin-deficient chihuahua. *The Veterinary Record* **152**(25), 776–779 doi:10.1136/VR.152.25.776
- TONOKURA, M., K. FUJITA a S. NISHINO, 2007. Review of pathophysiology and clinical management of narcolepsy in dogs. *The Veterinary record* **161**(11), 375–380 doi:10.1136/VR.161.11.375
- TURCSÁN, Borbála, Flóra SZÁNTHÓ, dám MIKLÓSI a Enik KUBINYI, 2014. Fetching what the owner prefers? Dogs recognize disgust and happiness in human behaviour. *Animal Cognition* **18**, 83–94 doi:10.1007/s10071-014-0779-3
- VARGA, Bence, Anna GERGELY, Ágoston GALAMBOS a Anna KIS, 2018. Heart Rate and Heart Rate Variability during Sleep in Family Dogs (*Canis familiaris*). Moderate Effect of Pre-Sleep Emotions. *Animals* **8**(7) doi:10.3390/ANI8070107

WALKER, Matthew P. a Robert STICKGOLD, 2005. Sleep, Memory, and Plasticity. *Annual review of psychology* **57**, 139–166 doi:10.1146/ANNUREV.PSYCH.56.091103.070307

WOODS, Hope J., Ming Fei LI, Ujas A. PATEL, B. Duncan X. LASCELLES, David R. SAMSON a Margaret E. GRUEN, 2020. A functional linear modeling approach to sleep–wake cycles in dogs. *Scientific Reports* **10**(1) doi:10.1038/S41598-020-79274-2

YAMAZAKI, Risa, Hirofumi TODA, Paul Antoine LIBOUREL, Yu HAYASHI, Kaspar E. VOGT a Takeshi SAKURAI, 2020. Evolutionary Origin of Distinct NREM and REM Sleep. *Frontiers in Psychology* **11**, doi:10.3389/FPSYG.2020.567618/BIBTEX