

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra etologie a zájmových chovů**



**Česká zemědělská  
univerzita v Praze**

**Spánek jako ukazatel welfare zvířat**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Anna Chmelařová**

**Obor studia: Speciální chovy**

**Vedoucí práce: Ing. Petra Bolechová, Ph.D.**

© 2021 ČZU v Praze

## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Spánek jako ukazatel welfare zvířat" jsem vypracovala 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 neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 14. dubna 2021

\_\_\_\_\_

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala především Ing. Petře Bolechové, Ph.D. za vstřícný přístup, trpělivost, cenné připomínky, které mi při vypracování mé bakalářské práce poskytla. Dále bych ráda poděkovala mé rodině za veškerou podporu při mém studiu. A v neposlední řadě děkuji mému příteli, který mi byl podporou po celou dobu mého studia.

# Spánek jako ukazatel welfare zvířat

## Souhrn

Tato práce se zabývá spánkem u zvířat chovaných v lidské péči, především v zoologických zahradách ve vztahu k welfare. Spánek je popsán nejen po fyziologické stránce, ale i jeho vztah s dalšími typy chování, jako například sociální, či predační chování. Spánkové chování je popsáno u několika vybraných druhů chovaných v zoologických zahradách, jako jsou například primáti či sloni. Práce se dále zabývá vlivy, které mohou potencionálně ovlivňovat spánek u zvířat chovaných v zoologických zahradách jako je přítomnost návštěvníků, osvětlení, či management.

**Klíčová slova:** spánek, stres, welfare, zoo, sociální systém

# Sleep as an indicator of animal welfare

## Summary

This work deals with sleep in animals kept in human care, especially in zoos in relation to their welfare. Sleep is described not only in the sense of psychology, but also mentions its relationship with other types of behaviour, such as social or predatory behaviour. Sleep behaviour is described in several selected species kept in zoos, such as primates or elephants. The work also deals with the influences that can potentially affect the sleep of animals kept in zoos, such as the presence of visitors, lighting or management.

**Keywords:** sleep, stress, welfare, zoo, social system

# Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod.....</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Cíl práce.....</b>	<b>2</b>
<b>3</b>	<b>Literární rešerše .....</b>	<b>3</b>
<b>3.1</b>	<b>Definice spánku .....</b>	<b>3</b>
3.1.1	Fázování spánku.....	4
3.1.2	Stádia spánku-REM a NREM spánek.....	5
<b>3.2</b>	<b>Zachování energie .....</b>	<b>8</b>
<b>3.3</b>	<b>Cirkadiánní rytmy .....</b>	<b>8</b>
3.3.1	Melatonin.....	9
<b>3.4</b>	<b>Spánek u bezobratlých živočichů.....</b>	<b>11</b>
<b>3.5</b>	<b>Spánek u obratlovců .....</b>	<b>11</b>
3.5.1	Spánek u ryb .....	11
3.5.2	Spánek u obojživelníků .....	12
3.5.3	Spánek u plazů .....	13
3.5.4	Spánek u ptáků .....	14
3.5.5	Spánek u savců.....	14
<b>3.6</b>	<b>Welfare .....</b>	<b>17</b>
3.6.1	Spánek jako kritérium pro hodnocení welfare .....	18
<b>3.7</b>	<b>Spánkové chování v lidské péči versus ve volné přírodě .....</b>	<b>18</b>
3.7.1	Spánkové chování .....	18
3.7.1.1	Primáti.....	19
3.7.1.2	Slonovití.....	21
3.7.1.3	Žirafovití .....	23
3.7.1.4	Šelmy.....	24
<b>3.8</b>	<b>Spánková deprivace .....</b>	<b>25</b>
<b>3.9</b>	<b>Nejvýznamnější faktory ovlivňující spánek ve volné přírodě .....</b>	<b>27</b>
3.9.1	Predace .....	28
3.9.2	Hierarchie.....	29
<b>3.10</b>	<b>Potencionální faktory ovlivňující kvalitu spánku zvířat v chovech .....</b>	<b>30</b>
3.10.1	Vliv návštěvníků .....	30
3.10.2	Osvětlení .....	32
3.10.3	Management chovu .....	33
<b>4</b>	<b>Závěr .....</b>	<b>37</b>
<b>5</b>	<b>Literatura.....</b>	<b>39</b>

# 1 Úvod

Jednou z nejhlubších změn duševního stavu pozorovatelného u savců je změna mezi stavem bdělosti a spánku. Spící savci mají vlastnosti, které jsou si navzájem podobné a zároveň jsou měřitelné. Může to být specifické chování, změny v reakci na vnější podněty a změny v elektrofyziologii a neurochemii. Přestože spánek je všude přítomné chování v životě savců, bylo na toto téma provedeno relativně málo výzkumu (Langford & Cockram 2010).

Moderní zoologické zahrady se snaží zlepšovat standardy managementu chovu. K tomu neodmyslitelně patří i hodnocení welfare zvířat. Zvířatům chovaným v lidské péči je žádoucí poskytovat prostředí, které podporuje přirozené chování a dává příležitost sociálním interakcím. Spánek je také životně důležitým aspektem pro regeneraci buněk a pro optimální vývoj mláďat. Jeho nedostatek může vést k imonupresi či nemoci. Důležité je, aby chovatelé zvířatům zajistili pobyt s co nejmenším rušením hlukem, světlem či dalšími faktory z prostředí (Evison et al. 2020). Důkazy z dlouhodobých studií zabývajících se deprivací spánku naznačují, že při jeho vážném nedostatku může nastat smrt (Everson et al. 1989).

Všechna zvířata jsou motivována ke spánku a tato motivace se zvyšuje po delší době bdělosti. Studium změn v množství, délce a typu spánku, po vystavení potencionálně stresujících událostí, by mohlo pomoci pochopit, jak zvířata na tyto změny reagují. Měření spánku je potencionálně cenným nástrojem k hodnocení welfare (Langford & Cockram 2010).

## **2 Cíl práce**

Cílem bakalářské práce je souhrnné shrnutí informací o významu spánku jakožto podstatného ukazatele ovlivňující chování a pohodu (welfare) zvířat, včetně shrnutí, jak mohou být tyto znalosti aplikovány do chovu v zoologických zahradách.



## 3 Literární rešerše

### 3.1 Definice spánku

Spánek lze označit za reverzibilní behaviorální stav vnímání a nereagování na podněty přicházející z okolí. Jedná se o složitý sled fyziologických a behaviorálních procesů. Může být doprovázen polohou vleže, klidovým chováním, zavřenýma očima a dalšími faktory, které se pojí ke spánku (Siegel 2008). Spánek lze od kómatu či anestézie odlišit jeho rychlou reverzibilitou (Siegel 2005).

Spánek lze chápat jako adaptivní stav, který zvířatům přináší užitek v podobě zvyšování efektivity jejich činnosti (Siegel 2011). Například netopýr velký (*Myotis myotis* Borkhausem, 1797) se specializuje na konzumaci komárů a můr, které jsou aktivní od soumraku do večera. Netopýr velký je obvykle vzhůru přibližně 4 hodiny denně. Jeho probuzení je synchronizováno s obdobím, kdy je aktivní jeho hmyzí kořist (Zepelin et al. 2005). Také se zvyšuje účinnost snížením metabolismu mozku a těla (Siegel 2005).

Funkce spánku u mnoha živočišných druhů dosud není zcela objasněna. Většina teorií zmiňuje důležitost fáze bez rychlého pohybu očí zkráceně NREM (non rapid-eye-movement), při kterém je zachována energie a dochází k regeneraci nervového systému. Teorie fáze s rychlým pohybem očí, zkráceně REM (rapid-eye-movement) mluví o periodické aktivaci mozku během spaní. Povaha spánku koreluje s věkem, velikostí těla, ekologickou proměnlivostí, dostupností potravy a bezpečím. Rozdíly jsou též závislé na tom, zda zvířata žijí v suchozemském či vodním prostředí (Siegel 2005).

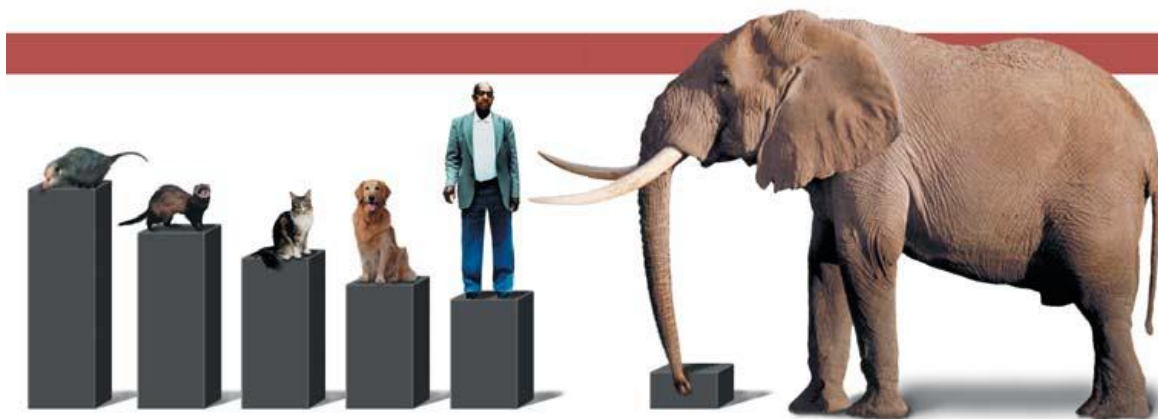
Spánek je potřeba odlišit od cirkadiánních změn, které jsou ovládané během bdělosti. Spánek přetrvává i u zvířat, u kterých byly cirkadiánní rytmy eliminovány. Je důležité odlišovat spánek od torporu (strnulý stav, kdy dojde k poklesu teploty těla, omezení dýchání), nebo odpočinku, kdy nedojde ke ztrátě vědomí, ale pouze ke snížení aktivity (Bergmann et al. 1987).

Není zřejmé, zda zvířata prožívají stejný stav jako lidé. Spánek u lidí má více probuzení a je kratší, než je uváděno u většiny omnivorů (všežravců). Spánkové vzorce se liší zvíře od zvířete. Letouni (*Chiroptera* Blumenbach, 1779) a vačice (*Didelphimorphia* Gray, 1821) věnují spánku 18-20 hodin denně, zatímco slon (*Elephas* Linnaeus, 1758), či žirafa (*Giraffa* Brisson, 1762) spí 3-4 hodiny denně, což vypovídá o tom, že délka spánku je závislá na velikosti těla, kvalitě přijímané potravy a na rychlosti metabolismu (Zepelin et al. 2005). U savců, jako jsou kočky (*Felinae* Linnaeus, 1758) je spánek převažující chování během dne. Tráví až 65 % svého života spánkem (Allison & Cicchetti 1976).

### 3.1.1 Fázování spánku

Zvířata dělíme na polyfázická a monofázická dle rozfázování jejich dne. Polyfázická zvířata střídají stavy bdění a spánku během dne na rozdíl od zvířat monofázických. Toto rozfázování spánku a bdění je přisuzováno malé tělesné hmotnosti zvířete, kdy jsou jedinci nuceni hledat potravu kvůli jejich rychlému metabolismu a malé zásobě tuků, jako například u rejska obecného (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758). Tato zvířata bývají také omezena rychlostí trávení a kapacitou jejich trávicí soustavy. Zvířata se mohou krmit mezi úseky spánku s ohledem na rychlost jejich trávení. Toto je důležité například u predátorů, kteří střídají krátký spánek s bděním, aby udrželi konstantní rychlost při trávení potravy (Capellini 2008).

Polyfázický spánek bývá specifický pro savce s menší tělesnou velikostí a s tím souvisí kratší spánkové cykly s delší dobou spánku (Ball 1992). Například vačice opossum (*Didelphis marsupialis* Linnaeus, 1758) spí 18 hodin denně, oproti tomu slon spí průběžně tři až čtyři hodiny denně (Obr. 1). U blízce příbuzných druhů, které mají nejen genetické, ale i fyziologické či behaviorální podobnosti, lze také očekávat podobné spánkové návyky. Přesto studie v laboratořích, zoologických zahradách či u divových zvířat odhalily, že časy spánku nesouvisí s taxonomickou klasifikací zvířat. Za hlavní determinant je považována velikost. Menší zvířata mají vyšší rychlost metabolismu a vyšší teplotu mozku a těla než velká zvířata (Siegel 2003).



Obrázek 1: Obecně platí, čím je zvíře větší tím méně spánku vyžaduje. Zde uvedená vačice z 24- hodinového cyklu spí 18 hodin, fretka 14,4 hodin, kočka 12,5 hodin, pes 10,1 hodin, člověk 8 hodin a slon 3 hodiny (Siegel 2003).

Periodicita (pravidelnost) spánkové aktivity je dominantní u vícefázového spánku. Příkladem může být střídání spánku a bdění po dvou hodinách. Některá zvířata se budí a spí po celou noc, ale nespí během dne. Jiné druhy zvířat mají konsolidované (ustálené) období spánku, ale mohou spát i později během dne. U polyfázických zvířat nejčastěji dochází k rovnoměrné distribuci spánku po dobu 24 hodin. Zvláštní typ polyfázického spánku se nazývá bifázický, což se může objevovat u některých primátů (*Primates* Linnaeus, 1758). U tohoto typu se nachází dvě hlavní období spánku, přičemž kratší má více než čtvrtinu délky trvání delšího období spánku. Střídají se se dvěma obdobími bdění, kdy je zvíře aktivní (Ball 1992).

Striktně monofázický vzor spánku je považován za vzácný. Méně než 14 % savčích rodů lze považovat za jednofázová. Tato zvířata soustředí svůj spánek do jednoho bloku denně. Spánkový vzorec poté odpovídá osmi hodinám spánku v celku a šestnácti hodinám věnovaným aktivitě, což odpovídá spánku u lidí. U lidí je tedy spánek považován za monofázický. Za monofázická zvířata jsou považováni primáti (Ball 1992).

### 3.1.2 Stádia spánku-REM a NREM spánek

S fázováním spánku souvisí spánkové cykly, které se dají označit i jako „rytmus spánku“. Spánkové cykly byly definovány dvěma způsoby: jako průměrný interval REM spánku s nebo bez minimálního prahu, nebo délka spánku mezi počátkem jedné REM fáze a další. První metoda umožňuje srovnání s jinými biologicko-rytmickými studiemi, které využívají stupně fyzické aktivity. Například pro výpočet ultradiánních rytmů, což jsou biologické rytmy s kratší periodou a vyšší frekvencí než cirkadiánní rytmy. Druhá metoda odstraňuje variabilitu způsobenou bdělostí a poskytuje lepší kvalitu spánku. Též zvířata s jednofázovým spánkem mohou mít pravidelné ultradiánní spánkové cykly (Ursin et al. 1983).

U terestriálních savců pozorujeme dvě fáze, které se střídají v cyklech během doby spaní. Jedná se o REM a Non-REM. Délka těchto fází se liší napříč druhy zvířat (Obr. 2). Též je ovlivněna stářím zvířat, kdy platí, že mláďata spí déle. U dospělých jedinců začíná spánek vždy NREM fází (Zepelin 1989).

REM spánek, neboli rychlý pohyb očí, se vyskytuje téměř u všech savců. Je to cyklický jev, ke kterému dochází přibližně každých 90 minut spánku se speciálně vyhrazenými mozgovými mechanismy, které regulují jeho projev a potlačení. Může být spojován s denním devadesáti minutovým rytmem snění. Procento z celkové doby spánku je nejvyšší u mláďat a postupně klesá s věkem. REM fáze spánku je často spojována s živými sny, to je charakterizováno úplnou absencí svalových tonů ve svalech a činnost mozkových vln je jako ve stavu bdění. Mnohé oblasti, zejména limbické, udržují na velmi vysoké úrovni aktivaci mozku během REM spánku. (McNamara 1996).

**Table 8–1. Daily Sleep Quotas in a Sample of Mammalian Species**

Species	Total Daily Sleep Time* (hr)	Daily REM Time (hr)
Echidna	8.5	?
Platypus	14.0	7.0
Opossum	18.0	5.0
Koala	14.5	?
Mole	8.5	2.0
Bat	19.0	3.0
Baboon	9.5	1.0
Humans	8.0	2.0
Armadillo	17.0	3.0
Rabbit	8.0	1.0
Rat	13.0	2.5
Hamster	14.0	3.0
Dolphin	10.0	?
Seal	6.0	1.5
Guinea Pig	9.5	1.0
Cat	12.5	3.0
Ferret	14.5	6.0
Horse	3.0	0.5
Elephant	4.0	?
Giraffe	4.5	0.5

Values are rounded to the half hour and exclude drowsiness.  
Some values are averages for two or more members of the same genus.

\*Total daily sleep time includes daily REM time.

REM, rapid eye movement; ?, reported absence of REM sleep or uncertainty.

*Obrazek 2: Přehled celkové délky spánku u jednotlivých druhů a čas strávený v REM fázi (Zepelin 2005).*

REM spánek také hluboce ovlivňuje mozkové systémy, které ovládají vnitřní orgány těla. Ovlivňuje například srdeční frekvenci a dýchání, které jsou během této fáze nepravidelné. Rovněž tělesná teplota se stává méně regulovatelná a podobně závislá na prostředí jako u plazů. Při probuzení v chladném prostředí jsou plazi pomalí a vyžadují externí zdroj tepla, aby mohli být opět aktivní. Ačkoli savci během REM spánku nemají aktivní termoregulaci, intenzivní neurální aktivita během této fáze může zvýšit metabolismus mozku a pomáhá savcům kontrolovat a rychleji reagovat na danou situaci při probuzení. Například lidé jsou po probuzení z REM spánku mnohem ostražitější než z NREM spánku. Deprivace spánku ukazuje, že REM spánek musí mít více funkcí než připravit mozek na probuzení. Studie ukazují, že zvířata, která měla spánek bez obvyklé délky REM spánku, se snaží poté tento dluh dohnat, pokud k tomu mají příležitost (Siegel 2003).

Během REM dochází k uvolňování některých neurotransmiterů, čímž je znemožněn pohyb těla a snížení povědomí o okolním prostředí. Klíčové neurotransmitery jsou neurotropin, serotonin a histamin, které se nazývají monoaminy, jelikož každý obsahuje chemickou entitu zvanou aminová skupina. Mozkové buňky, které tvoří tyto monoaminy, jsou maximálně aktivní při bdění. Různé studie naznačují, že při neustálém uvolňování neurotransmiterů mohou receptory neurotransmiterů znečitlivět. Přerušení uvolňování monoaminů během REM spánku umožňuje receptorovým systémům „odpočívat“ a znovu obnovit plnou citlivost (Siegel 2003).

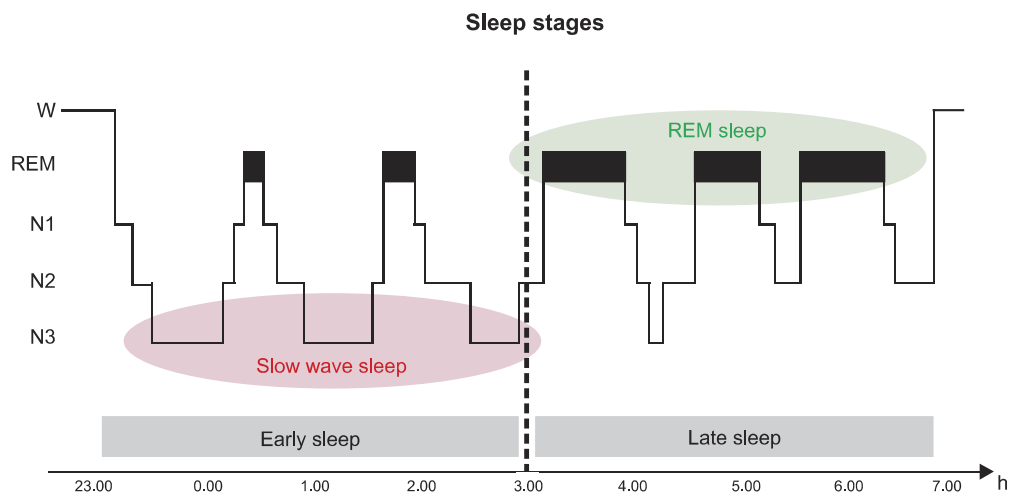
Délka REM spánku se u jednotlivce mění v průběhu života. Na začátku je délka REM spánku nejdelší u mláďat a postupně klesá a ustálí se v dospělosti. U všech studovaných zvířat se čas strávený v REM fázi liší podle altriciality, což určuje míru závislosti mláďat na rodičích. Čím více je mládě při narození nedokonale vyvinuté, tím se čas REM fáze prodlužuje (McNamara 1996; Siegel 2003). Pettigrew (1999) studoval ptakopyska podivného (*Ornithorhynchus anatus* Shaw, 1799) a zjistil, že REM fáze trvá až po dobu osmi hodin. Jeho mláďata se rodí slepá a zcela jako „altriciální typ“, který musí být krmen a zahříván. V kontrastu novorozenec delfína (*Delphinus* Linnaeus, 1758) musí sám termoregulovat, plavat, následovat matku a vyhýbat se predátorům. Dospělí delfíni nemají téměř žádný REM spánek.

Předpokládá se, že množství REM spánku závisí na vlivu gravitace, což umožňuje lepší pochopení spánku ve světě zvířat. Rozdíl mezi spánkovým chováním vodních živočichů a suchozemských savců je vysvětlen účinkem gravitace na různé typy prostředí, což je oceán a pevnina. Archimédův zákon aplikovaný na vodní živočichy ukazuje, že jejich hmotnost je minimální, což může vysvětlovat nedostatek REM spánku (Ganfalone & Jha 2015).

Non-REM spánek, neboli spánek bez rychlého pohybu očí, se může nazývat i tichý spánek, ortodoxní či spánek s pomalými vlnami „slow wave sleep“ (SWS). NREM spánek je na neurální úrovni charakterizován velkým snížením aktivity v mozkových systémech. Aktivita v předním mozku je snížena pod práh probuzení. Kortikální uvolňování acetylcholinu, který slouží jako neurotransmitter, je minimální. Snížení aktivity se projevuje snížením úrovně metabolismu a nižší tělesnou teplotu (Siegel 2005). Dýchání a činnost srdce se během NREM spánku nemění a živé sny v této fázi bývají ojedinělé (Siegel 2003).

Během NREM spánku se metabolismus těla zpomaluje, snižuje se tělesná teplota a klesá spotřeba kyslíku, tak že dochází k zachování energie. Obnovení ukládání mozkového glykogenu probíhá právě při NREM fázi spánku. NREM spánek může hrát ústřední roli v neurogenezi, zatímco REM je důležitý během ranného vývoje a zajišťuje vývoj neuronů (Siegel 2005).

Jako typický příklad savčího spánku lze nejlépe demonstrovat na modelu člověka. Spánek u člověka je charakterizován cyklickým výskytem REM spánku a NREM spánku. Spánek NREM zahrnuje spánek s pomalými vlnami (SWS), který odpovídá N3 fázi a poté lehčí fázi spánku N1 a N2. První části spánku dominuje SWS, zatímco v druhé polovině převládá REM spánek (Obr. 3) (Rasch & Born 2013). Spánek obvykle začíná světlým stupněm N1 a pokračuje stupněm N2, který je podobně lehký a představuje asi 50 % celého spánku a je rovnoměrně distribuovaný po celou dobu. Probuzení ze stupně N1 nebo N2 je snadné. Oproti tomu spánek ve stupni N3, již tedy SWS je mnohem hlubší. Zde je dýchání pomalejší, srdeční frekvence a krevní tlak se sníží, což probuzení činí méně pravděpodobné (Ackermann & Rasch 2014; Samson & Nunn 2015).



Obrázek 3: Model průběhu spánku u člověka, kdy je spánek charakterizovaný cyklickým výskytem REM a NREM spánku (Rasch & Born 2013).

### 3.2 Zachování energie

Spánek může být adaptivní, protože šetří energii a potlačuje chování v průběhu dne, stejně jako hibernace v určitých obdobích. První hypotéza říká, že u velkých herbivorů (býložravců) se snížení spánku mohlo vyvinout v důsledku většího predatorního tlaku než u malých herbivorů. Druhá hypotéza zmiňuje fakt, že pasoucí se zvířata musí trávit více času vzhůru, jelikož jejich krmění je časově náročnější kvůli nízké kalorické hodnotě přijímaného krmiva. Doplňková hypotéza udává, že malý herbivoři a další savci možná potřebují maximalizovat jejich spánek kvůli úspoře energie, protože mají relativně vysoký poměr povrchu těla k udržení tělesné teploty, což je energeticky nákladné. Ukrytí se do teplého, chráněného místa může tyto náklady minimalizovat. Výrazná vlastnost u zvířat s malým množstvím denního spánku, jako u mnoha herbivorů, je hloubka spánku, která se zjišťuje pomocí EEG a bývá nižší než u zvířat, které vyžadují delší spánek (Tobler 1992a; Zepelin et al. 2005).

Zachování energie je zvláště důležité u novorozenců. Jejich poměr povrchu těla k tělesné hmotnosti činí úsporu energie vzniklou spánkem vysoce adaptivní. (Zepelin et al. 2005).

### 3.3 Cirkadiánní rytmy

Většina živých organismů má vnitřní cirkadiánní hodiny, které regulují různé 24-hodinové rytmy, jako je tělesná teplota, spánek/bdění a příjem potravy (Jiang & Turek 2018). Termín „cirkadiánní“ pochází z latinských slov „circa“ což znamená „kolem“ a „dies“ je „den“ (Panda et al. 2002). Dále se rytmické změny podílí na krevním tlaku, hladině kortizolu, melatoninu, růstového hormonu, také produkci moči a dalších fyziologických proměnných včetně nálady, kognitivních schopností, úchopu rukou, síly a dokonce i rychlost plavání (Foster

& Kreitzman 2014). Tyto centrální hodiny jsou u savců umístěné v suprachiasmatickém jádru (SCN) v přední části hypothalamu (Jiang & Turek 2018). Rotace země způsobuje předvídatelné změny světla a teploty. V souladu s tím fungují biologické hodiny, neboli endogenní buněčné mechanismy pro sledování času. Tyto mechanismy najdeme u rostlinných i živočišných druhů. Jedná se o přibližně 24 hodin dlouhý cyklus, který ovlivňuje fyziologické a behaviorální procesy. Tyto biologické hodiny poskytují výhodu na přežití, tím že povolí organismu předvídat denní změny prostředí. Organismus tak vhodně přizpůsobí své chování a fyziologii denní době (Panda et al. 1992).

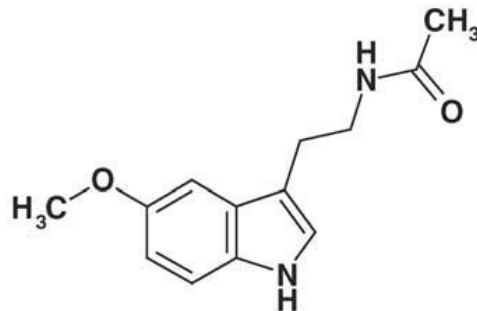
Předpokládá se, že cirkadiánní hodiny zvyšují šanci na přežití a na reprodukční fitness. Východ a západ slunce je přesný a spolehlivý signál pro cirkadiánní hodiny. Světlo je tedy silný, ne-li dominantní „zeitgeber“ neboli shrnující stimul, který každým dnem obnovují rytmy pro většinu druhů. Avšak u mnoha druhů mohou být změny v osvětlení sekundární, primárně je pro ně důležitější sociální komunita, potenciální přátelé či konkurenti a predátoři. Existuje mnoho důkazů, že zvířata korigují své chování na základě jiných zvířat či zvířat jiného druhu, ale mechanismy, kterými to je dosaženo, jsou málo prostudovány (Mistlberger & Skene 2003).

### 3.3.1 Melatonin

Melatonin je přítomen v mnoha tkáních obratlovců a téměř vždy přítomen u bakterií, prvoků až po rostliny, houby a bezobratlé. Spektrum známých účinků daleko převyšuje původní objevy (Herdeland & Fuhrberg 1996; Herdeland & Poeggeler 2003). Melatonin je epifýzový hormon, který má podíl na cirkadiánní regulaci a usnadnění spánku, inhibice vývoje a růstu karcinogenních buněk a posílení imunitní funkce. Melatonin je odvozený od aminokyseliny, která má v přírodě široké zastoupení. Melatonin je syntetizován a okamžitě vylučován do krve cévním systémem a mozkomíšním mokem epifýzou během noci, zatímco denní produkce melatoninu je téměř na nule (Blask 2009).

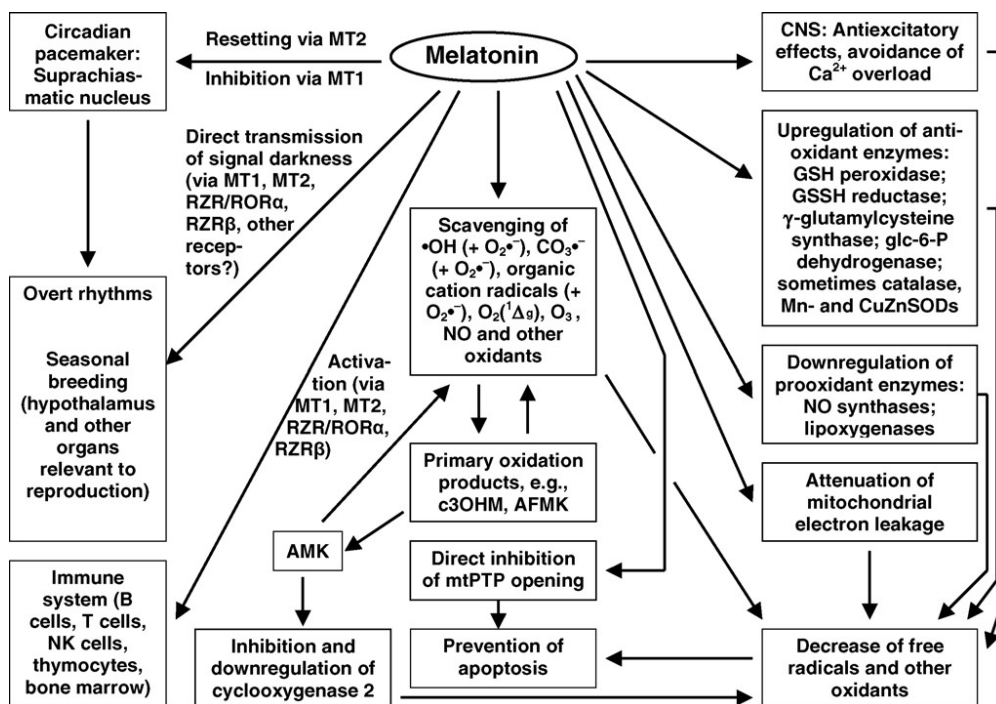
Melatonin je syntetizovaný a vylučovaný hlavně epifýzou, což je nadvěsek mozkový. Endogenní rytmus sekrece je generován suprachiasmatickými jádry a zahrnut do cyklu světlo/tma. Světlo je buď schopné potlačit, nebo synchronizovat produkci melatoninu. Primární fyziologickou funkcí melatoninu, jehož sekrece se přizpůsobuje délce noci, je přenášet informace týkající se denního cyklu světla a tmy do tělesných struktur. Tyto informace se používají pro organizaci funkcí, které reagují na změny ve fotoperiodě, jako jsou sezónní rytmy. Denní sekrece melatoninu, která je velmi silným biochemickým signálem noci, může být použita pro organizaci cirkadiánních rytmů. Funkce tohoto hormonu jsou převážně založeny na korelaci mezi klinickým pozorováním a sekrecí melatoninu, existují určité důkazy, že melatonin stabilizuje a posiluje vazbu cirkadiánních rytmů, zejména rytmy spánku a bdění a teploty těla. Cirkadiánní organizace také ovlivňuje další fyziologické funkce melatoninu jako je například imunitní, antioxidační funkce, hemostáza a regulace glukózy (Claustrat & Leston 2015).

Systematický název melatoninu je N-acetyl-5-methoxytryptamin (Obr. 4), jehož dvě funkční skupiny jsou nejen rozhodující pro specifičnost vazby na receptory, ale také pro svou amfifilní (látky, které mají jak lipofilní, tak hydrofilní vlastnosti) povahu umožňují molekule vstoupit do jakékoliv buňky, kompartmentu (část celku, která má specifické vlastnosti) nebo tělesné tekutiny (Poeggeler et al. 2002).



**Melatonin (N-acetyl-5-methoxytryptamine)**

Obrázek 4: Struktura molekuly (Poeggeler et al. 2002)



Obrázek 5: Přehled některých hlavních účinků melatoninu na cirkadiánní a sezónní rytmy. Jako například protizánětlivost, antioxidantační účinky (Hardeland et al. 2006).



### 3.4 Spánek u bezobratlých živočichů

Třída hmyzu (*Insecta* Linnaeus, 1758) je nejrozmanitější skupinou živočichů na světě, která zahrnuje více než 750 tisíc popsaných druhů. Hmyz představuje více než polovinu všech známých žijících druhů (Wilson 1992). Počet žijících druhů se odhaduje na 4-6 milionů (Novotný et al. 2002).

Cirkadiální rytmy jsou všudypřítomný jev u říši zvířat, proto je možné, že se spánek mohl vyvinout z klidu. Za předpokladu, že během spánku dochází k procesům, které významně ovlivňují výkon a přežití organismu. Za tohoto předpokladu by se dalo očekávat, že spánek se objevil na počátku evoluce, dlouho před vývojem savců a ptáků (Kaiser & Steiner-Kaiser 1983).

Například octomilka obecná (*Drosophila melanogaster* Meigen, 1830) vykazuje cirkadiální cyklus klidové aktivity, ale není známo, zda odpočinek představuje spánek nebo jen pouhou nečinnost. Podobně jako u savců je odpočinek charakterizován zvýšeným prahovým vzrušením a je homeostaticky regulován nezávisle na cirkadiálních hodinách. Mladší mušky, stejně jako mladší savci, odpočívají déle, než starší octomilky (*Drosophila melanogaster*) (Shaw et al. 2000).

Též u včely medonosné (*Apis mellifera* Linnaeus, 1761) jsou splněna kritéria pro noční spánek. Na základě výsledků podrobných elektrofyziologických, elektromyografických a behaviorálních vyšetření bylo prokázáno, že včely zažívají proces podobný spánku u savců (Kaiser 1988).

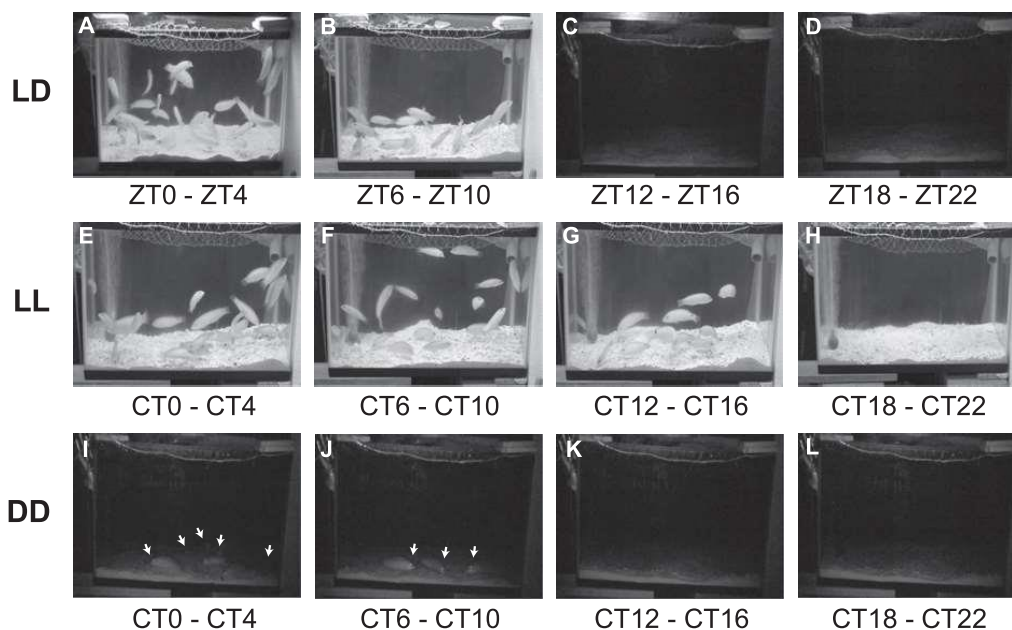
### 3.5 Spánek u obratlovců

#### 3.5.1 Spánek u ryb

Spánek u ryb vyhodnocujeme podle kritérií, která používáme k jeho detekci. U savců a ptáku to jsou charakteristické vzorce v elektroencefalogramech (EEG). EEG se běžně zaznamenává v mozkové kůře (cortex) a tato struktura u ryb chybí. Tato technika se ve vodním prostředí obtížně používá. Další významné kritérium je zavírání očí na delší dobu. Ryby mají absenci očních víček, tudíž toto kritérium není použitelné. Další kritéria jsou lépe pozorovatelná, pokud ryby pozorujeme společně. Jedná se například o typický prodloužený klid, klidové držení těla, použití úkrytu a vysoké prahové hodnoty pro vzrušení (Reebs 1992).

Čeď pískounovitých (*Labridae* Cuvier, 1816) obvykle obývá skalnaté a písčité pobřeží v tropických a mírných vodách. Většina ryb z této čeledi vykazuje zřetelný denní rytmus závislý na vlastnostech oceánského dna. Tyto ryby jsou aktivní během dne a v noci se zahrabávají do písku (Obr. 6). Toto zahrabávání v písčitém dně využívají jako bezpečné místo

odpočinku, anebo může demonstrovat obranné chování proti nočním predátorům (Hur et al. 2012).



Obrázek 6: Denní a cirkadiánní vzorce kněžíka třískvrnitého (*Halichoeres trimaculatus* Quoy & Gaimard, 1834) z čeledi pyskounovitých. Šípky označují ryby, které se vynořili z písku a zůstali nad ním (Hur et al. 2012).

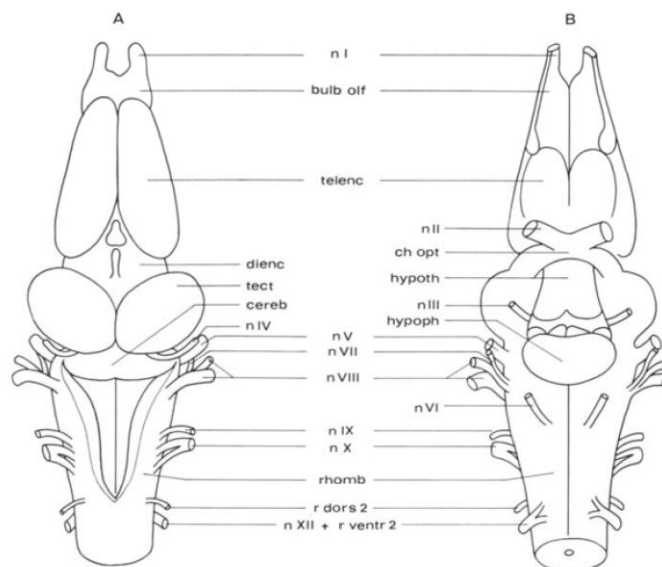
Na rozdíl od savců, ale podobně jako u ptáků světlo potlačuje spánek u ryb a cirkadiánní regulace má v tu chvíli menší roli (Yokogawa et al. 2007).

### 3.5.2 Spánek u obojživelníků

V klasickém pojetí definice spánku, musí zvíře prokázat nehybnost a uvolnění svalstva a absenci aktivity. Pieron v roce 1913 pozoroval skokany hnědé (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) a na základě noční nehybnosti a částečné zavření očí, došel k závěru, že žáby spí (Hobson 1967).

U žab dochází k podobnému stavu spánku, kdy lze v noci pozorovat nehybnost a částečné zavření oka. Za spánek to ale nelze označit. Obojživelníci narozdíl od savců či ptáků mají zmenšený striatum a thalamus (Obr.7). Dle evolučních teorií jsou obojživelníci citliví vůči predaci. Byli proto nuceni odpočívat bez ztráty bdělosti (Hobson 1967).

Nebyly objeveny žádné důkazy, že by se u žab vyskytoval REM spánek. EEG předního mozku je na maximálním napětí aktivního stavu a minimální při klidovém stavu. Stav odpočinku a spánku nejsou univerzálně spojené s kortikální aktivitou vysokého napětí (Siegel 2008).



Obrázek 7: Dorzální a ventrální pohled mozku skokana zeleného (*Pelophylax esculentus* Linnaeus, 1758) (Nieuwenhus & Opdam 1976).

### 3.5.3 Spánek u plazů

Plazi jsou poikiloternní obratlovci, kteří mají ve srovnání s ptáky a savci špatně vyvinutý mozek. Mozkovou aktivitu, kterou vykazuje ještěrka (*Ctenosaura pectinata* Wiegmann, 1834) a další plazi během různých stavů bdělosti, neodpovídá tomu, co vykazují ptáci a savci během cyklu spánku a bdění. Absence pomalých vln s vysokou amplitudou u plazů během jejich behaviorálního spánku může souviset se špatným encefalickým vývojem. Mají pouze rudiment neokortexu a primitivní thalamus, jehož funkční vzájemný vztah je nezbytný pro pomalé vlny s vysokou amplitudou. Z pozorování vyplývá, že srovnávací analýza spánku s ohledem pouze na mozkovou aktivitu různých druhů obratlovců je nedostačující k prokázání spánku. Lepším ukazatelem se může jevit fyziologická proměnná jako srdce, dýchání, svalstvo či pohyby očí. Například oční aktivity plazů mají podobný vzor jako u ptáků (Ayala-Guerrero & Huitrón-Reséndiz 1999).

Definice spánku u plazů je popisována obdobně jako u ostatních živočichů. Je však důležité připomenout, že spánek a bdění u tohoto zvířete nelze pozorovat podobně jako u savců. EEG u plazů představuje vysokou amplitudu, vysokou frekvenci aktivity. To je v rozporu s nízkou amplitudou a vysokofrekvenčním probuzením u savců (Huntley 1987).

Plazi žijící v jezerech, která buď zamrzají nebo jsou sezónně vyschlá, mají schopnost stavu, který je podobný spánku nazývaný se brumace, připomínající hibernaci. Brumace může právě nastat během chladné části cirkadiálních cyklů (Siegel 2011).

### 3.5.4 Spánek u ptáků

Ptáci jsou jedinou taxonomickou skupinou, která společně se savci vykazuje vysokou amplitudu s pomalou oscilační aktivitou EEG během SWS (slow wave sleep), neboli nízkofrekvenční spánek s nízkou amplitudou smíšené frekvence během REM spánku. Ve srovnání například s člověkem, mají ptáci poměrně fragmentovaný spánek vyskytující se v krátkých úsecích, které se pohybují v rozmezí jedné až čtyř minut (Tobler & Borbély 1988).

Na rozdíl od savců, s výjimkou kytovců (*Cetacea* Brisson, 1762), ptáci pravidelně vykazují unihemisférický spánek, což znamená, že jedna hemisféra mozku spí zatím co druhá doslova umožňuje ptákům držet jedno oko otevřené, kvůli možné hrozbě dravců. Unihemisferický spánek též pomáhá migrujícím ptákům při nepřetržitém letu. Za bezpečných podmínek preferují nízkofrekvenční spánek se zavřenými očima, což demonstruje, že spánek rozšiřující se do celého mozku je efektivnější stav (Rattenborg et al. 1999).

U ptáků narozdíl od savců, kteří vykazují aktivní a klidovou fázi spánku v různých poměrech závislosti na druhu, věku, psychologických a fyziologických stavech, je těchto ekologických aspektů známo málo. Ptáci stráví přibližně jednu třetinu 24-hodinového cyklu hřadováním nebo hnízděním. Například dle Hoffmana (1959) běžný špaček obecný (*Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758) má průměrnou dobu spánku 0,8 hodiny. Nilsson (1974) uvádí 13,4 hodiny spánku denně u morčáka malého (*Mergus albellus* Linnaeus, 1758). Další faktory ovlivňující ptačí spánek souvisí s cykly tmy a světla, které se mění podle ročního období a zeměpisné šířky, behaviorální požadavky na čas, jako je například reprodukce, odchov mláďat a migrace. Korelační analýza obecně ukázala, že druhy žijící ve vyšších zeměpisných šířkách nebo v oblastech s delší délkou dne spaly méně. Druhy, které měly delší inkubační dobu, spaly průměrně déle. Hmotnost také koreluje s délkou spánku (Amlaner & Ball 1983).

### 3.5.5 Spánek u savců

Velká většina studií spánku byla prováděna na savcích. Jednotlivé studie se týkají především lidí, koček, psů, potkanů, ale také druhů myší. Celkově byl však spánek monitorován na dalších cca 100 druzích (Zepelin et al. 2005).

Mezi savci nalezneme různé druhy spánku. Přes hluboký spánek, polospánek (dřímání), paradoxní spánek, pravý zimní spánek (hibernaci) a další. Jedná se o solitérní či skupinové spáče, kteří mají různé cesty k tlumení smyslových orgánů (oči, uši, či nos) a filtrování podnětů tak, aby nebezpečné signály byly odděleny od těch neškodných, kdy jim nehrozí nebezpečí. Musí být konstantně ve střehu i ve spánku, aby se dokázali ochránit před možným útokem nepřítele (Hediger 1980).

Množství denního spánku se podstatně liší mezidruhově. Některé druhy například pásovcí (*Dasybus* Linnaeus, 1758) a vačice spí 18-20 hodin denně. Jiní, například srnec (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758) či žirafa nebo slon, spí jen 3-4 hodiny denně (Obr. 8). Dalo by se předpokládat, že druhy z určitého řádu savců budou mít podobné spánkové vzorce kvůli genetickým, behaviorálním a anatomickým podobnostem. Tyto předpoklady nejsou aplikovatelné, jelikož rozdíly ve skupinách nemohou vysvětlit změny v množství spánku. Primáti nemají spánek, který by se charakteristickými vlastnostmi odlišoval od hlodavců (*Rodentia* Bowditch, 1821) nebo hmyzožravců (*Erinaceomorpha* Gregory, 1910). Spánek u lidí se nijak zvlášť neodlišuje od ostatních druhů, ať už množstvím REM či NREM spánku, ikdyž mají méně spánku s více probuzením než většina omnivorů (Siegel 2005).

Species	Total Daily Sleep Time* (hr)	Daily REM Time (hr)
Echidna	8.5	?
Platypus	14.0	7.0
Opossum	18.0	5.0
Koala	14.5	?
Mole	8.5	2.0
Bat	19.0	3.0
Baboon	9.5	1.0
Humans	8.0	2.0
Armadillo	17.0	3.0
Rabbit	8.0	1.0
Rat	13.0	2.5
Hamster	14.0	3.0
Dolphin	10.0	?
Seal	6.0	1.5
Guinea Pig	9.5	1.0
Cat	12.5	3.0
Ferret	14.5	6.0
Horse	3.0	0.5
Elephant	4.0	?
Giraffe	4.5	0.5

Values are rounded to the half hour and exclude drowsiness.  
Some values are averages for two or more members of the same genus.  
\*Total daily sleep time includes daily REM time.  
REM, rapid eye movement; ?, reported absence of REM sleep or uncertainty.

Obrázek 8: Délky spánků u jednotlivých druhů (Zepelin et al. 2005).

Spánek lze u savců jednoduše identifikovat, většinou trvalým klidem a druhově specifickým držením těla a sníženou odezvou na vnější podmínky. Další kritéria jsou například požadovaná reverzibilita na bdělý stav a charakteristické změny v EEG. Až na malé výjimky změny EEG spolehlivě potvrzují změny chování a mozkové činnosti související se spánkem. Klid nemusí vždy nutně znamenat nehybnost, například někteří kytovci, jako plejtvák obrovský (*Balaenoptera musculus* Linnaeus, 1758) údajně plave, když spí (Zepelin et al. 2005). Například delfíni mohou mít tzv. plavecký odpočinek, kdy se mohou pomalu pohybovat podél pevné trajektorie (Lyamin et al. 2006). U suchozemských savců je spánek spojen se zavřenými očima, polohou vleže, ale existují různé odlišné variace. Například kůň (*Equus* Linnaeus, 1758), slon či žirafa spí i ve stoje. Některé druhy, například přežvýkavci (*Ruminantia* Scopoli, 1777), přežvykují, zatímco spí. Též mnoho savců spí s pootevřenými očima (Zepelin et al. 2005).

Volba místa na spaní je specifickým ukazatelem pro spánek. Místo se liší dle způsobu života a sociální struktury. Ke spánku mohou sloužit nory, jeskyně, stromy a jiná bezpečná místa. Některé druhy, například zebra stepní (*Equus quagga* Boddaert, 1785), spí v otevřeném prostoru, kdy se zpoehá na vlastní ostražitost a na určité signály přicházející z okolí. Některé druhy mají charakteristický rituál těsně před spánkem. Například psi (*Canis familiaris* Linneaus, 1758) a lišky (*Vulpes vulpes* Linneaus, 1758) krouží u zvoleného místa ke spánku (Zepelin et al. 2005). Šimpanzi (*Pan troglodytes* Blumenbach, 1775) si staví každý večer nové hnízdo (Goodall 1962; Zepelin et al. 2005).

Načasování denního spánku se liší podle druhu. Každý druh má svůj vzorec aktivity. Může se jednat o denní, noční, soumravný nebo arytmičtý. U lidí a lidoopů má spánek tendenci být koncentrovaný každý den ve stejném čase. U většiny savců se objevuje spánek polyfázický. Druhy se též liší stupněm odezvy na vnější podněty během spánku. Některé se probouzí lépe než ostatní (Twyver 1969).

Spánek je nedílnou součástí adaptace druhu na různá stanoviště a způsoby života. Většinou jsou zásadní dva faktory, které určují druhovou variabilitu spánku u savců. První souvisí s velikostí těla a druhý odráží míru, do jaké musí zvíře zvládnout nebezpečí predace. První faktor je spojen se spánkem s pomalými vlnami (SWS) neboli NREM spánkem, zatímco druhý je spojen s paradoxním spánkem (PS), který se vyznačuje nízkým napětím na elektroencefalogramu a krátkými pohyby končetin a obličejových svalů, autonomní nepravidelností, u člověka sněním. SWS můžeme brát ve spojitosti s konstitučními nebo endogenními vlivy, zatímco PS je spojován s ekologickými nebo exogenními vlivy. Za konstituční proměnné můžeme považovat délku života, tělesnou hmotnost, hmotnost mozku, nebo dobu březosti. Negativní korelace mezi těmito proměnnými naznačují, že velké množství PS je nevýhodné pro druhy, které podléhají silné predaci. V průběhu paradoxního spánku (PS) jsou zvířata velmi málo citlivá na vnější podněty, a proto mohou být zranitelnější vůči predaci (Allison & Cicchetti 1976).

Zvířata s vyšším bazálním metabolismem mají méně spánku s pomalými vlnami. Druhy spící pod vyšším predačním tlakem tráví méně času v REM spánku. Prekociální druhy v dospělosti též mají sklon ke kratšímu času strávenému v REM spánku než druhy altriciální. Tělesná hmotnost zvířat přímo nesouvisí se spánkovou architekturou. Například Zepelin a Rechtschaffen (1974) udávají, že tělesná hmotnost koreluje s délkou spánku. Výrok „větší savci spí méně“ je pravdivý, ale není pravdivý v souvislosti pouze s hmotností. Bazální metabolismus je údaj, který vyjadřuje, kolik potřebuje tělo v klidu energie, aby si zachovalo základní vitální funkce. Tudíž savci s vyšším bazálním metabolismem, spí méně a mohou věnovat více času shánění potravy pro požadavky zvýšené rychlosti metabolismu (Lesku et al. 2006).

### 3.6 Welfare

Termín welfare, nebo-li životní pohoda zvířete, označují dobré životní podmínky a kladný vztah jedince k jeho prostředí (Broom 1991). Dobré životní podmínky určují míru, v níž se zvíře dokáže vyrovnat s výzvami prostředí a těší se dobrému zdraví. Dobré zdraví představuje nepřítomnost nemocí, nebo anatomické či fyziologické podmínky, které přímo či nepřímo vyplývají z nedostatečné výživy, sociálního uskupení, nebo jakékoliv podmínky, které není zvíře schopné úspěšně zvládnout (Barber 2009).

Welfare zvířat není jednostrannou záležitostí, zasahuje do vědecké, etické, ekonomické a politické dimenze. Welfare je studováno z vícero odvětví. Patří mezi ně biologické obory, jako je fyziologie, veterinární věda, etologie a srovnávací psychologie. Časem se ukázalo, že založení na pouze přírodních vědách nebude dostatečné. Ve skutečnosti jde především o etologii, fyziologii, psychologii a studia zabývající se interakcemi člověk-zvíře. Etologie má klíčovou roli v rozvoji znalostí o welfare zvířat a aplikovaný výzkum. Etologové potřebují znát „celé zvíře“ včetně vývoje behaviorálních systému, které souvisí s jeho chováním a propojují s fyziologickými základními procesy. Praktická aplikace výsledků může přispět ke zlepšení konstrukce ubikace a řízení postupů umožňující zvířatům vyjádřit jejich přirozené chování (Carenzi & Verga 2009).

Definice welfare, kterou používáme, se často týká pouze jednotlivce, a proto je důležité vnímat to, že se může lišit napříč druhem, ačkoli jsou vystaveni stejným podmínkám. V případě zoologických zahrad, kdy zvířata přichází často z heterogenního prostředí, to může ovlivnit schopnost adaptace a vyrovnání se s určitými výzvami, které se mohou vyskytovat v jejich prostředí. Zvířata mají své druhově specifické vlastnosti, které jim umožňují se vyrovnat s různým prostředím. Jejich adaptace mohou souviset s nutričními potřebami, citlivostí sluchu, termoregulací (Hill & Broom 2009). Welfare nevystihuje pouze nepřítomnost negativních zkušeností, ale především přítomnost pozitivních vlivů. Vědecké zkoumání emocí je však dlouhodobě opomíjeno (Boissy et al. 2007).

Welfare zahrnuje dobrý fyzický i psychický stav zvířete, což znamená, že by se zvířata měla nacházet v dobré kondici a zároveň by u nich měl být navozen pocit pohody. Spojení těchto přístupů by mělo vést k hodnoceního dobrého welfare. Dobré životní podmínky by měly být dodržovány jak na farmě, soukromých chovech, při přepravě, na trhu nebo v místě porážky. Ve Velké Británii toto bylo ustanoveno jako „pět svobod“, které tvoří základní filozofii Britské rady pro ochranu hospodářských zvířat (Farm Animal Welfare Council-FAWC), která těchto pět svobod novelizovala v roce 1993.

### **3.6.1 Spánek jako kritérium pro hodnocení welfare**

Spánek se stává populárním nástrojem pro měření welfare, protože měření je neinvazivní, do jisté míry prediktivní a je snadné shromažďovat a porovnávat výsledky. Kvalita a množství spánku může mít vztah jak s fyzickou, tak i na duševní pohodou. Problém, který zůstává při ověřování spánkových vzorců jako je měřítko welfare, zda nedostatek spánku nezpůsobuje stres, nebo zda stres způsobuje nedostatek spánku, nebo jakým způsobem je stres a spánek propojen (Langford & Cockram 2010; Owczarczak & Burman 2016; Schiffmann et al. 2018a). Sledování spánku nemusí být hlavní determinant, může to být klíčový indikátor, že něco s daným jedincem není v pořádku (Schiffmann et al. 2018b).

V experimentálních studiích je spánek studován v reakci na dřívější stresory, jako je například změna v sociálním prostředí. Spánek může být změněn na základě emocionálních reakcí, dokonce poté co reakce pominula. Ve studii chronických vlivů přicházejících z prostředí, jako je například nezařizené místo, například holá klec. Toto lze kombinovat s jinými měřeními, zda se u zvířat nemůže dostavit stav podobný depresi. Potencionálně bolestivé stavy jako je artritida či chirurgický zákrok, mohou vést k narušení spánku. Další potencionální důsledky může být transport, nebo manipulace se světelným režimem, jak s jeho délkou, tak intenzitou (Langford & Cockram 2010).

## **3.7 Spánkové chování v lidské péči versus ve volné přírodě**

### **3.7.1 Spánkové chování**

Kvalita spánku u lidí je měřena pomocí délky a spánkového vzorce, které mají významné účinky na fyzickou i psychickou pohodu, ale žádné studie nic takového nezkoumala u primátů a dalších druhů (Morimura et al. 2012). Některé studie zkoumaly vnitřní a vnější faktory ovlivňující spánkový vzorec jako jsou abiotické podmínky prostředí, sociální status a historie chovu, zejména u laboratorních zvířat (Campbell & Tobler 1984).

Nejspolehlivějším fyziologickým důkazem spánku je elektrická aktivita, která je zaznamenávána EEG. Toto měření je obtížně proveditelné mimo laboratoř či kliniku, proto je užitečnější identifikovat chování, které je spojené se spánkem. Mnoho zvířat si vybírá konkrétní místa, kde budou spát. Místa ke spánku také často působí jako ochrana před predátory (Langford & Cockram 2010). Spící zvíře, lze poznat také podle toho, že se téměř nepohybuje. Může dojít k drobným změnám v držení těla a záškubům (Tobler 1995). Savci jako jsou koně mohou mít lehký spánek, i když stojí. Většina savců musí mít uvolněné držení těla, nejčastěji vleže (Langford & Cockram 2010).



Spánkové vzorce u zvířat chovaných v zoologických zahradách jsou ovlivňovány chovatelskou rutinou, vzdálenost veřejnosti, enviromentálními rysy. V dnešní době je jen velmi málo informací o přirozených spánkových vrocích většiny exotických druhů (Whitham & Wielebnowski 2013).

### 3.7.1.1 Primáti

Vzhedem k tomu, že primáti tráví přibližně polovinu svého života na spacích místech, je důležitá znalost spánkového chování a analýzy faktorů ovlivňující výběr místa. Důraz by měl být kladen na faktory jako je pocit bezpečí před predátory, fyzické pohodlí, sociální složení skupiny a psychofyzilogii spánku. Stejně jako porozumění chování ve volné přírodě a znalosti chování souvisejícího se spánkem, lze aplikovat u zvířat chovaných v lidské péči s cílem zlepšení jejich prostředí (Anderson 1998).

Primáti vykazují širokou škálu spánkového chování. Načasování spánkových vzorců se značně liší. Některé druhy jsou považovány za noční, například africké a asijské poloopice (*Strepsirrhini* Geoffroy, 1812) nebo jihoamerický mirikiny (*Aotus* Illinger, 1811). Většina primátů je denní, ikdyž několik rodů jako Eulemur, Hapalemur, Lemur, kteří vykazují kathemelaritu, což znamená, že tato zvířata mají nepravidelný vzorec aktivity během dne a noci (Curtis & Rasmussen 2006). Výběr místa ke spánku je také variabilní. Někteří využívají arboreální místa ke spánku, některé druhy spí osamoceně jiné ve skupině. Menší primáti mohou využívat dutiny ve stromech. Větší primáti spí na holých větvích, ikdyž často mají terestriální aktivitu. Někteří větší primáti, například paviáni (*Papio* Erxleben, 1777) spí na skalnatých římsách (Fruth et al. 2017) .

Zatímco malé opice a giboni (*Hylobates* Illiger, 1811) spí vsedě nebo přikrčením, větší primáti jako šimpanzi, bonobové (*Pan paniscus* Schwartz, 1929), gorily (*Gorilla gorilla* Savage & Wyman, 1847) a orangutani (*Pongo* Lacépède, 1799) spí vleže v hnízdně, které si vyrobili z větví a listů stromů, nebo ze suchozemské vegetace v závislosti na umístění hnízda (Obr. 9) (Anderson 2019).

Ve volné přírodě si šimpanzi vyrábí vlastní hnízdo nebo plošiny postavené z větví stromů s výjimkou mláďat do dvou a půl roku věku. Ta do té doby spí se svojí matkou (Goodall 1962). Stavba hnízda trvá 3 až 5 minut a obvykle každou noc staví nové. Divocí šimpanzi obvykle v postaveném hnízdně setrvávají celou noc (Riss & Goodall 1976). Čas, kdy je hnízdo vytvořeno se mírně liší, nejen ve vztahu k období, ale také mezi jednotlivci ve skupině. Během období dešťů, od prosince do května, staví hnízda již v 18 hodin. V období sucha, mezi červnem a říjnem byla obvyklá doba kolem 19 hodiny (Goodall 1962).

Šimpanzi při pozorování v lidské péči vykazovali velké rozdíly ve svém chování, narozdíl od volně žijících šimpanzů. Pokud měli k dispozici vnitřní expozici s místem na spaní, odešli

odpočívát asi 90 minut před západem slunce, což je mnohem dříve, než je obvyklá doba budování hnízd u divových jedinců. Na rozdíl od toho, pokud zůstali zavření venku, jejich chování bylo více podobné jako u divokých šimpanzů (Riss & Goodall 1976.)



Obrázek 9: Příklad vyrobeného hnízda, které používají lidoopi jako šimpanz nebo gorila (Samson & Nunn 2015).

Na rozdíl od šimpanzů, a goril, orangutani téměř nikdy nestaví hnízda na zemi (Anderson et al. 2019). Orangutani si staví mnohem náročnější hnízda než šimpanzi. Van Schaik (2004) uvedl, že stavba jejich hnízda může trvat až 10 minut, což je téměř dvakrát tak delší doba než u šimpanzů.

Další studie ukázaly, že orangutani vytvářejí menší spící skupiny než paviáni guinejský (*Papio papio* Desmarest, 1820) a celkově mají efektivnější a hlubší spánek. Paviáni více spali ve střežených polohách a nikdy nepoužili materiál ke zlepšení svého spacího místa. Zatímco orangutan spal v uvolněných polohách i na zemi a využíval spící materiál. Paviáni v této studii, stejně jako ve volné přírodě spali, zatímco jejich hmotnost spočívala na sedacích mozolech. Toto chování pravděpodobně umožňuje větší bdělost a možnost rychleji reagovat na vnitřní potřeby (například termoregulace) a na vnější faktory (například riziko predace, či sociální interakce). A to i za cenu, že přijdou o hlubší spánek, který je efektivnější, což má za následek více času stráveném ve spánkové fázi N2 (Obr. 10) (Samson & Shumaker 2015).



Obrázek 10: orangutan (*Pongo*) spící uvolněně na materiálu vhodným ke spánku. V druhé kleci pavián guinejský (*Papio papio*), který spí vzpřímeně na vyvýšeném místě (Samson & Shumaker 2015).

### 3.7.1.2 Slonovití

Slon indický (*Elephas maximus* Linnaeus, 1758) patří k největším žijícím suchozemským zvířatům. Jedná se ohrožený druh a jeho přežití do značné míry závisí na zvířatech chovaných v lidské péči. Sloni jsou denní zvířata, proto je třeba dodržovat jejich noční spánkové návyky (Tobler 1992b). Spánek u slonů může být spojen s možností lehnout si. Galfalone & Jha (2005) naznačují, že REM spánek je spojený s gravitací a je charakterizovaný obecnou ztrátou svalového tonusu, což je možné pouze tehdy když zvíře nemusí aktivně podporovat své tělo proti směru působení gravitace. Sloni potřebují určité množství REM spánku, kterého je možné dosáhnout, kvůli gravitaci, jen když leží nebo se opírají, což jim umožňuje relaxaci svalstva. Oproti tomu volně stojící poloha vyžaduje konstantní napětí antigravitačního svalstva. Dá se předpokládat, že volně stojící sloni mohou dosáhnout pouze SWS spánek, nikoli REM spánku, který je dosažitelný pouze vleže nebo pokud se zvíře opírá (Schiffmann et al. 2018b).

Omezené studie z volné přírody naznačují, že sloni indiští spí v průměru čtyři hodiny denně. Obecně platí, že stravovací návyky savců jsou spojeny s jejich množstvím spánku (Tobler 1992a). V zoologických zahradách byl spánek pozorován mezi 22:00 až 04:00 hodinou (Finch et al. 2021).

U slonů také existuje úzký vztah mezi odpočinkem a věkem. Lze říct, že s přibývajícím věkem se doba spánku vleže zkracuje. Mladší sloni odpočívají vleže více (Schiffmann et al. 2018b).

Kromě spánku vleže, bylo pozorované chování, kdy se zvířata opírala, což bylo zdokumentované u volně žijících slonů i u slonů držených v lidské péči. Sloni ve volné přírodě k tomu používají obvykle strom či skálu (McKay 1973; Tobler 1992b). Toto opření jim umožňuje přenést váhu na jiný objekt. Předpokládá se, že opření do jisté míry může kompenzovat nedostatek ležení (Schiffmann et al. 2018b).

Je tedy důležité slonům zajistit prostředí, které jim umožní si pohodlně lehnout. To lze docílit instalací měkké podlahy, jako je například písek, kůra, mulčovací kůra, nebo silná vrstva slámy. Tento materiál umožňuje stavbu tzv. mohyl, které umožní pohodlně si lehnout (Obr. 11) (Williams et al. 2015).



*Obrázek 11: Měkké podloží, které poskytuje různé příležitosti ke spánku (Schiffmann et al. 2018b).*

Pokud kvalita ani struktura podkladu není původcem nedostatku odpočinku a pokud instalace pískových valů je neproveditelná, je možné udělat jiné speciální úpravy, které mohou podporovat a usnadňovat spánek. Vzhledem k obrovské tělesné hmotnosti, sloni hledají i jiné možné způsoby, jak ulevit končetinám (Obr. 12). Úspěch při hledání vhodné pozice záleží na individualitě každého jedince. Pokud nejsou k dispozici vhodné materiály, může dojít ke vzniku sekundárních patologií, jako dekubity (poškození kůže či podkoží) kůže, nebo odřených klů (Schiffmann et al. 2018b).



Obrázek 12: Možnosti, jak si sloni chovaní v lidské péči mohou odlehčovat končetiny či hlavu (Schiffmann et al. 2018b)

### 3.7.1.3 Žirafovití

Žirafy se řadí mezi býložravce, kteří spí méně než všežravci či masožravci a doba spánku negativně koreluje s velikostí těla (Siegel 2005). Žirafy, jakožto kořist, mají jednu z nejnižších zaznamenaných hodnot spánku a nesmí spát hluboce, pokud mají přežít (Siegel 2009). Tobler & Schwierin (1996) popsali spánkové chování u žiraf (*Giraffa camelopardalis* Linnaeus, 1758) chovaných v zoo, které na základě držení těla rozdělili do tří kategorie. První byl spánek ve stoje, kdy zvíře nehybně stálo. Dále byl pozorován spánek vleže, který byl definován jako stav, kdy zvíře leželo na hrudi a břicho s nohama složenými pod sebe a mírně posunutými do stran bez jakéhokoliv pohybu. Dále paradoxní spánek (PS), který byl v tu chvíli, kdy žirafa ohnula krk dozadu, zatímco ležela a hlavu položila k zadním nohám (Obr. 13). Paradoxní spánek je možný pouze pokud zvíře nemusí aktivně podporovat své tělo vůči gravitaci (Ganfalone & Jha 2015).



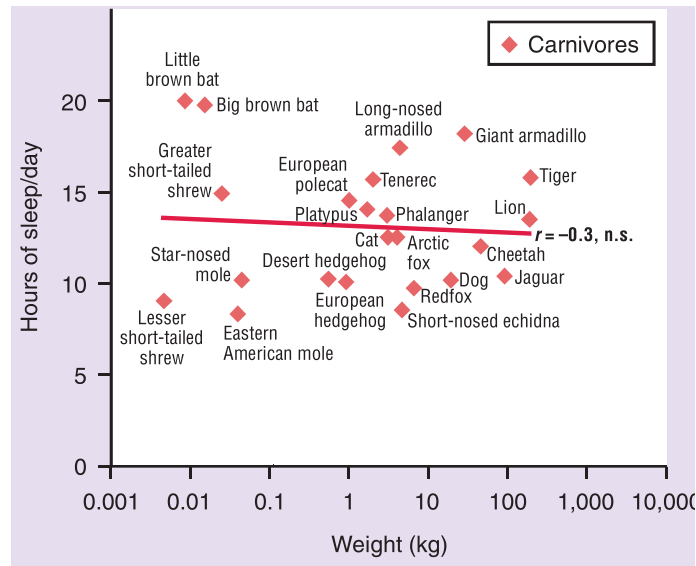
Obrázek 13: První fotografie znázorňuje ležící žirafu, druhá fotografie ukazuje polohu, při které může nastat paradoxní spánek (Takagi et al. 2019).

Celková doba spánku, kdy je proveden součet všech stavů spánku, je v průměru 4,6 hodin, přičemž krátké epizody PS obvykle trvají méně než tři minuty (Tobler & Schwierin 1996). U zvířat chovaných v lidské péči bylo pozorováno, že strávili v noci 7-9 hodin polohou vleže se 2-3 epizody, kdy zvíře leželo, a to trvalo v rozmezí 11 minut až 3 hodiny. Bylo pozorované sezónní rozdíly u spánkového chování. Ačkoli celková doba spánku a počet lehnutí u samic nebyla ovlivněna sezónou. U samců se celková doba trvání spánku v zimě zvýšila. Což bylo pravděpodobně způsobené západem slunce, ke kterému docházelo v zimě dříve než v létě, jelikož ve vnitřním prostoru, kde byla zvířata chována, nebylo instalováno umělé osvětlení. Zvířata byla tedy vystavena přírodním světelným cyklům. Další sezónní rodily jako například teplota či vlhkost, mohly mít určitý vliv na spánek (Takagi et al. 2019).

#### 3.7.1.4 Šelmy

V mnoha zoologických zahradách u kočkovitých šelem (*Felidae* Fischer de Waldheim, 1817) je spánek nejvíce pozorovatelné chování během dne. Lev (*Panthera leo* Linnaeus, 1758) věnuje nejvíce času spánku, což odpovídalo přibližně 63 % dne (Siahaan et al. 2020).

Dallaire & Ruckenbusch (1974) zkoumali spánek u lišky obecné chované v lidské péči. Ke spánku docházelo hlavně během dne a hlavní období spánku bylo mezi 16 hodinou a 20 hodinou. Ačkoli jídlo bylo k dispozici již ráno, liška se krmila až ve večerních hodinách. To naznačuje, že se nezměnil spánkový cyklus, ani přirozené chování. Průměrné trvání délky spánku je přibližně stejné jako u ostatních karnivorů s podobnou tělesnou hmotností, jako je například u kočky (Obr. 14).



Obrázek 14: Graf znázorňující korelaci hmotnosti a délky spánku u carnivorů (Siegel 2005).

### 3.8 Spánková deprivace

Definovat nedostatek spánku můžeme více způsoby, jelikož se jedná o široký pojem. Nedostatek spánku (spánková deprivace) nastává, pokud jedinec nemá dostatečné množství spánku, nebo pokud jsou jeho spánkové návyky mimo synchronizaci s přirozenými cirkadiálními rytmy. Spánek ve špatnou denní dobu může způsobovat spánkovou deprivaci. Nebo pokud je kvalita či množství spánku snižena důsledkem poruchy spánku, nebo působením vnějších faktorů (Buxton et al. 2012).

Krátký a narušovaný spánek je spojen s mnoha nepříznivými metabolickými změnami, jako je dysregulace více hormonů, snížení citlivosti na inzulín, inzulínová rezistence či glukózová intolerance. Nedostatek spánku může zvyšovat riziko chronických onemocnění včetně obezity, diabetu typu 2 a časné úmrtnosti (Punjabi et al. 2004; Chaput et al. 2007; Cappuccio et al. 2008; Buxton et al. 2012).

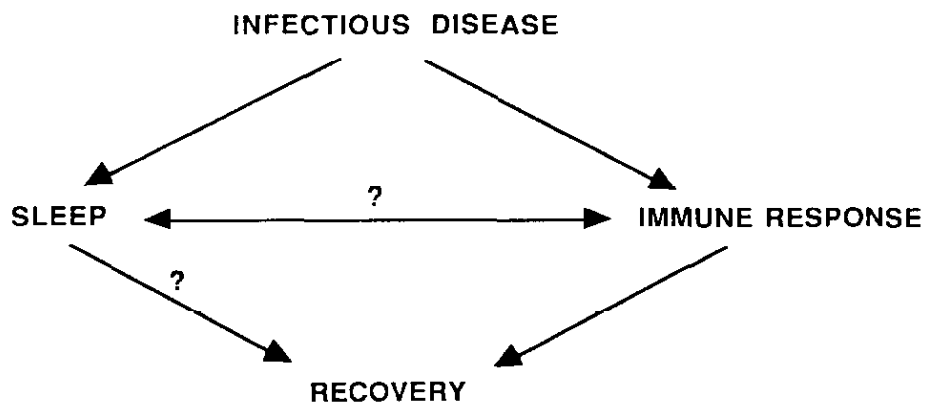
Spánkovou deprivaci můžeme rozdělit do více variant. Může se jednat o nespavost, akutní spánkovou deprivaci, či částečnou spánkovou deprivaci.

- Nespavost je definována jako převládající nedostatek kvalitního či kvantitativního spánku. Nespavost může být spojena s jedním nebo více příznaky, jako jsou potíže s usínáním, častým probouzením, problémem znovu usnout, nebo časné ranní probouzení.
- Totální spánková deprivace (TSD) neboli „total sleep deprivation“ označuje vyhýbání se spánku alespoň po dobu jedné noci.
- Částečná spánková deprivace (PSD) neboli „partial sleep deprivation“ je nejčastější forma spánkové deprivace, kdy dochází k omezení spánku a snížení obvyklé doby spánku za 24 hodin (Kohansieh & Makaryus 2015).

Spánková deprivace může u hlodavců a také u much způsobit smrt rychleji než nedostatek potravy. Everson et al. (1989) podrobili deset potkanů úplné spánkové deprivaci (TDS), kdy byl spánek blokován stimulem jako je nepřetržitá vynucená lokomoce. Do 11-32 dnů nastala smrt. Všichni potkani, kteří byli podrobeni TSD vykazovali oslabený vzhled, měli léze na ocasech a tlapkách, jejich hmotnost se snížila navzdory zvýšenému příjmu potravy.

Chaput et al. (2007) a také Cappuccio et al. (2008) došli k závěru, že deprivovaný spánek je v tomto ohledu závislý na klasických rizikových faktorech jako je index tělesné hmotnosti, který se značí BMI což znamená „body mass index“, nebo příjem potravy či snížená aktivita. Experimentální studie u zvířat i lidí prokázaly účinky spánkové deprivace na tělesnou teplotu, příjem potravy, přírůstek tělesné hmotnosti a výdej energie. Spánková deprivace vede také ke změnám v aktivaci nervového systému, redukcii hladiny leptinu a zvýšení hladiny ghrelinu v oběhovém systému (Barf et al. 2010).

Nedostatek spánku zvyšuje náchylnost ke vzniku infekcí. Nedávné studie také naznačují, že spánek a spánková deprivace může souviset s mechanismy, které způsobují infekční onemocnění (obr. 14) (Toth 1995).

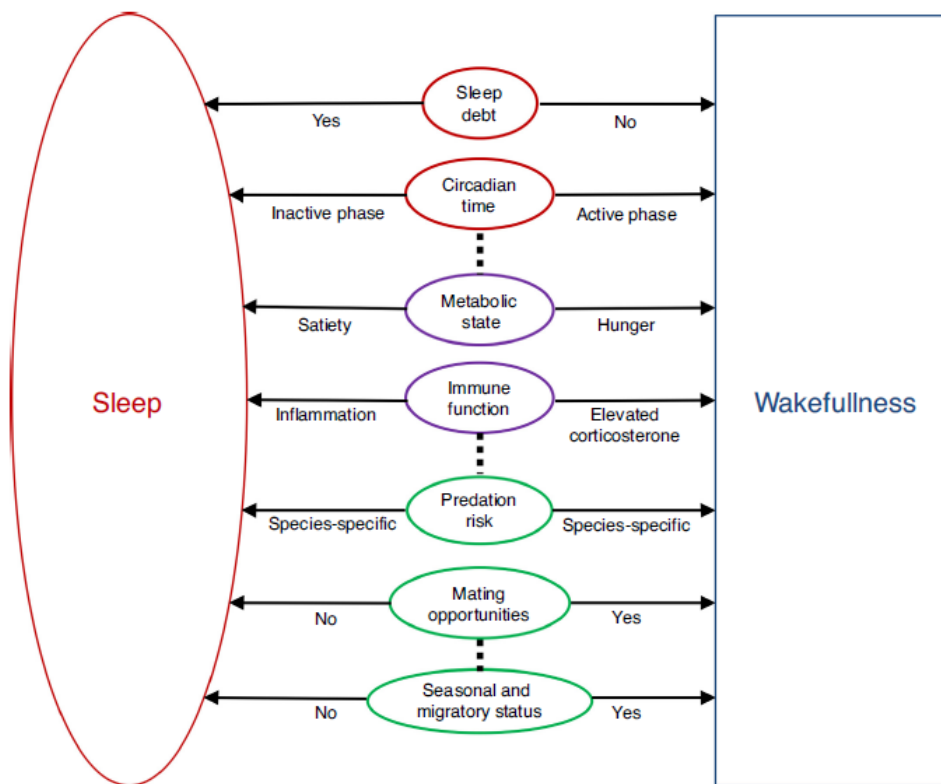


Obrázek 15: Souvislost spánku s infekčními onemocněními (Toth 1995).



### 3.9 Nejvýznamnější faktory ovlivňující spánek ve volné přírodě

Motivační procesy mohou silně ovlivňovat rozhodnutí, zda zvíře zůstane vzhůru nebo půjde spát. Lidé, když jsou motivováni, mohou zůstat vzhůru déle a zapojují se do různých kognitivních či fyzických aktivit a mohou ignorovat své cirkadiánní a homeostatické nastavení. U zvířat ve volné přírodě to představuje shánění potravy, páření, či přítomnost predátorů. To vše řídí motivační reakce a modulované vzrušení (Obr. 16). Zvířata tak mohou zůstat vzhůru déle či spát déle, nebo mít lehčí spánek. Dokonce to ovlivní unihemisferický spánek v reakci na různé vnitřní či vnější podmínky (Langford & Cockram 2010; Eban-Rotschild et al. 2017).



Obrázek 16: Schéma hlavních faktorů, které ovládají stavy spánku a bdění. Jsou to například cirkadiánní hodiny, predanční risk, imunitní funkce či činnost metabolismu (Eban-Rotschild et al. 2017).

### 3.9.1 Predace

Rané srovnávací práce naznačují, že predátorské prostředí je důležitým determinačním znakem spánkové architektury. Například druhy, které spí v rizikovém prostředí, stráví relativně méně času spánkem, kdy mohou být zranitelnější. Nedávné experimentální práce naznačují, že savci a ptáci přecházejí k bdělejším (lehčím) stavům spánku v reakci na zvýšení vnímaného rizika. Tyto výsledky zrcadlí vliv stresu na spánek u lidí a potkanů (Lima et al. 2005).

Důležitý aspekt spánku, který je pozorovatelný v živočišné říši, je to, že probuzená zvířata jsou ostražitá, zatímco spící zvířata relativně nereagují a nevědí o svém prostředí, a to je činí zranitelnější. Určité způsoby spánku jsou pravděpodobně bezpečnější než jiné. Volba místa spánku je pravděpodobně jedním z nejdůležitějších determinantů rizika predace během období spánku (Lima et al. 2005). Drobná zvířata investují více energie do hledání bezpečných míst ke spánku, aby snížili svoji zranitelnost (Capellini 2008). Například většina kopytníků na africké savaně jsou nejspíš příliš velcí na to, aby si našli bezpečné místo ke spánku, zatímco surikata (*Suricata suricatta* Schreber, 1776) ve stejné oblasti se predaci vyhne tím, že spánek tráví v norách pod zemí (Acarbi & Nunn 2011).

Výběr místa závisí na bezpečnosti dostupných míst, volby provedené ostatními (stupeň shlukování, atraktivita skupin pro predátory), také na blízkosti potravinových zdrojů. Kvalita spánku v daném místě je podstatným faktorem při výběru místa. Avšak ani nejbezpečnější místa nemusí nutně umožňovat hluboký spánek. Za jistých okolností se může jednat o exponovaná místa, která se mohou pro predátory stát neviditelná (špačci hřadující na drátech elektrického vedení) (Elgar 1989).

Načasování spánku neboli fázování spánku se dá považovat za kompromis mezi kvalitou spánku a rizikem predace (Ball 1992). Fenn & Macdonald (1995) zaznamenali posun spánkové aktivity z noční do denní u volně žijících potkanů v reakci na změny aktivity lišky, která změnila své vzorce na základě činnosti člověka. Podobný efekt zaznamenala Tobler (1989) u laboratorních potkanů v reakci na změnu v načasování krmení. Též zmiňuje, že zvířata s polyfázickým spánkem jsou nejvíce flexibilní, co se týče načasování spánku, krmení, nebo členění predátorům. Interakce predátor-kořist se dá popsat jako hra ve shánění potravy, kdy kořist zvládá riziko predace a predátor ovládá strach ve své kořisti. Tudíž predátor specializující se na danou kořist, musí reagovat na jakoukoliv změnu ve vzorci chování této kořisti (Kotler et al. 2002).

### 3.9.2 Hierarchie

Spánkové chování a spánkové vzorce úzce souvisí se sociální strukturou (Noser et al. 2003). Sociální prostředí hraje zásadní roli při určování welfare, zejména u druhů, které žijí ve vícegeneračních rodinách, které jsou pozorovatelné například u slonů. Obvykle jej tvoří samice, mladiství a mláďata. Sloni jsou považováni za vysoce inteligentní zvířata se sociálními vztahy na vysoké úrovni (Williams et al. 2015; Evison et al. 2020). Věk ve skupině též ovlivuje délku spánku, zatímco mladší sloni spí relativně delší dobu než dospělí jedinci (Tobler et al. 1992a; Walsh 2017). Přítomnost mláďat může narušovat spánkové vzorce dospělých slonů. Pokud mláďata spala, minimálně jedna samice stála. Nejpozorovatelnější chování je obranné, proto tyto zvířata spí méně (Walsh 2017).

Spánek je stejně fragmentovaný jak u zvířat ve volném prostředí, tak v lidské péči. Noser et al. (2003) provedli studii, kde měli za cíl prozkoumat vztah mezi společenským statutem a spánkem u dželad (*Theropithecus gelada* Rüppell, 1835) chovaných v zoologické zahradě. Zkoumali dvě hypotézy. První hypotéza se zaměřila na to, zda se dominantnější zvířata mohou cítit méně ohrožená vůči nebezpečí či predaci, ve srovnání s níže postavenými jedinci. U této hypotézy by se očekávalo, že budou vykazovat intenzivnější spánek s menší fragmentací. Naopak druhá hypotéza říkala, že vysoce postavená zvířata jsou v noci ostražitější než níže postavená, aby mohla rychleji reagovat na nebezpečí v noci. Na základě tohoto tvrzení by měl být jejich spánek kratší, méně intenzivní a více fragmentovaný. Pro dobré vyhodnocení obou hypotéz je důležité znát sociální strukturu daného druhu. Dželady žijí přirozeně v harémech, které se zdržují blízko u několika dalších harémů, kde samci dominují samicím. Studie sledovala tři stavy, které mohou poukazovat na vzájemný stav spánku a sociální struktury. Jednalo se o probuzení, přechodný a uvolněný spánek. Jejich hodnocení probíhalo na základě pohybů a držení těla. Dominantní samci či samice strávili méně času spánkem v uvolněných polohách ve srovnání s níže postavenými jedinci. Dominantní jedinci vykazovali vyšší hodnoty přechodného spánku, který jim umožňoval být ve střežbě před možným nebezpečím. (Noser et al. 2003).

Další pozorované chování bylo spojeno se sexuálním chováním. U makaků rhesus (*Macaca mulatta* Zimmermann, 1780) v období rozmnožování byly noční boje dvakrát častější. Dospělí samci byli seskupeni s nepřibuznými samci a spali buď sami, či se samicemi (v období rozmnožování). Rozdělení opic ve skupině v noci odráží jejich denní asociace (Vessey 1973).

## 3.10 Potencionální faktory ovlivňující kvalitu spánku zvířat v chovech

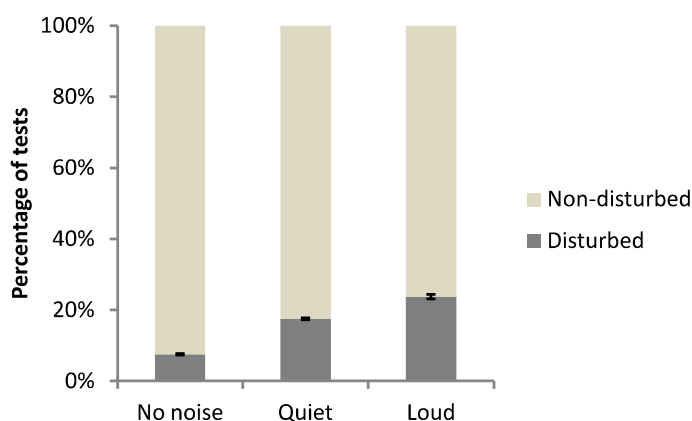
### 3.10.1 Vliv návštěvníků

Od sedmdesátých let minulého století výzkum účinků návštěvníků zoologických zahrad na welfare zvířat zesílil. Četné studie ukázaly, že přítomnost návštěvníka, hustota počtu návštěvníků, jejich aktivita, velikost a poloha jsou spojeny s chováním zvířete a menší míře s fyziologickými změnami. Studie přinášejí obvykle výsledky buď jako negativní (nežádoucí) nebo pozitivní (obohacující), ale zůstává nejasné, zda významně zasahují do welfare zvířat. Za negativní vnímání je v extrémním případě považováno nevhodné chování návštěvníků, jako je škádlení, krmění, křik, či házení kamenů (Davey 2007). Další vliv je hlučnost návštěvníků, jejich rušivé chování a olfaktorický vliv (Quadros et al. 2014). Studie o dopadech návštěvníků využívají širší škálu hodnotících veličin. Například jaké je seskupení zvířat, míru stresu, interakce člověk-zvíře (Davey 2007).

Pro stanovení případného stresu a tím i možného dopadu na welfare zvířat, slouží analýzy hormonů, naznačující případné fyziologické změny. Příkladem je stanovená koncentrace kortizolu v moči u chápanů stredoamerických (*Ateles geoffroyi* Kuhl, 1820), kteří byli sledováni v průběhu roku, kdy se počet návštěvníků lišil dle ročního období. Výsledky ukázaly, že se zvýšeným počtem návštěvníků došlo ke zvýšení koncentrace kortizolu (Davis et al. 2005). Zvýšení kortizolu při přítomnosti návštěvníků bylo též zaznamenáno v obdobné studii ve výkalech antilop jeleních (*Antilope cervicapra*, Linnaeus, 1758) (Rajagopal et al. 2011).

U dalších druhů savců, mohou někteří jednotlivci při stresu vykazovat zvýšenou agresi. Například studie mangabejů (*Cercocebus* Geffrey, 1812) hodnotily změny v jejich agresivním chování, groomingu (opečovávání) a sexuálním chování. Výsledky prokázaly, že zvířata, která setrvala v kleci, kde byla vystavena většímu počtu návštěvníků, zvýšila agresivní projevy vůči lidem a členům ve skupině a snížila agresivní projevy směrem ke zvířatům v sousedních klecích (Mitchel et al. 1991). Další možný efekt návštěvníků je zvýšená exprese abnormálního chování, jako kousání se, žebrání a poskakování (Mallapur et al. 2005). Takové změny v chování mohou být důsledkem zvýšeného fyziologického stresu.

Larsen et al. (2014) studovali chování koal (*Phascolarctos cinereus* Goldfuss, 1817) a zda vysoký hluk, který byl přímo úměrný s počtem přítomných návštěvníků, ovlivňuje čas ztrávený odpočinkem (Obr. 17). Vigilance (bdělost) byla mnohem vyšší za přítomnosti návštěvníků, než kdyby návštěvníci nebyli přítomni. Kromě toho koaly, které se nacházely blíže k návštěvníkům, byly pozornější než ty, které byly umístěné vzdáleněji. Tyto koaly byly pravděpodobně rušeny pohyby a chováním návštěvníků, protože je to nutilo k vyšší ostražitosti.



Obrázek 17: Graf zobrazující, jak hluk rušil koaly (*Phascolarctos cinereus* Goldfuss, 1817) na rozdíl od ticha (Larsen et al. 2014).

Dalším příkladem je i studie Roth & Cords (2020), kdy sledovali skupinu hulmanů jávských (*Trachypithecus auratus* Geoffroy, 1812) a zaměřili se na frekvenci nebo výskyt aktivit jako změny místa, afiliativní (přátelské způsoby komunikace) chování, agresivní chování, a to u skupiny šesti jedinců. Tato studie se také zaměřila na množství času, který zvířata trávila spánkem a jestli délka souvisela s množstvím návštěvníků v ten daný den. Větší množství návštěvníků korelovalo s vyšší frekvencí výše zmíněných aktivit, což znamená, že návštěvníci v zoologické zahradě byli zdrojem autonomního vzrušení. Podobně hulmani trávili více času spánkem ve dnech s vyšší průměrnou návštěvností, což může ukazovat na naučenou bezmoc a naznačuje, že návštěvníci jsou zdrojem stresu. Byl zjištěn pozitivně korelující vztah mezi vysokým množstvím návštěvníků a afiliativním chováním, naznačující, že hulmani se tímto chováním snažili snížit stres způsobený návštěvníky.

Každý druh může vliv návštěvníků prožívat jinak, pro některé to může být stresové, pro jiné to může být obohacující, nebo neutrální. U primátů se může lišit napříč skupinami. Jedním z důvodů může být velikost těla. Malí stromoví primáti jsou náchylnější, protože návštěvníky mohou vnímat jako potencionální predátory a je pravděpodobné, že budou reagovat vyhýbáním se nebo budou vykazovat obranné chování (Davey et al. 2007). Větší primáti mohou vykazovat jiné chování než malí primáti. Mohou nereagovat na návštěvníky, nebo vykazovat útočné chování (Chamove et al. 1988; Margulis et al. 2003). Další možné vysvětlení, proč různé druhy na návštěvníky reagují odlišně, zahrnuje rozdílné sociální skupiny a hierarchie, typické reakce na environmentální události a návyky vůči návštěvníkům, délka ztrávená v lidské péči, denní a sezónní rozdíly (Hosey 2005).

Efekt návštěvníků může být tlumen v přírodních expozicích, které jsou dostatečně velké, a kde jsou dostatečné úkryty, které umožní únik před návštěvníky. Další studie ukázala, že bariéra, která je mezi zvířaty a návštěvníky může mít vliv na omezení stresu. Takovéto bariéry mohou

představovat krycí clony nebo maskovací sítě, či skla, která jsou polopropustná. Opatření, která mohou vést ke snížení stresu, mohou zahrnovat změnu velikosti výhledových skel, výšku chodníků odkud návštěvníci mohou pozorovat zvířata (Margulis et al 2003; Davey et al. 2007). Blaney & Wells (2004) nainstalovali krycí sítě na vyhlídkovém prostoru do expozice goril. Poté pozorovali snížení ve stereotypním chování a míře agrese, které se obvykle odráželo ve velkém množství návštěvníků.

### **3.10.2 Osvětlení**

Umělé osvětlení může ovlivnit chování jedince s často drastickými a potenciálně negativními účinky v biologických rytmech, denní aktivitě a reprodukci. Světlo má silný biologický význam pro denní i roční rytmy vzhledem k jeho periodickým změnám a sezónním výkyvům. Světlo v noci není tak neškodné, jak se myslelo. Laboratorní studie potvrdily rušivé účinky umělého světla, které mají vliv na širokou škálu behaviorálních aspektů, jako je reprodukce, hledání potravy, spánek a migrace. Kromě toho jsou uváděny změny fyziologických účinků včetně změny v imunitní odpovědi, hladiny kortizolu, melatoninu, testosteronu a metabolismu glukózy (Brainard et al 1984; Navara & Nelson 2007; Shuboni & Yan 2010; Raap et al. 2015). Změna v načasování reprodukce a aktivit vystavuje tyto jednotlivce většímu riziku klimatických aspektů, predaci, nemoci, což potenciálně snižuje kondici (Bedrosian et al. 2011).

Světelné podmínky v prostředí, kde jsou chovaná zvířata, byly navrženy tak, aby vyhovovaly lidským potřebám. Toto představuje řadu potencionálních problémů pro zvířata, která jsou takto chována. V některých zařízeních může být úroveň světla konstatní, nebo téměř konstatní. Jinde se může osvětlení měnit podle pevného plánu. V obou případech uměle udržovaná fotoperioda obecně vyhovuje lidským potřebám a neodráží přirozené světelné podmínky. Nevhodná intenzita a spektrální složení světla může nepříznivě ovlivňovat welfare (Morgan & Tromborg 2007). Zářivkové osvětlení, které je preferované kvůli jeho sníženým nákladům na údržbu, může také omezit přístup určitých vlnových délek, které jsou potřebné pro optimální pohodu zvířat. Silné kontrasty mezi světlými a tmavými oblastmi v prostředí zvířete mohou vzbuzovat strach (Belhorn 1980).

Vlivy, které přináší intenzita světla, se zabývala studie, které věnovala pozornost behaviorálním změnám u laboratorních potkanů. V laboratorních podmínkách se neodráží přirozený cyklus den/noc, který je charakteristický pro potkany. Laboratorní potkani jsou vystaveni mnohem více světlu než divocí jedinci, kteří jsou obvykle aktivní v šeru a spí v temných norách. U laboratorních zvířat byla pozorována změna ve spánkovém chování. Zatímco potkani ve světelejnějších podmínkách spí stočeni se zavřenýma očima, ve tmě leží nataženi s otevřenýma očima (van Betteray et al. 1991). Narušení spánku a cirkadiánní cykly mohou být stresorem v některých experimentech. Pokud tedy světelné podmínky mohou ovlivnit spánek, mají zjevné dopady na stres. Například u myší je narušení světelných

podmínek stresujících, což má za následek zvýšené hladiny kortikosteronu a sníženou latenci pro agresi (van der Meer et al. 2004).

Konstatní vystavování prodloužené fotoperiodě může vést ke změně poměru melatoninu k serotoninu, což ovlivňuje katabolickou a anabolickou rychlost důležitých enzymů v centrálním nervovém systému. Kontinuální vystavení světlu také potlačuje cirkadiánní aktivitu, což je pro zvíře stresující (Morgan & Tromborg 2007).

Umělé osvětlení v noci nazývané také „světelné znečištění“ rychle prostupuje životním prostředím. Pro mnoho organismů to je problematické, jelikož dochází k narušování fyziologických procesů, které se spoléhají na přesné světelné informace, jako je načasování denních rytmů a sezonních adaptací (Bedrosian et al. 2011). Například vrápenec malý (*Rhinolophus hipposideros* Bechsten, 1800), který je ohrožen v mnoha průmyslových zemích ve střední Evropě, změnil v blízkosti pouličního osvětlení své vzorce chování (Stone et al. 2009). Zpěvní ptáci poblíž pouličních světel se pářili a snášeli vajíčka dříve než ptáci hluboko v lese (Kempenaers et al. 2010).

Noční druhy jsou obvykle chováni v obráceném světelném režimu. Umělé osvětlení je navrženo tak, aby simulovalo expozicích noc během dne. Noční zvířata jsou poté aktivní a lépe pozorovatelní, jak ošetřovateli i návštěvníky zoologických zahrad. Obvykle jsou osvětlována pomocí umělého modrého nebo červeného světla (Fuller et al. 2016). Studie Fuller et al. (2016) uvádí, že každý subjekt bez ohledu na druh, změnu v chovu či jiné individuální charakteristiky, vykazoval vyšší celkovou úroveň aktivity, pokud byl umístěn v červeném světle ve srovnání s modrým. Všechny druhy také používaly svá místa ke spaní, které byla pod červeným osvětlením, což naznačuje, že se aktivně vyhýbali modrému světlu. Snížení aktivity, bylo pozorované, když zvířata byla chována v expozicích s modrým světlem.

### **3.10.3 Management chovu**

Porozumění charakteristikám spánku má přímý význam pro zdraví a management zvířat chovaných v lidské péči. Abnormální spánkové vzorce mohou být příznakem nemoci, či špatného welfare. V humánní medicíně je dobře zdokumentováno, že spánek může být ovlivněn averzivními zážitky, jako je bolest (Moldofsky 2001). Vztah bolesti ke spánku byl též zdokumentovaný u laboratorních potkanů, kteří trpěli artritidou a vykazovali významné snížení REM spánku a zvýšení bdělosti a také vykazovali vyšší míru fragmentaci spánku (Landis et al. 1989).

Další prokázaný případ spojitosti bolesti se spánkem, byl u koní, kde docházelo k „epizodickým kolapsům“, kdy zvíře bylo vystaveno dlouhodobým deprivacím spánku. V prvním případě si kůň odmítal lehnout kvůli bolestem břicha. U druhého koně byl důvod z přemístění do nového zařízení, kde se mohlo jednat o potencionální nejistotu z jiného prostředí (Lyle & Keen 2010).

Je známo, že sloni chovaní v lidské péči jsou náchylnější k degenerativním onemocněním kloubů, které je spojené s přibývajícím věkem. Je to pravděpodobně důvod, proč se později vyhýbají lehnutí (Miller et al. 2016). Kratší doba ležení je též spojena s pozdním stádiem březosti a s následnou laktací. Kromě toho odhalili, že ochota odpočívat klesá, pokud se zvířata necítí zcela bezpečně (Laws et al. 2007; Williams et al. 2015).

Podobné kolapsy jako u koní byly hlášeny u slonů. V prvním případě se jednalo o osmnáctiletého slona, který trpěl chronickou pulpitidou (zánět zubní dřeně) na jeho pravém klu. Video záběry ukazovaly, že slon se mírně opíral o zeď, dokud se mu nepodlomily zadní končetiny a upadl na jeho pravou stranu. Od pádu nedošlo k žádnému dalšímu incidentu. Slon poté pravidelně využíval hromady písku ke spánku. Další zaznamenaný případ se odehrál u šedesátileté samice, která trpěla degenerativním onemocněním kloubů. Opět došlo k pádu a zaměstnancům se jí povedlo postavit v následujících hodinách. Od té doby začala využívat místa k odpočinku, kde se mohla opřít. Předtím upřednostňovala volně stojící pozici. Poslední uvedený případ byl u dvacetisedmileté samice, která měla před porodem (obr. 18). Po pádu se zdálo, že samice bojovala s orientací. Všechny případy měly společnou anamnézu, a to nedostatek spánku po dobu několika týdnů, dokonce měsíců. Navíc nebyly prokázány žádné další změny, jako například hematologické parametry, infekční onemocnění či zranění (Schiffmann et al. 2018b).



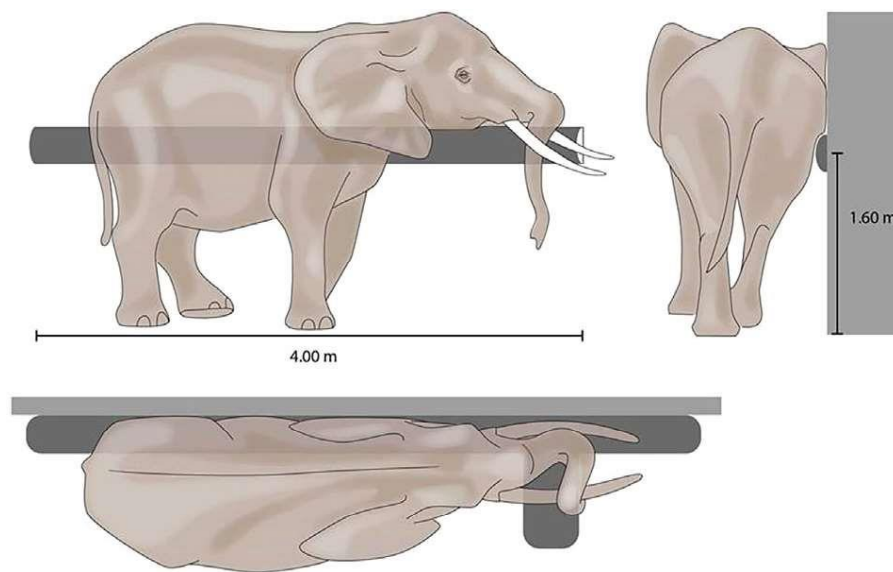
Obrázek 18: Zachycení pádu vlivem kolapsu u samice slona indického (Schiffmann et al. 2018b).

Další abnormální vzorce spánku ve spojitosti bolestí byly pozorované u slonů trpících závažným virovým onemocněním vyskytující se ve sloní populaci. Studie uvádí, že sloni v raných fázích nástupu sloního endoteliotropního virusu (EEHV) spali v průměru o hodinu méně. EEHV je akutní virové onemocnění projevující se letargií, anorexií, edémem, cyanózou jazyka, krváceninami, často vedoucí ke smrti. Je hlavní hrozbou pro slony žijící v zoologických zahradách. EEHV způsobilo smrt 25 % slonů indických v severoamerických zoo od roku 1983



(Wilkie et al. 2014; Fuery et al. 2016). Výskyt onemocnění může do jisté míry souviset s vyšší hladinou kortizolu (Kalirathinam et al. 2019).

Schiffmann et al. (2018b) navrhli potenciální praktické řešení, jak předejít vyhýbání se odpočinku u slonů chovaných v zoologických zahradách. V první řadě instalace měkkých podlah, jako písek, kůra či silná vrstva slámy. Pokud kvalita a struktura není původcem nedostatku odpočinku a instalace pískových valů není možná, tak sloni mohou těžit z jiných úprav v jejich prostředí, které může podporovat odpočinek. Může se jednat o kmeny stromů, brány, sloupy, které mohou sloužit k opření. Další možností je zhotovení speciální stěny s výčnělkem ve vodorovné poloze v ideální výšce, který zvířeti umožní ulevení kyčli či pánvi.



Obrázek 19: Příklad zhotovení stěny umožňující pohodlné opření (Schiffmann et al. 2018b).

I u žiraf chovaných v lidské péči je spánkové chování relativně konzistentní napříč různými typy chovatelského zařízení. Avšak na kvalitu spánku mohou mít vliv proměnné v prostředí, jako je materiál substrátu. Pokud se žirafám přidá písek, seno či štěrk na betonovou podlahu, došlo ke změně kvality spánku (Tagaki et al. 2019)

U lidoopů došlo v několika posledních letech k výraznému zlepšení ze získaných popisů nebo odhadů, jako například kolik je potřeba spacích hnízd dle hustoty populace. Zvířatům je vhodné nabídnout více potencionálních spacích míst. Ve volné přírodě koreluje pozitivně velikost hnízdiště s velikostí spící skupiny (Anderson et al. 2019). Při stavbě konstrukcí je důležité uvažovat nad stejnými parametry, které by byly ovlivňovány i ve volné přírodě. Například jak je narušováno prostředí teplotními výkyvy, viditelností, typy materiálu a substrátu, prostorové uspořádání spacích ploch včetně vertikálních a horizontálních rozměrů (McCarthy 2017; Anderson et al 2019). Ačkoli někteří lidoopi (například orangurani) příležitostně spí i na zemi v lidské péči, však nejčastěji preferují nejvýše dostupnou plochu při více úrovněm

uspořádání ubikace. V některých zařízeních je poskytováno podlahové vytápění nebo hluboká podestýlka, která mohou být pro zvířata atraktivnější. Některá zařízení poskytují vyvýšené koše jako potencionální místo ke spánku, některá zvířata to využívají a jiná zcela ignorují. Koše na fotografii (obr. 20) nebyly využívány, nejspíš proto, že jsou příliš malé, příliš hluboké a nedostatečně zpevněné. Šimpanzi spíše preferovali vyvýšené plošiny (Anderson et al. 2019).



*Obrázek 20: Spací koše, které nebyly zvířaty využívány. Zvířata preferovala ke spánku možnost plošiny (Anderson et al. 2019).*

Anderson et al. (2019) navrhuje, aby se více zaměřilo na data získaná z volné přírody o spánkových místech daného druhu. U šimpanzů by bylo vhodné zaměřit se na velikost, tvar a pevnosti spánkových košů, pokud jsou používány a na vhodné termoregulační podmínky. Autoři také doporučují různé kombinace hnízdního materiálu, aby se stimulovala možnost výběru různé vegetace obdobně jako ve volné přírodě.

## 4 Závěr

Znalost etologie a ekologie daného druhu zvířete je nezbytně nutná pro pochopení problematiky spánku u zvířat chovaných v lidské péči. Spánek je ve volné přírodě ovlivňován vnitřními faktory jako jsou cirkadiánní hodiny, spánkový dluh, či metabolismus. Nejčastějšími vnějšími faktory je predační risk, sociální uskupení, enviromentální působení, či migrační status. Zvířata chovaná v lidské péči jsou vystavena mnoha dalším faktorům, často stresujícím, se kterými by zvířata žijící ve volné přírodě nepřišla do styku, a přesto se s tím musí zvládnout vyrovnat. Jedná se především o téměř stálou přítomnost lidí, ať už ošetřovatelů, či návštěvníků, změnu světelného režimu a další skutečnosti, které mohou nepřímo souviset se spánkem. Například zdravotní stav zvířete má velký vliv na kvalitu spánku, ať se může jednat o artritické změny či přítomnost infekčního onemocnění. Toto můžeme do jisté míry ovlivnit managementem chovaných zvířat. Studií spánku a spánkového chování můžeme do jisté míry simulovat potřeby, které mohou zpříjemnit spánek daného druhu.

Každý druh má své odlišné spánkové vzorce a návyky pojící se ke spánku. U primátů je třeba se zaměřit na bezpečnost spacích míst, fyzické pohodlí a významnou roli hraje sociální uskupení, kde například kvalita spánku negativně koreluje s postavením ve skupině.

Doporučení pro zkvalitnění spánku u primátů chovaných v lidské péči:

- Více potencionálních spacích míst
- Víceúrovňové uspořádání ubikace - zvířata si nejčastěji volí nejvýše posazené místo ke spánku
- Instalace spánkových košů, ale simulovat vhodnou velikost, hloubku a dostatečné zpevnění, více se inspirovat hnízdy z volné přírody
- Kombinace a vyšší pestrost nabízeného materiálu ke stavbě hnízd (dřevitá vlna, kůra, sláma, deky)

Sloni kvůli své velké tělesné hmotnosti jsou zatíženi větší gravitační silou, která brání možnosti REM spánku, kterého je možné dosáhnout pouze tehdy, kdy zvíře nemusí své tělo aktivně podporovat proti gravitaci. Je tedy žádoucí, slonům chovaným v lidské péči, nabízet alternativy, které umožní zvířeti odpočinek a relaxaci svalstva. Sloni jsou zvířata s dlouhým generačním intervalem, kdy se v pozdějším věku mohou vyskytovat zdravotní problémy, které mohou omezovat možnosti lehnout si. Kvůli velké hmotnosti se často jedná o artitické změny v pohybovém aparátu jedince. Kromě ortopedických onemocnění se může jednat o virové onemocnění EEHV vyskytující se ve sloní populaci, či jiné onemocnění.

Doporučení ke zkvalitnění spánku u slonů chovaných v lidské péči:

- Instalace měkkých pohlad, jako je například písek, kůra, či silná vrstva slámy
- Zhotovení pískových valů, či mohyl
- Další úpravy prostředí, které umožní alespoň opření či ulevení končetiny nebo hlavy (například kmeny stromů, brány, sloupy, či speciální stěny s výčnělkem v ideální výšce)

Dalším druhem, který je často k vidění v zoologické zahradě jsou žirafy, které mají jednu z nejnižších zaznamenaných hodnot spánku. Porozované spánkové chování se zásadně nemění, ale na kvalitu spánku mohou mít vliv proměnné, jako je materiál použitého substrátu.

Doporučení ke zkvalitnění spánku u žiraf chovaných v lidské péči:

- Přidání měkkého substrátu (písek, seno)

Při používání spánku jako indikátoru welfare pozorujeme tři hlavní problémy, které omezují využívání této metody. Jedné se o technické potíže v záznamu spánku, porozumění vzájemnému vztahu mezi událostmi během bdělosti a následné změny spánku a zjištění, jak je spánek pro dané zvíře důležitý. Nejspolehlivějším nástrojem měření je EEG, ale to je obtížně aplikovatelné mimo laboratorní podmínky. Porozumění spánku a bdělosti je hůře detekovatelné u zvířat než u lidí. Mnoho reakcí může být druhově specifické. Zdá se, že spánek se stavem bdělosti velice jemně interaguje.

Spánek má stále potenciál stát se cennějším nástrojem pro určování welfare, než je tomu teď. Je potřeba charakterizovat spánek jednotlivých druhů a poté provést studie jakékoliv změny v množství, délce trvání, rozfázování nebo typu spánku po vystavení potencionálně stresující události. Toto by mohlo pomoci pochopení, jak zvířata reagují a vnímají jejich prostředí.

Doporučení:

- zaměřit pozornost chovatelů na neinvazivní monitoring 24 hod cyklu zvířat (např. kamery)
- samotný záznam o ulehnutí zvířete může poskytnout informace o tom, zda je zvíře schopné odpočívat a indikuje podmínky prostředí
- spánek lze použít jako neinvazivní indikátor welfare

## 5 Literatura

- Acarbi A, Nunn CL. 2011. Predation and the phasing of sleep: an evolutionary individual-based model. *Animal Behaviour* **81**: 801-811.
- Ackermann S, Rasch B. 2014. Differential effects of non-REM and REM sleep memory consolidation? *Curr Neurol Neurosci Rep* **14**: 1-10.
- Allison T, Cicchetti. 1976. Sleep in mammals: Ecological and constitutional correlates. *Science* **194**: 732-734.
- Amlaner CJ, Ball NJ. 1983. A synthesis of sleep in wild birds. *Behavior* **2**: 85-119.
- Anderson JR, Ang MY, Lock LC, Weiche I. 2019. Nesting, sleeping, and nighttime in wild and captive great apes. *Primates* (E1-12) <https://doi.org/10.1007/s10329-019-00723-2>.
- Anderson JR. 1998. Sleep, sleeping sites, and sleep-related activities: Awakening to their significance. *American Journal of Primatology* **46**: 63-75.
- Aschoff J. 1960. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold spring harbor symposia on quantitative biology **25**: 11-28.
- Ayla-Guerrero F, Huitrón-Reséndiz. 1991. Sleep patterns in the lizard *Ctenosaura Pectinata*. *Physiology & Behavior* **49**: 1305-1307.
- Barber JCE. 2009. Programmatic approaches to assessing and improving animal welfare in zoos and aquariums. *Zoo Biology* **28**: 519-530.
- Barf RP, Meerlo P, Scheurink AJW. 2010. Chronic sleep disturbance impairs glucose homeostasis in rats. *International Journal of Endocrinology*: 1-6.
- Bedrosian TA, Fonken LK, Walton JC, Nelson RJ. 2011. Chronic exposure to dim light at night suppresses immune responses in Siberian hamsters. *Biology Letters* **7**: 468-471.
- Belhorn. 1980. Lighting in the animal environment. *Laboratory Animal Science* **30**: 440-450.
- Bergmann BM, Winter JB, Rosenberg RS, Rechtschaffen A. 1987. NREM sleep with low-voltage EEG in the rat. *Sleep* **10**: 1-11.
- Blaney E, Wells D. 2004. The influence of camouflage net barrier on the behavior, welfare, and public perception of zoo housed gorillas. *Animal Welfare* **13**: 111-118.
- Blask DE. 2009. Melatonin, sleep disturbance and cancer risk. *Sleep Medicine Reviews* **13**: 257-264.
- Boissy A, Manteuffel G, Jensen MB, Moe RO, Spruijt B, Keeling LJ, Winckler C, Forkman B, Dimitrov I, Langbein J, Bakken M, Veissier I, Aubert A. 2007. Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare. *Physiology & Behavior* **92**: 375-397.

- Brainard GC, Richardson BA, King TS, Reiter RJ. 1984. The influence of different light spektra on the suppression of pineal melatonin content in the Syrian hamster. *Brain research* **294**: 333-339.
- Broom DM. 1991. Animal welfare: concepts and measurement. *Animal Science* **69**: 4167-4175.
- Buxton OM, Cain SW, O'Connor SP, Porter JH, Duffy JF, Wang W, Czeisler CA, Shea SA. 2012. Adverse metabolic consequences in humans of prolonged sleep restriction combined with circadian disruption. *Science translational medicine* **4**: 1-10.
- Campbell SS, Tobler I. 1984. Animal sleep: A review of sleep duration across phylogeny. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **8**: 269-300.
- Capellini I, Nunn CL, McNamara P, Preston BT, Barton R.A. 2008. Energetic constraints, not predation, influence the evolution of sleep patterning in mammals. *Functional Ecology* **22**: 847-853.
- Cappucio FP, Taggart FM, Kandala NB, Currie A, Peile E, Strangers S, Miller MA. 2008. Meta-analysis of short sleep duration and obesity in children and adults. *Sleep* **5**: 619-626.
- Carenzi C, Verga M. 2009. Animal welfare: review of the scientific concept and definition. *Italian Journal of Animal Science* **8**: 21-30.
- Claustrat B, Leston J. 2015. Melatonin: Physiological effects in humans. *Neurochirurgie* **61**: 77-84.
- Curtis D.J & Rasmussen MA. 2006. The evolution of Cathemerality in Primates and other Mammals: a comparative and chronoecological approach. *Folia Primatol* **77**: 178-193.
- Czeisler CA, Duffy JF, Shanahan TL, Brown EN, Mitchell JF, Rimmer DW, Ronda JM, Silva EJ, Allan JS, Emens JS, Dijk DJ, Kronauer RE. 1999. Stability, precision, and near-24-hour period of the human circadian pacemaker. *Science* **284**: 2177-2181.
- Dallaire A, Ruckbusch Y. 1974. Rest-activity cycle and sleep patterns in captive foxes (*Vulpes vulpes*). *Experienta* **30**: 59-60.
- Davey G. 2006. Visitor's effects on the welfare of animals in the zoo: a review. *Journal of applied animal welfare science*. **10**: 169-183.
- Eban-Rothschild A, Giardino WJ, de Lecea L. 2017. To sleep or no to sleep: neural and ecological insights. *Current Opinion in Neurobiology* **44**: 132-138.
- Elgar MA. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Review* **64**: 13-33.
- Everson CA, Bergmann BM, Rechtschaffen A. 1989. Sleep deprivation in the rat: III. Total sleep deprivation. *Sleep* **12**: 13-21.

- Evison E, McKenzie A, Holmes L. 2020. Social and environmental impacts on sleep in captive Asian elephants (*Elephas maximus*). *Zoo Biology* **10**: 1-8.
- Fenn MGP, Macdonald. 1995. Use of middens by red foxes: risk reverses rhythms of rats. *Journal of mammalogy* **76**: 130-136.
- Foster RG, Kreitzman L. 2014. The rhythm of live: what your body clock means to you. *Experimental Physiology* **4**:599-606.
- Fruth B, Tagg N, Stewart F. 2017. Sleep and nesting behavior in primates: A review. *American Journal of Physical Anthropology* **166**: 499-509.
- Fuery A, Browning GR, Tan J, Long S, Hayward GS, Cox SK, Flanagan JP, Tocidlowski ME, Howard LL, Ling PD. 2016. Clinical infection of captive Asian elephants (*Elephas maximus*) with elephant endotheliotropic herpesvirus 4. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* **47**: 311-318.
- Fuller G, Ragtanti MA, Dennis PM, Kuhar CW, Willis MA, Schook MW, Lukac K.E. 2016. A comparison of nocturnal primate behavior in exhibits illuminated with red and blue light. *Applied Animal Behaviour Science*: 1-9.
- Galfalone AA, Jha SK. 2015. The influence of gravity on REM sleep. *Open Access Animal Physiology* **7**: 65-72.
- Goodall JM. 1962. Nest building behavior in the free ranging chimpanzee. Cambridge University
- Hardeland R, Fuhrberg B. 1996. Ubiquitous melatonin- Presence and effects in unicells, plants and animals. *Biochem. Physiol.* **2**: 25-45.
- Hardeland R, Poeggeler B. 2003. Nonvertebrate melatonin. *Journal of Pineal Research* **34**: 233-241.
- Hayward MW, Hayward GJ. 2006. Activity patterns of reintroduced lion *Panthera leo* spotted hyaena *Crocuta crocuta* in the Addo Elephant National Park, South Africa. *African Journal of Ecology* **45**: 135-141.
- Hediger H. 1980. The biology of natural sleep in animals. *Experientia* **36**: 13-16.
- Hill SP, Broom DM. 2009. Measuring zoo animal welfare: theory and practice. *Zoo Biology* **28**: 531-544.
- Hobson JA. 1967. Electrographic correlates of behavior in the frog with special reference to sleep. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* **22**: 113-121.
- Hoffmann K. 1959. Über den Tagesrhythmus der Singvögel im arktischen Sommer. *Journ. of. Ornith* **100**.

- Hosey GR. 2000. Zoo animals and their human audiences: what is the visitor effect? *Animal Behavior* **9**: 343-357.
- Hosey GR. 2005. How does the zoo environment affect the behavior of captive primates? *Applied Animal Behaviour Science* **90**: 107-129.
- Huntley AC. 1986. Electrophysiological and behavioral correlates of sleep in the desert Iguana *Dipsosaurus Dorsalis* hallowell. *Comparative Biochemistry and Physiology* **2**: 325-330.
- Hur SP, Takeuchi Y, Itoh H, Uchimura M, Tahakashi K, Kang HC, Lee YD, Kim SJ, Takemura A. 2012. Fish sleeping under sandy bottom: Interplay of melatonin and clock genes. *General and Comparative Endocrinology* **177**: 37-45.
- Chamove AS, Hosey GR, Schaetzel. 1988. Visitors excite primates in zoos. *Zoo Biology* **7**: 359-369.
- Chaput JP, Després JP, Tremblay A. 2007. Association of sleep duration with type 2 diabetes. *Diabetologia* **50**: 2298-2304.
- Jiang P, Turek FW. 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.
- Kaiser W, Steiner-Kaiser J. 1983. Neuronal correlates of sleep, wakefulness and arousal in a diurnal insect. *Nature* **24**: 707-709.
- Kaiser W. 1988. Busy bees need rest, too. *Journal of Comparative Physiology* **163**: 565-584.
- Kaliraththnam UK, Elangkovan S, Kawi J, Cabana F. 2019. Sleep monitoring of an Asian elephant *Elephas maximus* calf at Night Safari, Singapore: testing whether sleep time is a significant predictor of cortisol at the onset of positive elephant endotheliotropic herpesvirus viraemia. *International Zoo Yearbook* **53**: 1-10.
- Kempenaers B, Borgstöm P, Loës P, Schlicht E, Valcu M. 2010. Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Current Biology* **20**: 1735-1739.
- Kohansieh M, Makaryus A.M. 2015. Sleep deficiency and deprivation leading to cardiovascular disease. *International Journal of Hypertension*: 1-5.
- Kotler BP, Brown JS, Dall SRX, Gresser S, Ganey D, Bouskila A. 2002. Foraging game between gerbils and their predators: temporal dynamics of resource depletion and apprehension in gerbils. *Evolutionary Ecology Research* **4**: 495-518.
- Landis CA, Levine JD, Robinson CR. 1989. Decreased slow-wave and paradoxical sleep in a rat chronic pain model. *Sleep* **12**: 167-177.



- Langford FM, Cockram MS. 2010. Is sleep in animals affected by prior waking experiences? *Animal welfare* **19**: 215-222.
- Larsen MJ, Sherwen S.L, Rault JL. 2014. Number of nearby visitors and noise level affect vigilance in captive koalas. *Applied Animal Behaviour Science* **154**: 76-82.
- Laws N, Harris M, Harris S, Sherwin C. 2007. A case study: fecal corticosteroid and behavior as indicators of welfare during relocation of an Asian elephant. *Journal of applied animal welfare science* **10**: 349-358).
- Lesku JA, Roth TC, Amlaner CJ, Lima SL. 2006. A phylogenetic analysis of sleep architecture in mammals: The integration of anatomy, physiology, and ecology. *The American Naturalist* **4**: 441-453.
- Lima SL, Rattenborg NC, Lesku JA, Amlaner CJ. 2005. Sleeping under the risk of predation. *Animal Behaviour* **70**: 723-736.
- Lyamin O, Pryaslova J, Lance V, Siegel J. 2006. Sleep in continuously active dolphins. *Nature* **441** (E9-11) <https://doi.org/10.1038/nature04900>.
- Lyle CH, Keen JA. 2010. Episodic collapse in the horse. *Equine Veterinary Education* **22**: 576-586.
- Mallapur A, Sinha A, Waran N. 2005. Influence of visitor presence on the behaviour of captive lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) housed in Indian zoos. *Applied Animal Behaviour Science* **94**: 341-352.
- Margulis SW, Hoyos C, Anderson M. 2003. Effect of felid activity on zoo visitor interest. *Zoo Biology* **22**: 587-599.
- McCarthy M, Lester JD. 2017. Chimpanzees (*Pan troglodytes*) flexibly use introduced species for nesting and bark feeding in a human-dominated habitat. *International Journal of Primatology* **38**: 321-337.
- McNamara P. 1996. REM sleep: a social bonding mechanism. *New Ideas In Psychology* **14**: 35-46.
- Miller MA, Hogan JN, Meehan CL. 2016. Housing and demographic risk factors impacting foot and musculoskeletal health in African elephants (*Loxodonta africana*) and Asian elephants (*Elephas maximus*) in North American zoos. *Plos one* **11**: 1-17.
- Mistlberger RE, Skene DJ. 2003. Social influence on mammalian circadian rhythms: animal and human studies. *Biological Reviews* **3**: 533-556.
- Mitchell G, Herring F, Obradovich S, Tomborg C, Dowd B, Neville LE, Field L. 1991. Effects of visitors and cage changes on the behaviors of Mangabeys. *Zoo Biology* **10**: 417-423.
- Moldofsky H. 2001. Sleep and pain. *Sleep Medicine Reviews* **5**: 387-398.

- Morgan KN, Tromborg CT. 2007. Sources of stress in captivity. *Applied Animal Behaviour Science* **102**: 262-302.
- Morimura N, Fujasawa M, Mori Y, Teramoto M. 2012. Environmental influence on sleep behavior in captive male chimpanzees (*Pan troglodytes*). *International Journal of Primatology* **33**: 822-829.
- Navara KJ, Nelson RJ. 2007. The dark side of the light at night: physiological epidemiological and ecological consequences. *Journal Pineal Research* **43**: 215-224.
- Nilsson L. 1974. The behavior of wintering smew in southern Sweden. *Wildfowl* **25**: 84-88.
- Noser R, Gyax L, Tobler I. 2003. Sleep and social status in captive gelada baboons (*Theropithecus gelada*). *Behavioural Brain Research* **147**: 9-15.
- Novotny V, Basset Y, Miller SE, Weiblen GD, Bremer B, Cizek L, Drozd P. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* **25**: 841-844.
- Owczarczak-Garstecka SC, Burman OHP. 2016. Can sleep and resting behaviours be used as indicators of welfare in shelter dogs (*Canis lupus familiaris*). *Plos One* **11**: 1-18.
- Panda S, Hogenesch BJ, Kay SA. 2002. Circadian rhythms from flies to human. *Nature* **16**: 329-335.
- Pettigrew JD. 1999. Electroreception in monotremates. *The Journal of Experimental Biology* **202**: 1447-1454.
- Poeggeler B, Thuermann S, Dose A, Schoenke M, Burkhardt S, Hardeland R. 2002. Melatonin's unique radical scavenging properties- Roles of its functional substituents as revealed by a comparison with its structural analogs. *Journal Pineal Research* **33**: 20-30.
- Punjabi NM, Shahar E, Redline S, Gottlieb DJ, Givelber R, Resnick HE. 2004. Sleep-disordered breathing, glucose intolerance, and insulin resistance. *American Journal of Epidemiology* **6**: 521-530.
- Quadros S, Goulart VDL, Passos L, Vecci MAM, Young RJ. 2014. Zoo visitor effect on mammal behaviour: Does noise matter? *Applied Animal Behaviour Science*: 1-7.
- Raap T, Pinxten R, Eens M. 2015. Light pollution disrupts sleep in free-living animals. *Scientific reports* **5**: 1-8.
- Rajagopal T, Archunan G, Sekar M. 2011. Impact of zoo visitors on the fecal cortisol levels and behavior of an endangered species: Indian Blackbuck (*Antelope cervicapra L.*). *Journal of Applied Animal Welfare Science* **14**: 18-32.
- Rasch B, Born J. 2013. About sleep's role in memory. *Physiological Reviews* **93**: 681-766.
- Rattenborg NC, Lima SL, Amlaner CJ. 1999. Half-awake to the risk of predation. *Nature* **4**: 397-398.

- Reebs S. 1992. Sleep, inactivity and circadian rhythms in fish. *Life Sciences* **236**: 127-135.
- Riss D, Goodall JM. 1976. Sleeping behavior and associations in a group of captive chimpanzees. *Folia Primatol* **25**:1-11.
- Roth AM, Cords M. 2020. Zoo visitors affect sleep displacement activities, and affiliative and aggressive behaviors in captive ebony langurs (*Trachypithecus auratus*). *Acta Ethologica*: 1-8.
- Samson DR, Nunn CL. 2015. Sleep intensity and the evolution of human cognition. *Evolutionary Anthropology* **24**: 225-237.
- Samson DR, Shumaker R.W. 2015. Orangutans (*Pongo Spp.*) have deeper, more efficient sleep than Baboons (*Papio papio*) in captivity. *American Journal of Physical Anthropology* **157**: 421-427.
- Shaw PJ, Cirelli C, Greenspan RJ, Tononi G. 2000. Correlates of sleep and waking in *Drosophila melanogaster*. *Science* **287**: 1834-1837.
- Shuboni D, Yan L. 2010. Nighttime dim light exposure alters the responses of the circadian system. *Neuroscience* **170**: 1172-1178.
- Schiffmann C, Hoby S, Wenker C, Hård T, Scholz R, Clauss M, Hatt JM. 2018b. When elephants fall asleep: A literature review on elephant rest with case studies on elephant falling bouts, and practical solution for zoo elephants. *Zoo Biology*: 1-13.
- Schiffmann C, Knibbs K, Clauss M, Merrington J, Beasley D. 2018a. Unexpected resting behaviour in geriatric zoo elephant. *Gajah* **48**: 30-33.
- Siahaan DAS, Berliani K, Hartanto A, Tanjung HMM, Nurbayti. 2020. Study on daily activity pattern of captive lion (*Panthera leo*) in Siantar zoo, North Sumatra, Indonesia. *Journal of Physics: Conference Series* **1462**: 1-5.
- Siegel J.M. 2005. Clues to the functions of mammalian sleep. *Nature* **27**: 1264-1271.
- Siegel JM. 2003. Why we sleep. *Scientific American* **5**: 92-97.
- Siegel JM. 2008. Do all animals sleep? *Cell press*: 208-213.
- Siegel JM. 2009. Sleep viewed as a state of adaptive inactivity. *Nature Reviews Neuroscience*: 1-7.
- Siegel JM. 2011. Sleep in animals: a state of adaptive inactivity. *Sleep Mechanisms and Phylogeny* **10**: 126-138.
- Stone EL, Jones G, Harris S. 2009. Street lighting disturbs commuting bats. *Current Biology* **19**: 1123-1127.

- Takagi N, Saito M, Ito H, Tanaka M. 2019. Sleep-related behaviors in zoo-housed giraffes (*Giraffa camelopardalis reticulata*). Basic characteristics and effects of season and parturition. *Zoo Biology* **11**: 1-8.
- Tobler I, Borbély. 1988. Sleep and EEG spektra in the pigeon (*Columba livia*) under baseline conditions and after sleep deprivation. *Journal of Comparative Physiology* **163**: 729-738.
- Tobler I, Franken P, Trachsel L, Borbély A A. 1992a. Models of sleep regulation in mammals. *Journal Sleep Research* **1**: 125-127.
- Tobler I, Schwierin B. 1996. Behavioural sleep in the giraffe (*Giraffa camelopardalis*) in a zoological garden. *Journal Sleep Research* **5**: 21-32.
- Tobler I. 1992b. Behavioral sleep in the asian elephant in captivity. *Sleep* **15**: 1-12.
- Tobler I. 1995. Is sleep fundamentally different between mammalian species? *Behavioural Brain Sesearch* **69**: 25-41.
- Toth LA. 1995. Sleep, sleep deprivation and infectious disease: Studies in animals. *Advances in Neuroimmunology* **5**: 79-92.
- Twyver HN. 1969. Sleep patterns of five rodent species. *Physiology and Behavior* **4**: 901-905.
- Ursin R, Moses J, Naitoh P, Johnson LC. 1983. REM-NREM cycle in the cat may by dependent. *Sleep* **6**: 1-9.
- Van Betteray JNF, Vossen JMH, Coenen AML. 1990. Behavioural characteristics of sleep in rats under different light/dark conditions. *Physiology & Behavior* **50**: 79-82.
- Van der Meer E, Van Loo PLP, Baumans V. 2004. Short-term effects of a disturbed light-dark cycle and enviromental enrichment on agression and stress-related parameters in male mice. *Laboratory Animals* **38**: 376-383.
- Van Schaik C. 2004. Among orangutanes: red apes and the rise of human culture. Harvard University Press.
- Walsh B. 2017. Sleep in Asian elephants (*Elephas maxius*): long-term quantitative research at Dublin zoo. *Journal of Zoo and Aquarium Reseach* **5**: 82-85.
- Webster AJF. 2001. Farm animal welfare: the five freedoms and the free market. *The veterinary journal* **201**: 229-237.
- Whitham JC, Wielebnowski N. 2013. New directors for zoo animal welfare science. *Applied Animal Behaviour Science* **147**: 247-260.
- Wilkie GS, Davison AJ, Kerr K, Stidworthy MF, Redrobe S, Steinbach F, Dastjerdi A, Denk D. 2014. First fatality associated with elephant endotheliotropic herpesvirus 5 in an Asian

elephant: Pathological findings and complete viral genome sequence. *Scientific Reports* **4**: 1-9.

Williams E, Bremner-Harrison S, Harvey N, Evison E, Yon L. 2015. An investigation into resting behavior in Asian elephants in UK zoos. *Zoo Biology* **34**: 406-417.

Yokogawa T, Marin W, Faraco J, Pézeron G, Appelbaum L, Zhang J, Rosa F, Mourrain P, Mignot E. 2007. Characterization of sleep in zebrafish and insomnia in hypocretin receptor mutants. *Plos Biology* **5**: 2379-2397.

Zepelin H, Rechtschaffen A. 1974. Mammalian sleep, longevity and metabolism. *Brain Behavior Evolution* **10**: 425-470.

Zepelin H, Siegel JM, Tobler I. 2005. Mammalian sleep. *Principles and practice of sleep medicine* **8**: 91-100.