

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Tereza Hášová

Projevy a příčiny stereotypie, stresu a deprese u zvířat

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Eva Landová, Ph.D.

Praha 2014

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce RNDr. Evě Landové, Ph.D. za cenné rady při vypracování této práce a za její obdivuhodnou ochotu a trpělivost. Dále patří velký dík celé mé rodině a také mému partnerovi Tomášovi a jeho rodině za neutuchající podporu při studiu.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu.

V Praze, 16.4. 2014

Tereza Hášová

Abstrakt

Chronický stres je zapříčiněn různými, delší časový úsek působícími stresory, jako jsou suboptimální životní podmínky, sociální stres nebo dlouhodobé změny abiotických faktorů. Abnormální chování při stereotypii a depresi je zapříčiněno chronickým stresem, genetickými faktory a osobností zvířete. Proaktivní zvíře se se stresem vyrovnává pomocí repetitivní aktivity. Naopak při depresi je chování zvířete podmíněno reaktivní osobností a projevuje se nezájmem a apatií ke stimulům. U zvířat v zajetí se po vystavení dlouhodobému stresu objevují různé typy stereotypního chování v závislosti na jejich přirozeném způsobu života a jejich hlavní aktivity. Vliv na abnormální chování má i ontogeneze (včetně genetických faktorů, perinatálního stresu a působení osobnosti) a brzké životní zkušenosti.

Klíčová slova: Stres, stereotypie, deprese, coping, proaktivní osobnost, reaktivní osobnost

The chronic stress is caused by different, longer period of time acting stressors, such as sub-optimal living conditions, social stress or long-term changes of abiotic factors. Abnormal behavior during stereotyping and depression is caused by chronic stress, genetic factors and personality of the animal. Proactive animal is coping with stress by repetitive activity. In contrast, an animals depression is suspended by reactive personality and shows lack of interest and apathy to the stimulus. In animals in captivity after prolonged exposure to stress there are different types of stereotypic behavior depending on their natural way of life and their main activities. The effect on abnormal behavior has ontogenesis (including genetic factors, prenatal stress and the impact of personality) and early life experiences.

Key words: Stress, stereotypy, depression, coping, proactive personality, reactive personality

Obsah

Úvod.....	1
Stres.....	2
Akutní stres.....	2
Příčiny akutního stresu.....	2
Fyziologické změny v těle během akutního stresu.....	2
Behaviorální projevy akutního stresu.....	3
Chronický stres.....	4
Příčiny chronického stresu.....	4
Fyziologické projevy při chronickém stresu.....	6
Behaviorální projevy chronického stresu.....	7
Stereotypie.....	8
Příčiny stereotypie.....	10
Fyziologické změny během stereotypie.....	12
Rozdělení stereotypií a jejich projevy.....	12
Řešení stereotypie.....	16
Deprese.....	19
Příčiny deprese.....	19
Fyziologické změny během depresivního stavu.....	21
Behaviorální projevy deprese.....	21
Stres a jeho vliv na stereotypii.....	23
Proaktivní personalita.....	23
Stres a jeho vliv na depresi.....	24
Reaktivní personalita	24
Zvířata v zoologických zahradách a vliv chronického stresu.....	25
Diskuse.....	26
Závěr.....	27
Literatura:.....	28

Úvod

Vyrovňávání se s nepříznivými vnějšími i vnitřními faktory působícími stres je součástí života nejen lidí, ale hlavně zvířat. V jejich každodenním boji o potravu, sociální postavení, či partnera k rozmnožování se jen těžko najde situace, kdy by se zvíře potýkalo s přebytkem volného času. Oproti tomu mají zvláště zvířata v zoologických zahradách, ale i v dalších chovných zařízeních jako jsou laboratorní chovy zvířat či zemědělský chov, v mnohých ohledech usnadněný život. Nemusí shánět potravu, nemusí se bát predátorů, mají stálou veterinární péči a každý jejich krok je monitorován. Proč tedy celkem velká část těchto zvířat projevuje abnormality v chování, jako jsou stereotypie nebo deprese? Neustále stejný výběh, potrava každý den ve stejnou dobu na stejné místo, nedostačující stimuly a nevhodné životní prostředí vzhledem k přirozeným ekologickým či sociálním nárokům zvířat, to všechno jsou faktory, které jsou v literatuře uváděny jako ty, které u divokých zvířat v lidské péči dlouhodobě působí chronický stres. Narozdíl od volné přírody, zde zvíře nemůže od stresoru utéci, ale musí se ním každý den neustále vyrovnávat. U zvířat, která jsou chována v laboratořích nebo ve velkochovech je situace ještě obtížnější. Nedostatek prostoru, brzká separace od matky, sociální deprivace nebo naopak sociální stres plynoucí z natěsnání mnoha jedinců v jednom prostoru, to vše je v literatuře uváděno jako hlavní stresory, které z těchto zvířat často vytvoří stereotypní nebo depresivní jedince. Cílem této práce je popsat behaviorální projevy dlouhodobého stresu jako možného proximálního mechanismu, který stojí za vznikem stereotypie a/nebo deprese. Dalším cílem této práce je popsat jejich příčiny, tedy faktory ovlivňující vznik výše zmíněných procesů (stereotypie a deprese) a zejména analyzovat vliv dlouhodobého stresu na oba procesy, dále také popsat typické neurofyzilogické změny a případná behaviorální řešení těchto „nežádoucích aktivit“. Přestože je literatura na téma dlouhodobý stres vs. stereotypie či dlouhodobý stres vs. deprese rozsáhlá, nikdy nebylo na tato témata nahlíženo ve vzájemné souvislosti. Dílčím cílem je interpretovat význam jednotlivých procesů pro výskyt stereotypie u zvířat v lidské péči, zejména v zoologických zahradách.

Témata v této práci jsou seřazena podle předpokládaného vývoje abnormálního chování. Práce začíná kapitolou akutním a chronickým stresu, pokračuje obecným vlivem chronického stresu na vznik stereotypie a deprese a rozebírá jednotlivé aspekty stresu, které přímo ovlivňují stereotypii a depresi. Kapitoly jsou rozdělené na definici projevu, analýzu příčin chování, popis fyziologických změn, behaviorálních projevů a na nastínění případného řešení problému.

Stres

Tradičně se stres dělí na eustres a distres. Zatímco eustres je pozitivní, pod jeho krátkodobým vlivem organismus pracuje lépe a rychleji, dlouhodobý distres může způsobit nevratná poškození organismu nebo dokonce jeho smrt. Distres je vnímán jako negativní, špatný stres, který postupně jedince ničí. Tato práce se zabývá pouze distresem, který je hlavní příčinou abnormálního chování (*Lazarus 1974*).

Akutní stres

Stres je charakterizován aktivitou stresových systémů, které napomáhají organismu opět vyrovnat homeostázi a zvyšují šanci na přežití. Na stresové situace reagují lidé i zvířata hlavně změnami emocí (*Austenfeld a Stanton 2004*), změnami kognitivních funkcí (*McEwen a Sapolsky 1995*) a změnami chování (*Koolhaas et al. 1999*). Definice stresu by mohla znít, že stres je disharmonie uvnitř organismu, reakce na ohrožení způsobující porušení homeostázy v těle (*Johnson et al. 1990*). Fyziologická i behaviorální odpověď na stres se liší podle individuální senzitivity na stres (*Pell a McGreevy 1999*) a genových predispozic organismu (*Chrousos a Gold 1992*).

Příčiny akutního stresu

Akutní (krátkodobý stres) je způsoben jednorázovými, krátkou dobu působícími stresory. Stresor způsobuje narušení homeostázy v těle jedince. Stimuly působící akutní stres ovlivňují většinou vnímání a chování spojené s orientací a ostražitostí. Abiotickým stresorem může být například ostrý zvuk, silné světlo, krátký elektrický šok, změna teploty prostředí a podobně. Mezi biotické stresory můžeme zařadit například pach soupeře nebo predátora (*Morgan a Tromborg 2006*).

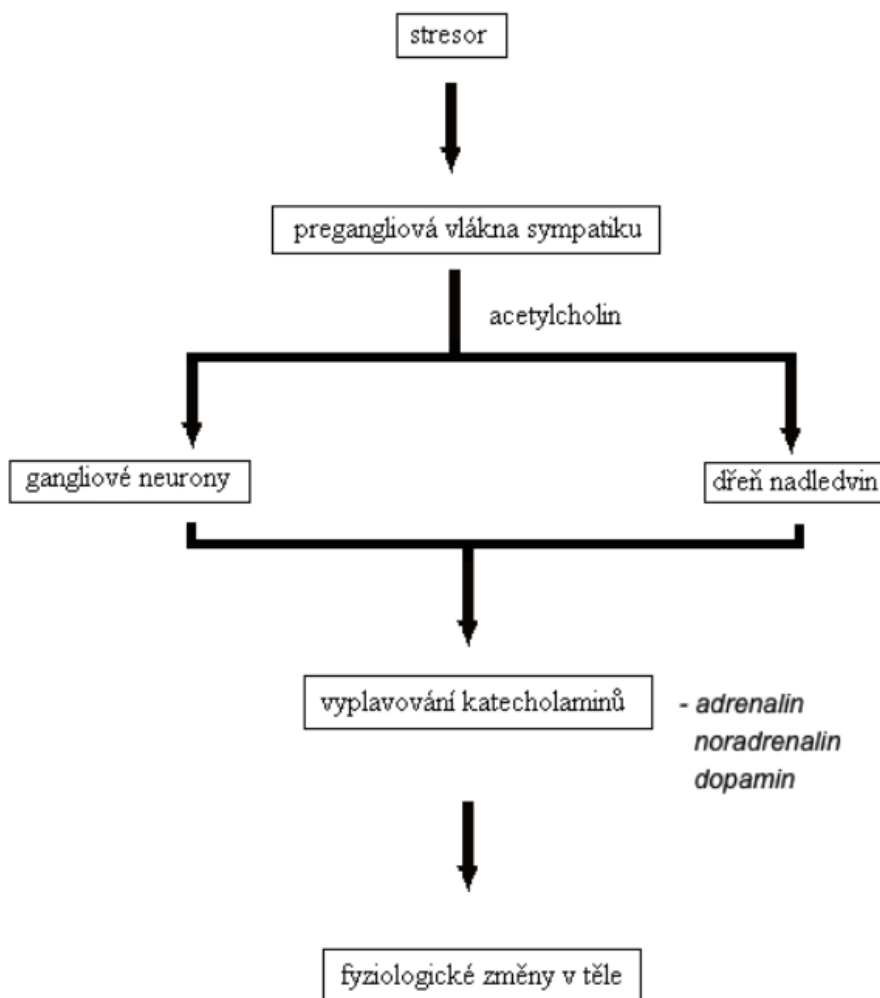
Fyziologické změny v těle během akutního stresu

Během krátkodobého stresu se uplatňuje sympato-adrenální-medulární osa (SAM). Stresová situace působí na pregangliová vlákna sympatiku a ty zvyšují produkci acetylcholinu. Acetylcholin je neurotransmitter, který způsobuje kontrakce hladkého a kosterního svalstva a snižuje aktivitu srdeční svaloviny. Acetylcholin má dále účinek na gangliové neurony a dřeň nadledvin. Z těchto se dále vyplavují katecholaminy (adrenalin, noradrenalin a dopamin) a tyto pak vyvolávají další fyziologické změny v těle. Všechny tyto katecholaminy jsou syntetizovány z tyrosinu. Adrenalin je klasifikován zároveň jako neurotransmitter i jako neurohormon a jako takový má v mozku další specifické účinky. Jeho fyziologickým účinkem je zvýšení tepové frekvence, snížení proudění krve v kůži a orgánech trávicí spoustavy a naopak zvýšení průtoku krve v mozku a v pohybovém svalstvu. Dále pak aktivuje metabolickou přeměnu glykogenu v játrech na glukózu. Syntéza i účinek noradrenalinu jsou v podstatě stejné. Dopamin je syntetizován z aminokyseliny L-tyrosinu a jeho účinek se projevuje v motorické aktivitě, motivaci, ve vyrovnávání se se stresem a v reprodukčním chování (*Mills a Marchant-Forde 2010; Hijzen et al. 1984; Tsigos a Chrousos 2002*). Dále se zvyšuje hladina hormonu uvolňujícího kortikotropin (CRH) stimulovaného hypothalamem.

CRH působí zvýšenou produkcí adrenokortikotropního hormonu (ACTH) a na zvýšení hladiny glukokortikoidů v krvi (Mills a Marchant-Forde 2010). Také působí přes katecholaminy na aktivaci termogeneze a inhibuje chuť k jídlu (Tsigos a Chrousos 2002).

Mezi fyzické projevy akutního stresu patří zvýšení srdeční frekvence, vzestup krevního tlaku a srážlivosti krve, zvýšení průtoku krve mozkem a svaly, a to kvůli případné rychlé odpovědi na stresor. Dalšími projevy jsou stáhnutí cév, zrychlení dechu a okamžitá defekace (Katz et al. 1981). Naopak se snižuje průtok krve orgány a kůží a aktivita reprodukčního a trávicího systému, tak aby byl co nejvíce snížen dopad zranění na tělo. V mozku se zvyšuje činnost kortikálních oblastí v limbickém systému (Drevets 2001).

SYMPATOADRENÁLNÍ OSA



Obrázek 1. Fyziologický mechanismus akutního stresu. Vytvořeno podle Mills a Marchant-Forde 2010; Hijzen et al. 1983 a Tsigos a Chrousos 2002.

Behaviorální projevy akutního stresu

Na tomto místě bych ráda vysvětlila pojem „coping“. „Coping“ styl můžeme definovat jako souvislou sadu behaviorálních a fyziologických odpovědí na stres, která je konzistentní v čase a je

charakteristická pro určitou skupinu jedinců (*Koolhaas et al. 1999*). Lze ho přeložit jako vyrovnávání se a můžeme ho jednoduše rozdělit na „active coping“ a „passive coping“. Dříve se tento termín řadil spíše ke kognitivním schémátům, nebo lépe řečeno, k procesu rozhodování se. Pozdější studie dokázaly, že zcela určitě souvisí s emocemi a motivací (*Lazarus 1993*). „Coping“ je celkem plastický, zvíře může použít na jinou situaci jinou strategii nebo je i případně i během jedné situace vystřídat.

Při akutním stresu se uplatňuje „active coping“ (*Hijzen et al. 1984*), což lze vysvětlit jako aktivní vyrovnávání se se stresem. Behaviorálně se „active coping“ projevuje snahou o útěk nebo o kontrolu stresoru, zvíře se aktivně snaží dostat z dosahu stresoru nebo ho umlčet. Například při setkání se soupeřem se snaží živočich buď utéci nebo bojovat (Fight or Flight). Hladina adrenalinu a noradrenalinu je při této odpovědi na stres signifikantně zvýšena oproti „passive coping“, stejně tak je zvýšená i srdeční aktivita (*Hijzen et al. 1984*). V každém případě se jedinec aktivně zapojuje do ovlivnění situace kolem sebe a snaží se redukovat stres, který je na něj v tu chvíli působí. Podobně pak zvířata reagují v různých behaviorálních testech, které se ve farmakologických pracech zabývají navozením akutního stresu a měřením jeho fyziologických i behaviorálních parametrů. Takovými testy jsou například open field test (ve kterém má zvíře strach z otevřeného prostoru, kde je vystaveno případné predaci), plus maze test (zvíře má strach z prostoru u otevřených ramen bludiště), forced swim test (zvíře je vystaveno strachu, že se utopí), sucrose preference test (zjišťuje se, jestli dá zvíře přednost roztoku cukru před vodou, pokud ne, pak se jedná se o anhedonii, tj. jakýsi nezáměr o jinak pozitivně vnímané stimuly), tail suspension test (zvíře se zavěsí za ocas pomocí lepicí pásky na horizontální tyč a měří se doba jeho nehybnosti) a test naučené bezmocnosti (*Dranovsky a Hen 2006; Pryce et al. 2005*).

Dobře je postupné střídání strategií patrné u testu naučené bezmocnosti, kdy je zvíře uzavřeno v kleci s vodivým povrchem dna. V krátkých intervalech je spouštěn elektrický proud, který dává zvířeti do končetin elektrické šoky. Ze začátku se zvíře aktivně snaží utéci z dosahu stresoru, po delším časovém úseku se testované zvíře přestane snažit o útěk, a na stresor přestane aktivně reagovat, stane se pasivním. Později se tato frustrace může rozvinout v depresivní stavy (*Maier a Seligman 1975; Pryce et al. 2005*).

Chronický stres

Příčiny chronického stresu

Příčinou chronického (dlouhodobého) stresu je delší dobu působící slabší stresor, například neodpovídající životní prostředí, nedostatek potravy a vody, sociální stres, fragmentace habitatu nebo dlouhodobá redukce příjmu potravy (*Bekris et al. 2005*). Roli v citlivosti na vnímání chronického stresu hrají i genetické predispozice (*Frank et al. 2006; Würbel 2006*). Zvláštní je, že různí jedinci reagují na dlouhodobý stres jinak. Může se u nich projevit jako deprese nebo naopak stereotypie. Studie u lidí se zaměřují buď na osoby s dlouhodobou neléčitelnou bolestí (například hlavy) (*Franco et al. 2004; Katon 2003*) nebo na osoby sociálně odloučené za účelem starání se o příbuzného s nevléčitelnou nemocí (*Haley*

et al. 1987). Nevyléčitelná bolest nebo nemoc a sociální odloučení se považují za chronické stresory způsobující změny v chování. U zvířat ve velkochovech jsou chronické stresové stavy navozovány neúmyslně, například nevhodnými sociálními uskupeními nebo omezením přístupu k potravě (*Dantzer a Mormède 1983*). Důležité pro vypořádání se se stresem je také to, jestli je jedinec schopen stresor kontrolovat nebo regulovat, možnost kontrolovat zdroj stresu je důležitým faktorem předcházejícím různé abnormality chování. Vystavení jednorázovému nevyhnutelnému nebo nekontrolovatelnému stresoru vede k inhibici uvolňování dopaminu z basálních ganglií a tím ke snížené reakci na odměňování. Při opakovaném vystavení stejnému nekontrolovatelnému stresoru u dvou genetických typů myši se projeví dva zásadně odlišné výsledky. U jednoho typu myši (DBA/2) se zvyšuje explorační chování a imobilita ve forced swim testu a naopak u druhého typu (C57BL/6) se explorační chování snižuje a v testu jsou více mobilní. Tato data podporují hypotézu, že senzitivita způsobená stresem může být vedlejším efektem změn ve funkci dopaminu a že jiné genotypy se s chronickým stresem a se změnami funkcí dopaminu vyrovnávají jinak a mají jiné behaviorální odpovědi (*Cabib a Puglisi-Allegra 1996*). Zároveň je důležité, zda má zvíře s tímto stresem zkušenost, popřípadě zda byla pozitivní nebo negativní. Předchozí zkušenost předvídá, jakou má zvíře šanci na úspěch, podobně jako v soubojích. Pokud bude zvíře v bojích neustále prohrávat, jeho šance na prohru v dalším souboji se zvyšují. Ve chvíli kdy na zvíře působí stresor, se zvíře na základě předchozí zkušenosti s kontrolovatelností tohoto stresoru rozhoduje, jestli se bude snažit stresor aktivně kontrolovat (případně utéct) nebo jestli se pasivně smíří s tím, že to nelze (*Mills a Marchant-Forde 2010*).

Sociálním stresem rozumíme u zvířat která přirozeně žijí ve skupinách, například primáti nebo hlodavci, rozdělení skupiny, příchod nového člena do skupiny (*Fraňková et al. 2012*), boje o vedoucí postavení a podobně (*Shively et al. 2005*). Naopak u zvířat žijících převážně samotářsky, jako je medvěd, je sociální stres reprezentován držením více jednotlivců v jedné skupině (*Montaudouin a Le Pape 2004*). Například série pokusů na makacích rhesus (*Macaca mulatta*), kdy byli tito primáti v prvních měsících života sociálně izolováni od matek a od ostatních jedinců ve skupině, potvrdila, že zvířata, která byla v dětství sociálně deprivována, vykazovala v dospělosti mnohem vyšší míru abnormálního chování (*Novak et al. 2006*).

Stres se projevuje i u zvířat vypuštěných ze zajetí zpět do volné přírody. Testy na hladinu glukokortikoidů z trusu reintrodukovaných daňků mezopotámských (*Dama mesopotamica*) prokázaly zvýšenou hladinu kortikosteronu oproti zvířatům chovaných v zajetí (*Zidon et al. 2009; Teixeira et al. 2007*). To je zřejmě způsobeno nutností vyrovnávat se s mnohem složitější situací, než byl život v zajetí. Je třeba si uvědomit, že mnoho zvířat v přírodě žije běžně za podmínek, které nejsou optimální (sezonní nedostatek potravy, podřízené sociální postavení, riziko predace, teplotní výkyvy a podobně).

Při opakovaném vystavení různým stresorům způsobujícím strach se u testovaných zvířat projevila vyšší preference cukru (*Camp et al. 2012; Bekris et al. 2005*). Zvířecí modely při chronickém stresu vykazují změny velikosti hippocampu, prefontálního kortexu a amygdaly (ovlivňují paměť a učení, rozhodování a emoce). Atrofie hippocampu a zkracování dentritů v prefontálním kortexu má vliv na učení a paměť. Naopak neurony v amygdale se prodlužují a vykazují zvýšenou odpověď. Tím se se zvyšuje úzkost a agresivní

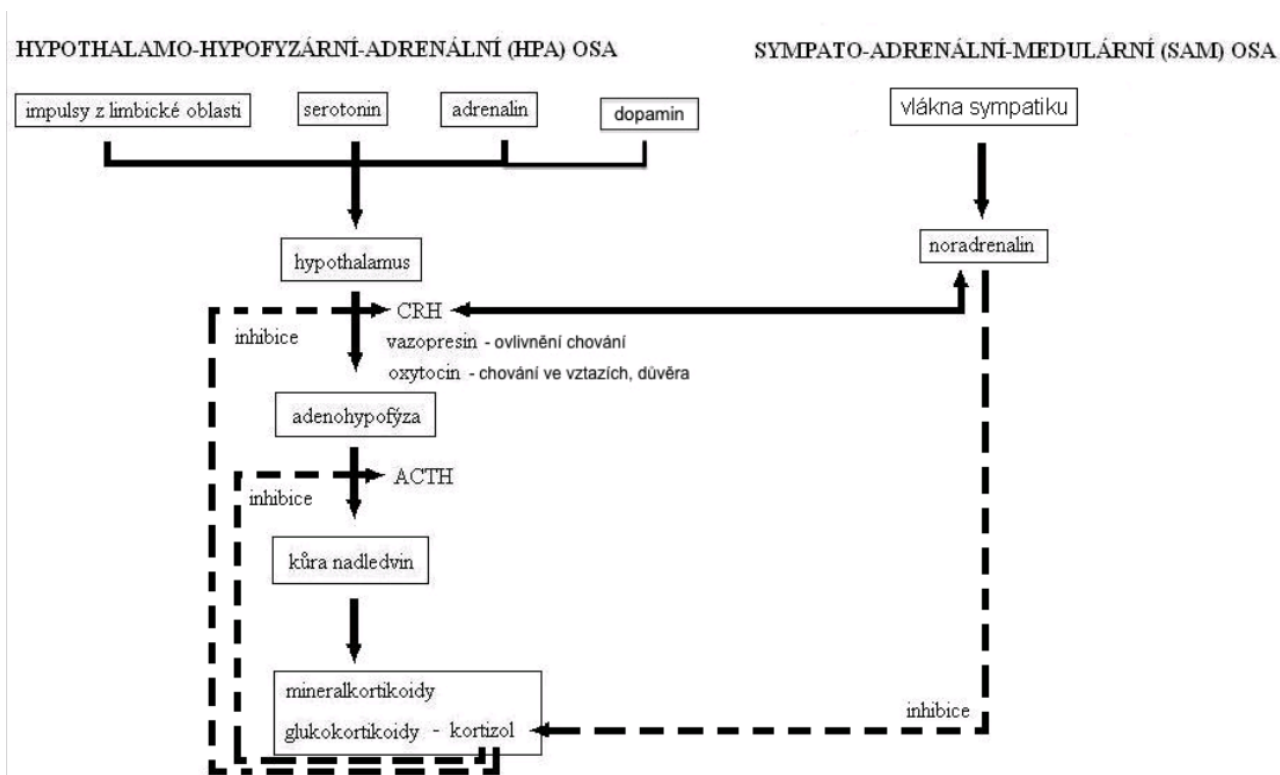
chování a snižuje explorační a prosociální chování (Cecchi et al. 2002; McEwen 2004, 2005).

Zajímavé je, že ač mají zvířata například v zoologických zahradách veškerou péči a měla by být tím pádem v nejlepším psychickém i fyzickém stavu, jsou často problémy s jejich chovem. Například velký problém u některých druhů zvířat je jejich rozmnožování. Zatímco některé druhy se v zahradách bez problémů množí, jiné ne (často zapříčiněno vysokou úmrtností novorozenců mláďat nebo nezabřeznutím samice) a navíc některé druhy umírají dříve než ve volné přírodě, například sloni, žirafy, gepardi a další (Clubb et al. 2008, Mason 2010, Clubb a Mason 2007).

Fyziologické projevy při chronickém stresu

V případě chronického, dlouhodobého stresu se mnohem více než v případě akutního stresu uplatňuje hypothalamo-hypofyzární-adrenální (HPA) osa a sympato-adrenální-medulární osa. Důležitý je přenos impulsů přicházejících z limbické oblasti do HPA osy. Právě vzájemné ovlivnění impulsů z hipokampu, prefrontálního kortexu a amygdaly, působí na HPA osu a podmiňují náchylnost jedince ke stresu. Impulsy z limbické oblasti spolu s adrenalinem, serotoninem a dopaminem působí na hypothalamus, ten pomocí hormonu uvolňujícího kortikotropin (CRH) stimuluje tvorbu adrenokortikotropního hormonu (ACTH) adenohypofýzou. Produkují se mineralkortikoidy a glukokortikoidy (nejdůležitějším je kortisol) v kůře nadledvin. Tyto fyziologické změny zvyšují šance na přežití jedince po delší dobu. Jejich účinkem v těle je zvýšena glukoneogeneze, retence tekutin, syntéza ATP, inhibice inzulínu a mají protizánětlivý účinek. Glukokortikoidy poté zpětně inhibují produkci CRH a betaendorfinů (Mills a Marchant-Forde 2010; Tsigos a Chrousos 2002; McEwen 2000). Dále stimuluje dopaminové dráhy a nucleus amygdaly (Tsigos a Chrousos 2002). Hypothalamus dále podporuje tvorbu vazopresinu, který ovlivňuje pozitivní sociální chování („přátelskost“) a redukuje agresivitu, a oxytocinu, který má u lidí vliv na důvěru. Dopamin je během expozice nekontrolovatelnému stresoru inhibován a tím se snižuje i behaviorální odpověď na odměňování a averzivní podněty (Cabib a Puglisi-Allegra 1996). Zároveň se u zvířat, která jsou dlouhodobě vystavená jednomu stejnému stresoru projevuje hypersensitivita receptorů pro serotonin a snížení jeho účinků na organismus (Bekris et al. 2005).

Sympato-adrenální-medulární osa (SAM) se aktivuje neurony v prodloužené míše. Pomocí neuromediátoru noradrenalinu ovlivňuje tvorbu CRH (a naopak). Kortizol také zpětně působí na inhibici noradrenalinu, ale i na CRH a ACTH. Po této fázi by se mechanismy odpovědi na dlouhodobý stres měly postupně normalizovat.



Obrázek 2. Fyziologický mechanismus chronického stresu. Vytvořeno podle Mills a Marchant-Forde 2010; Tsigos a Chrousos 2002 a McEwen 2000.

Snížená aktivita HPA osy je u lidí spojována s atypickou nebo sezónní depresí, chronickým únavovým syndromem, revmatoidní artritidou, při menopauze a po stresovém období. Naopak zvýšená aktivita této osy je klasicky spojena s melancholickou depresí, anorexií nervosa, obecně kompulsivní poruchou, úzkostnými stavy, diabetem mellitus, podvýživou a zneužíváním v dětství. Pokud má HPA osa přerušenu aktivitu, pak je toto příčinou Cushingova syndromu a nedostatkem nebo resiliencí glukokortikoidů (Tsigos a Chrousos 2002).

Neurotransmitter dopamin silně ovlivňuje „centra odměn“ v mozku (zahrnuje přední část středního mozku, prefrontální cortex a nucleus accumbens) a tím i chování během chronického stresu a zejména deprese. Jeho hladina je silně zvýšená a jeho vyšší hladina pomáhá jedinci vystavenému chronickému stresu proti jeho disruptivním účinkům (Cabib a Puglisi-Allegra 1996). Dále je pak snížena citlivost na serotonin, který je spojován s chronickým stresem, stavy úzkosti a deprese.

Při chronickém stresu je tedy hladina kortisolu vysoká, čehož se využívá při výzkumech. Kortisol se odebírá neinvazivně, případně z krve (Palme et al. 2005). U lidí je hladina kortisolu celkově vyšší u žen než u mužů a s tím je spojená i vyšší pravděpodobnost onemocnění depresí u žen (Swaab et al. 2005).

Behaviorální projevy chronického stresu

Na rozdíl od akutního stresu, kde se uplatňuje „active coping“, u dlouhodobého zatížení organismu stresem je to „passive coping“, neboli pasivní vyrovnávání se se stresem (Cabib a Puglisi-Allegra 2012). Zvíře je ke stresorům netečné, neprojevuje zájem ani motivaci stresor nějak kontrolovat nebo utéct z jeho

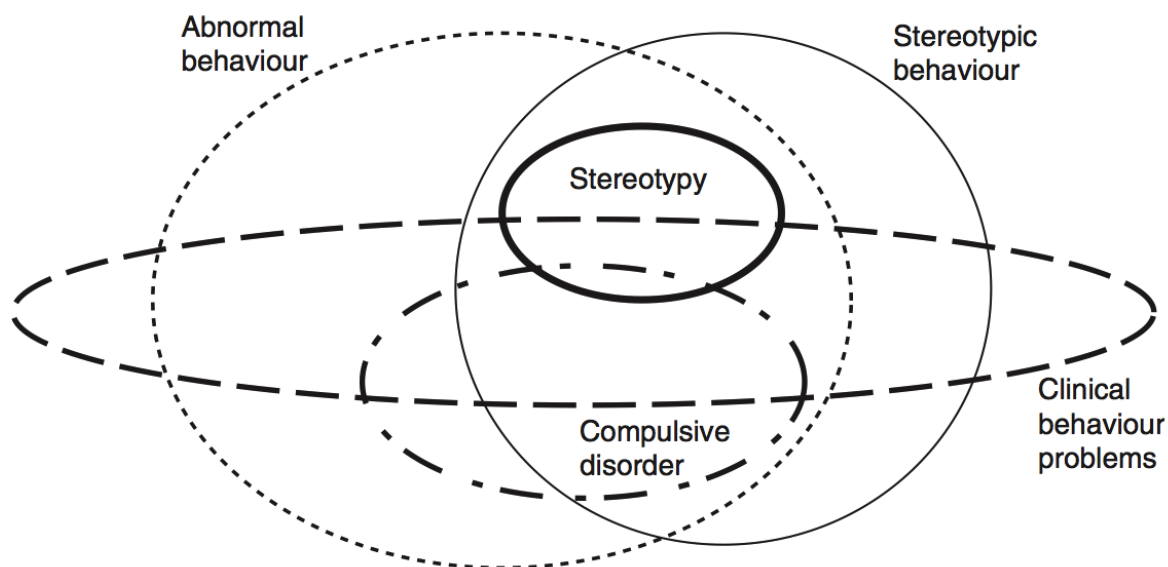
dosahu. V těchto ohledech je „passive coping“ velmi podobný projevům deprese, ovšem pouze na behaviorální úrovni. „Active coping“ má oproti tomu jistou podobnost se stereotypií, zvíře se aktivitou snaží vypořádat s působícím stresem a má tendenci utéct z dosahu stresoru.

Důsledkem dlouhodobého zatížení stresem je abnormální chování – stereotypie nebo deprese (Mason 2010). Zvíře se může projevovat buď agresivně nebo naopak velice plaše. Snižuje se motivace k reprodukci a exploratorní chování, zvíře se snaží ukrýt. U hlodavců je častý „freezing“, přitisknutí se k podkladu a okamžitá imobilita. Dále se projevují změny v kognitivních funkcích (zpomalené učení, rychlejší zapomínání) a v prostorové orientaci (McLaughlin et al. 2007). Hlodavci vystavení opakovanému stresu pomocí shakeru častěji defekovali a trávili signifikantně více času aktivitou zvanou „rearing“ (panáčkování, stavění se na zadní končetiny) a snahou utéct z klece (Hashiguchi et al. 1997), což by se dalo považovat za možnou předpověď budoucího problému s lokomoční stereotypií.

Stereotypie

Stereotypie je repetitivní chování bez jasného cíle a funkce, mechanické a automatizované opakování neměnných pohybů (Mason 1991). Jedinou možnou funkcí takového chování je vybití energie během stresových situací a tím redukce stresu. Je velice nápadná, proto je o ní celkem velké množství záznamů. Jsou pozorovány u zvířat v zajetí, nejčastěji v zoologických zahradách (Mason 2010) a velkochovech (Dantzer a Mormède 1983). Nejčastěji se setkáme se stereotypií u savců a ptáků, ovšem postihuje všechny druhy zvířat, dokonce i korýše (Antonsen a Paul 1997).

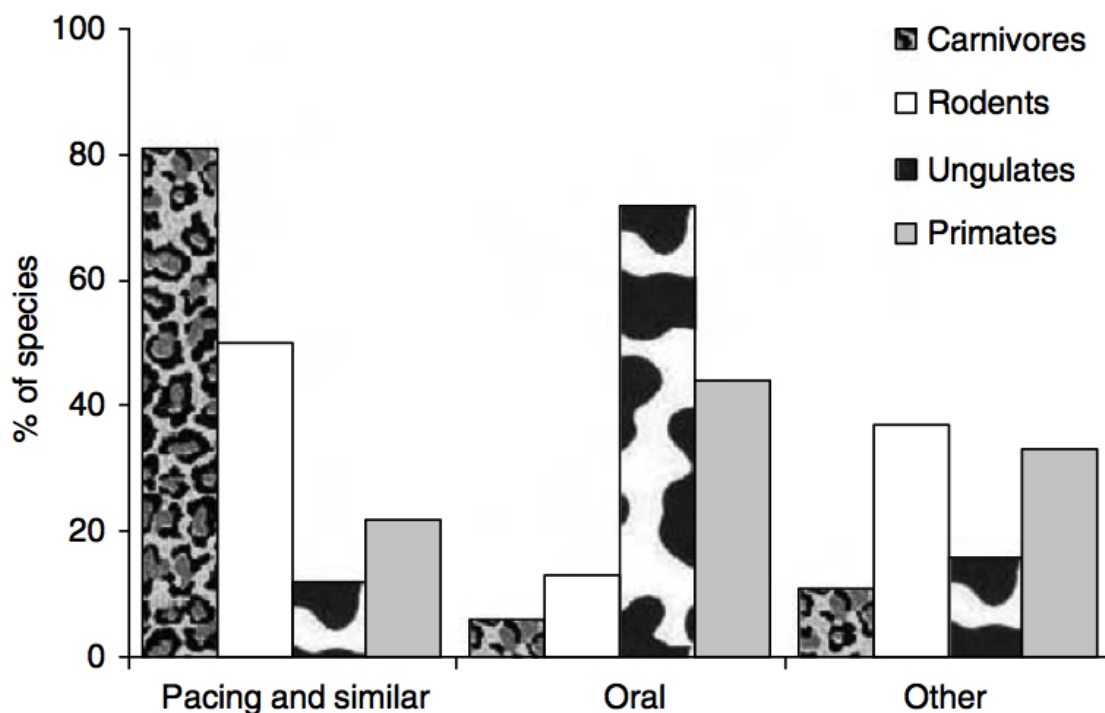
Ne všechno repetitivní chování je abnormální, kompulsivní nebo obsesivní. Abnormální chování zahrnuje stereotypní projevy, „pravou“ stereotypii i kompulsivní poruchy. „Pravou“ stereotypií je jen část repetitivních projevů chování (Mills a Luescher 2006).



Obrázek 3. Schéma rozdělení abnormálního chování (abnormal behaviour), stereotypního chování (stereotypic behaviour), „pravé“ stereotypie (stereotypy), kompulsivní poruchy (compulsive disorder) a jejich prolínání v klinických problémech s chováním (clinical behaviour problems). Převzato z *Rushen a Mason 2006*, str. 293.

Stereotypie zaviněné deprivací jsou mnohem častější u primátů než u jiných skupin obratlovců. To vede k hypotéze, že i lidské stereotypie jsou nejčastěji způsobené sociální deprivací (*Langen et al. 2011*). U lidí se stereotypie projevuje většinou v různých syndromech, například u Tourettova syndromu (kde je vysoká hladina CRH, spojována se stereotypií (*Arborelius et al. 1999*)) nebo u Rettova syndromu (onemocnění postihující ženy, projevující se stereotypními pohyby ruky, růstovou retardací a abnormalitami v chůzi a dýchání (*Quest et al. 2014*)). Často je spojována s tiky, s obsesivně kompulsivní poruchou (OCD, projevuje se nutkavými myšlenkami a právě stereotypními pohyby) a jinými nutkavými poruchami chování. I projevy u autismu jsou velmi podobné, trhání vlasů, houpání se vsedě po velmi dlouhé časové úseky („rocking“), tendence k sebeublíživání a podobně (*Garner 2006*).

Nejvíce jedinců, kteří se projevují stereotypií je mezi prasaty, drůbeží, myši a u amerického norka. Všechny tyto druhy jsou chovány pro lidskou potřebu ve velkém množství zároveň, ve velkochovech nebo farmách, případně v laboratořích. U prasat chovaných ve velkochovech je procentuální zastoupení „stereotypů“ dokonce přes 90% (*Rushen a Mason 2006*).



Obrázek 4. Graf zobrazující nejčastější projevy stereotypií u masožravců (carnivores), hlodavců (rodents), přežvýkavců (ungulates) a primátů (primates). Nejvíce procent druhů (% of species) projevujících „pacing“ a podobné lokomoční stereotypie (pacing and similar), je mezi masožravci, mezi druhy projevující se orálních stereotypií (oral) je největší zastoupení mezi přežvýkavci a jiné (other) stereotypie provozují nejčastěji hlodavci a primáti. Převzato z *Rushen a Mason 2006*, str. 6.

Příčiny stereotypie

Stereotypní chování je podmíněno frustrací, která pramení z nemožnosti projevit specifické chování, nedostatkem behaviorálních příležitostí, nedostatečností sensorických stimulů, vyrovnáváním se se stresem nebo mozkovou dysfunkcí (*Mason 1991; Rushen a Mason 2006*).

Jako hlavní příčina stereotypie se uvádí chronický stres, nedostatek podnětů, nízká komplexita a heterogenita prostředí. Zejména neodpovídající životní prostředí, například výběhy a ustájení v zoologických zahradách, velkochovech a farmách, zvláště pokud je do nich zvíře umístěno v raném věku (*Dantzer a Mormède 1983*). Velikost tohoto životního prostoru je také důležitým faktorem, který je nutno zohlednit, pokud se u zvířete stereotypie objeví. Pokud je výběh malý a jedinec v něm nemůže projevit chování jako ve volné přírodě (například „patrolling“, vyhledávání kořisti), často jeho motivace roste až do té míry, že nemožnost projevit přirozené chování zvíře frustruje a nahradí ho stereotypií (*Rushen a Mason 2006*). Prediktabilita života v těchto zařízeních je také spojována se všemi druhy stereotypie. Svou roli zde má i náchylnost ke stereotypii z pohledu genetických predispozic (*Würbel 2006; Schönecker a Heller 2000*), individuality a schopnosti se vyrovnávat se stresem (*Ijichi et al. 2013*). Velká část stereotypií je zapříčiněna vystavením stresu již ve velmi brzkém věku, například separací od matky ve velkochovech produkujících

mléko (*Latham a Mason 2008*) a nevhodnými podmínkami chovu (málo prostoru kvůli vysokému počtu zvířat žijících v těsné blízkosti a jejich vzájemné dominanci a submisivitě, *Dantzer a Mormède 1983*). Separace od matky na první měsíce života zvyšuje čas jedince věnovaný stereotypiím (*Novak et al. 2006*) a stereotypie zapříčiněné maternální deprivací ve velmi brzkém věku jsou již nezvratitelné (*Harlow et al. 1965*).

Častým problémem spojeným se stereotypiemi je v zoologických zahradách a stájích předvídatelnost prostředí. Stále stejné výběhy a jejich zařízení a podávání potravy ve stejný čas se časem stane pro zvíře stresujícím faktorem. Navíc potrava bývá často opracovaná nebo v nepřírodném, jednoduchém stavu (pelety, granule a podobně), takže zvíře stráví jejím požíváním, případně i lovením, mnohem méně času než ve volné přírodě. Tím mu zbývá více volného času, který ale nemá jak využít, pokud je enrichment výběhu buď nedostatečný nebo je na něj zvíře již zvyklé (*Lewis et al. 2006*).

Impulsem ke stereotypii se můžou stát také například nevhodně umístěné výběhy. Pokud jsou ve výběžích vedle sebe umístěna zvířata, která se navzájem považují za predátora a kořist, jejich pachy mohou být vzájemně silným stresorem (*Morgan a Tromborg 2007*).

Způsob umístění zvířat v kleci, například v laboratorních podmínkách, je často také považován za příčinu stereotypie. Nucený život ve velkých skupinách pohromadě (většinou u hlodavců) je sice produktivní z hlediska rozmnožování, ale již ne tak uspokojivý pro život zvířete, které vzhledem k nevhodným obytným podmínkám nebo k nucenému životu v nepřírodných sociálních skupinách (pokud jsou chováni samci a samice s mláďaty zvlášť a trpí sociální deprivací, *Dantzer a Mormède 1983*) má vyšší pravděpodobnost, že se u něj stereotypie projeví (*Wechsler 1995*).

Stereotypní chování se projevuje nejen ve zmíněných zařízeních, ale i u zvířat držných v lidské péči, jako jsou domácí psi. Zajímavé je, že různé rasy psů mají různé nečastější stereotypie. Například bullteriéri často strkají hlavu pod nebo mezi objekty a pak „zamrzou“, oproti tomu němečtí ovčáci nejčastěji běhají v kruzích a chytají vlastní ocas (*Mills a Luescher 2006*).

Role enrichmentu v prevenci a potlačení stereotypie je nezastupitelná. Většinou je to právě chabý enrichment, který stojí za stereotypií zvířete. Enrichment je proces vylepšení výběhů a tím vylepšení životních podmínek pro zvířata, která ho obývají (*Young 2003*). Cíle enrichmentu jsou najít a odstranit potenciální zdroje chronického stresu a snaha o vylepšení schopnosti zvířete se vyrovnat se stresem akutním. Dále pak vhodným upravením životního prostředí zvířete redukovat abnormality v jeho chování (*Mellen a MacPhee 2001*).

Hypotéza „active coping“, tedy vyrovnávání se se stresem, je na stereotypie aplikována jako naučené chování, které přináší alespoň nějaké benefity (je alespoň trochu úspěšné) (*Würber et al. 2006*). Dalším možným vysvětlením, proč zvířata provádějí stereotypie je jejich pozitivní vliv na trávicí trakt a redukce nutričních deficitů (u orálních stereotypií), přinášejí jim pocit uspokojení a uklidňují je (*Bergeron et al. 2006*).

Fyziologické změny během stereotypie

Při stereotypním chování byly zjištěny změny aktivity basálních ganglií (*Garner 2006*). Dále byla prokazatelně vyšší hladina kortisolu, dopaminu a betaendorfinů. Naopak hladina serotoninu byla nízká (negativně koreluje s proaktivitou) (*Pell a McGreevy 1999; McBride a Hemmings 2005*) a pokud byla snížena uměle, pak také vyvolala stereotypii (*McBride a Hemmings 2005*). Zároveň nízká hladina serotoninu zvyšuje senzitivitu a tím i následující odpověď na dopamin (*Abdallah et al. 2009*). Všechny tyto faktory se navzájem ovlivňují a způsobují abnormální změny chování.

Rozdělení stereotypií a jejich projevy

Stereotypie se dobře studují, z behaviorálního hlediska jsou jejich projevy velmi nápadné. Můžeme je zjednodušeně rozdělit na lokomoční, orální, jiné a částečné.

Lokomoční stereotypie jsou nejčastější u masožravců (dokonce až u 80 % zvířat chovaných v zajetí). A to proto, že způsob života masožravců je silně spjat s teritoriem a pohybem po něm (takzvaný „patrolling“), vyhledáváním potravy a jedinců svého druhu (*Clubb a Vickery 2006*). Přirozené potravní chování u velkých kočkovitých šelem zahrnuje číhání a plazení se ke kořisti, útok a sražení a usmrcení kořisti (*Veselovský 2008*). Především číhání je aktivita trávající delší dobu, ovšem při chovu v zoologických zahradách je tato činnost úplně potlačena. Například tygři (jako zástupce soliterních lovců) uloví a zkonzumují každých osm nebo devět dní velkého jelena. Lvi jako jediné velké kočkovité šelmy jsou opravdu sociální a naopak společně loví každý den asi dvě hodiny (nejčastěji přes noc), a díky tomu většinou konzumují středně velkou až velkou kořist. U velkých soliterních kočkovitých šelem, například u tygrů (*Panthera tigris*) je lokomoce důležitým bodem jejich života. Přes noc během dvanácti hodin urazí průměrně 3,8 až 9,6 km, a průměrná rozloha jejich lovné oblasti je u samic asi 23 km², u samců zhruba 68 km². Rozloha oblasti u lvů bývá většinou mezi 25 až 226 km² a během 24 hodin mohou urazit mezi 5 až 15 kilometry vzdálenosti. U psovitých šelem je velikost teritoria velmi variabilní (hlavně podle potravní bohatosti prostředí a velikosti druhu), u vlků může mít teritorium rozlohu od 75 km² až po 2500 km² ve velmi potravně chudých oblastech. Vlci se také sezonně pohybují na velmi dlouhé vzdálenosti, řádově stovky až tisíce kilometrů (*Wilson et al. 2009*). Toto pohybové chování je v zoologických zahradách potlačeno a tudíž při neumožnění těchto přirozených projevů stoupá lokomoční motivace až do té míry, že se spustí lokomoční stereotypie, která je náhražkovým chováním kvůli nedostatku pohybu.

Do pohybových stereotypií řadíme „pacing“, chození ve výběhu podél jedné strany s obraty, případně chůze do tvaru osmičky. Toto chování zřejmě reprezentuje motivaci po vyhledávací fázi lovu (*Clubb a Vickery 2006*). Bylo signifikantně prokázáno, že druhy šelem (pro studii byly použity projevy 35 druhů šelem chovaných v kleci, mezi nimi liška polární (*Alopex lagopus*), medvěd polární (*Ursus maritimus*), norek americký (*Mustela vison*) a lev (*Panthera leo*)), které se pohybují po teritoriích více a širěji, mají v zajetí vyšší míru stereotypní aktivity. To podporuje hypotézu vzniku lokomočních stereotypií

modifikací z přirozeného chování (*Clubb a Mason 2003*). Dále pak „circling“, chůze dokola kolem hranic výběhu v jednom směru. Časté jsou i různé pohyby hlavou ve spojení s chůzí. „Neck twisting“, ohýbání krku a kroužení hlavou, většinou při obratech nebo „head bobbing“, kývání či potřásání hlavou. Svůj vliv má i podávání potravy, a v jakém intervalu se tomu tak děje. Lokomoční stereotypie jsou častější v čase, který předchází nebo těsně následuje po podávání a zkrmení potravy. Ovšem ve dny, ve kterých není potrava vůbec podávána (tazvané „starving days“), zvířata vykazují ještě vyšší stereotypní aktivitu. (*Clubb a Vickery 2006*).

Je více hypotéz z jakého vzorce chování přímo vychází lokomoční stereotypie. Motivační hypotéza tvrdí, že za vznikem těchto aktivit může být motivace k útěku, který ale není možný. Podle jiné hypotézy vychází z přirozeného pohybu, který se v zajetí modifikoval na stereotypii. Další hovoří o střetnutí více motivací naráz, motivací k „rangu“ (procházení se po teritoriu) a například motivací k vyhledávání kořisti (*Clubb a Vickery 2006*).

Orální stereotypie jsou spojeny především s kopytníky, je to opět určeno jejich způsobem života a zpracováním potravy ve volné přírodě. Koně a jejich příbuzní tráví vyhledáváním potravy a pasením 60 %, někteří (například zebry) až 75 % času, což se rovná skoro osmnácti až dvaceti hodinám denně. Přežvýkavci oproti tomu tráví vyhledáváním potravy a pasením méně času, ovšem zato šest až osm hodin denně přežvykují natrávenou potravu (*Wilson et al. 2011*). Nejčastějším projevem orálních stereotypií je okusování dřevěných plotů („crib-biting“) u koní, které může mít za následek až hluboké obroušení zubů s následným problémem příjmu potravy. Žvýkání železných tyčí v ustájení („bar-chewing“) se často objevuje u prasat umístěných ve velkochovech. Dokonce u nich vznikají i modifikace „bar-chewing“, jako je jen předstírání okusování tyče. Dalšími činnostmi řadící se k orálním stereotypiím jsou olizování různých objektů (předmětů, stěn, tyčí a podobně), převalování jazyka v ústech („tongue-rolling“), vyplazení jazyka a kývání jím ze strany na stranu, někdy ve spojení s olizováním předmětů („tongue-playing“), polykání hlíny u koní nebo neustálé pití vody bez fyzické potřeby (*Bergeron et al. 2006*). Projevem u koní je také „wind-sucking“, forma „crib-bitingu“ bez dřevěného plotu, jakési polykání vzduchu. Tato stereotypie je formou aerofágie (*McBride a Hemmings 2009*), podobně jako „vacuum-chewing“, aktivní žvýkání s prázdnou tlamou, časté u prasat. Zatímco ve volném výběhu tráví prasata vyhledáváním a konzumací potravy až třetinu dne (*Blasetti et al. 1988*), ve velkochovech, kde jsou krmena peletami, jim konzumace zabere méně než 20 minut (*Braund et al. 1998*). Podobně je tomu u krav i u koní (*Bergeron et al. 2006*).

U ustájených koní je prevalence projevu stereotypie 18,4 % (*Rushen a Mason 2006*). Například „crib-biting“ u koní se projevuje okusováním dřevěných ohrad předními zuby, jakési povrchové obroušování kůry a dřeva. Práce *Bachmanna et al. z roku 2003* studovala orální formu stereotypie u koní a její vztah k potravnímu chování. Koním bylo dva dny podáváno krmivo ze speciální nádoby, třetí den byla nádoba pouze ukázána bez možnosti nakrmení. Tento stimul prokazatelně zvyšoval srdeční tep, hladinu kortisolu v krvi a u stereotypních jedinců zvýšení aktivity sympatiku. Dalším výsledkem bylo zjištění, že stereotypní koně jsou více senzitivní na stres a jsou méně přizpůsobiví okolnostem než kontrolní koně s normálním chováním. Z fyziologického hlediska je tedy zřejmé, že stereotypie má spojitost s „active coping“, který se

fyziologicky projevuje velmi podobně. Zároveň je jasně viditelná spojitost s potravním chováním během orálních stereotypií.

Mezi projevy, které nejsou přímo definovány jako „pravé“ stereotypie, ale pouze jako stereotypní aktivity se řadí občasné olizování objektů jako jsou tyče, hračky a podobně (někdy se označuje jako „para-tongue-playing“) a žvýkání vlny u ovcí. Tyto projevy sice nejsou „pravými“ stereotypiemi, ale mohou vést k dalšímu rozvoji ve stereotypii (Bergeron et al. 2006).

Hypotézy, proč se u zvířat projevuje takové chování, jako je orální stereotypie, jsou tři. První tvrdí, že pocházejí z nenauceného (stále vyhledávání potravy) a naučeného a chování, které zvířeti pomáhá se vyrovnávat se stresem (například okusování a polykání dřeva). Druhá hovoří o času stráveném při vyhledávání a zpracování potravy. Tento čas je neúměrně nízký času, který ve volné přírodě zvíře vynaloží, aby se nasytilo. Například skot stráví denně sedm až devět hodin pastvou a zhruba stejný čas i přežvýkáním (Redbo a Nordblad 1997), zatímco u krav chovaných ve velkochovech je tento čas výrazně nižší (Bergeron et al. 2006). Tato hypotéza předpokládá, že projev stereotypie u jedince nesouvisí s jeho fyziologickými potřebami, ale považuje jej za přeorientované chování (Nastává během konfliktu dvou motivací, nejčastěji útočné a útékové. Zvíře svou útočnou motivaci přesměruje na náhradní objekt, například trs trávy (Veselovský 2008).) nebo spuštění na prázdno (Chování, které není vyvoláno žádným zjevným podnětem. Motivace vykonávat určitý projev je tak vysoká, že se spustí i přes nevhodné podmínky, například popelení slepic ve velkochovech na drátěném pletivu (Veselovský 2008)). Stereotypie by tedy mohla být chováním, které má alespoň trochu vynahradit aktivitu krmení. Poslední hypotéza je založena čistě na fyziologických potřebách těla zvířete, hlavně na jeho střevních mechanismech. Strava s nízkým obsahem vlákniny a vysokým podílem sacharidů způsobuje u kopytníků gastrointestinální potíže, jako jsou vředy u koní a prasat a acidózy u skotu. Navíc se provádějí výkumy, které potvrzují názor, že zvýšená produkce slin během orální stereotypie pomáhá upravovat kyselost traktu a střevní problémy (Bergeron et al. 2006).

Mezi jiné stereotypie můžeme zařadit „rocking“, houpání se vsedě dopředu a dozadu, časté u primátů. Zároveň se často objevuje v projevech u autistických osob. Dále pak „swaying“, přenášení váhy z jedné poloviny těla na druhou a kývání celým tělem do stran ve stoj, které se objevuje hlavně u slonů a kopytníků a může mít za následek až ortopedické problémy. Dalším popsáním projevem je „weaving“, kývání tělem s nataženými předními končetinami, přičemž zadní končetiny jsou statické a přední polovina těla je opřena o stěnu výběhu, o dvířka a podobně. Neustálé okusování a olizování částí těla se nazývá „overgrooming“, nejčastěji zvířata olizují přední končetiny nebo slabiny. Jiným projevem orální stereotypie může být zvracení právě spolknuté potravy a regurgitace (Často u šelem a primátů. Zatímco u primátů se takový projev chování ve volné přírodě vůbec nevyskytuje, u šelem je možná spojitost s přirozeným potravním chováním při krmení mláďat, ale oproti přirozenému chování je během stereotypie je kus masa pozřen v celku a po několika vteřinách opět vcelku vyzvrácen.), koprofilie, která se projevuje rozmazáváním exkrementů po zdech nebo po podlaze, a koprofágie (obojí hlavně u primátů) (Mills a Marchant-Forde 2010).

U ptáků se jako nejčastější stereotypie objevuje vytrhávání peří z těla, čili modifikovaný „overgrooming“, nebo žvýkání naprázdno (*Garner et al. 2003*).

Lokomoce je u hlodavců nedílnou součástí ochrany proti predátorům a proto jí věnují hodně času (*Wolff a Sherman 2007*). Od tohoto běžného chování se odvíjí jejich nejčastější stereotypie. Některé stereotypie se také vztahují k hlodání a k potravnímu chování. K nejčastějším stereotypním projevům se u hlodavců řadí skákání po prostoru klece a takzvaný „back-flipping“ (jinak také „somersaulting“), jakási salta vzad z jedné stěny klece na druhou bez kontaktu s podlahou klece, dále pak „bar-chewing“, skákání na místě nahoru a dolů, repetitivní šplhání na strop klece, kde zvíře chvíli visí a pak se pustí, pobíhání po kleci z jedné strany na druhou nebo do tvaru osmičky (v podstatě „pacing“), „weaving“ (kývání se do stran) nebo stereotypní norování do podestýlky (*Würbel 2006*). Zajímavou otázkou je, jestli běhání hlodavců v kovovém běhacím kolečku (které se do klecí často umísťuje paradoxně kvůli zvýšení enrichmentu) je nebo není stereotypním chováním. Byly zaznamenány případy, kdy zvíře běhalo v kolečku tak usilovně, že se u něj objevila anorexie způsobená přespříliš vysokou aktivitou. Nejlepším způsobem, jak se vyhnout stereotypnímu využívání kolečka, je ho odebrat a vkládat do klece jen na omezenou dobu (*Würbel 2006*). Jiná studie ukázala, že stereotypní hrabání nory v podestýlce u pískomilů mongoských (*Meriones unguiculatus*) (které je v přírodě běžné a zřejmě se jedná o velmi vysokou motivaci tento úkon provádět i v nevhodných laboratorních podmínkách) se dá eliminovat vložením úzkého tmavého tunelu, který supluje přístup do nory, ke vchodu do hnízda. Motivace hrabání nory při vložení tunelu silně poklesla a zvířata, která měla přístup do úkrytu skrz tento tunel, projevovala nižší míru stereotypního hrabání v podestýlce než jedinci, kteří měli přístup do hnízda otevřený (*Wiedenmayer 1997; Waiblinger a König 2004*).

Primáti projevují všechny druhy stereotypie včetně sebeubližování. Zatímco u kopytníků a masožravců se jejich nejčastější stereotypní projevy vztahovaly k jejich potravnímu způsobu života, u primátů je to nejčastěji sociální deprivace, která způsobuje abnormality v chování. Jejich sociální život je evidentně velmi důležitý pro vývoj zdravého chování (*Harlow et al. 1965*). Například makakové rhesus (*Macaca mulatta*), kteří byli po prvních šest měsíců života totálně izolováni od zbytku skupiny, projevovali velmi vysoké procento stereotypních aktivit (35 – 60 % aktivity), mezi nimi hlavně chození po kleci („pacing“), kývání se vsedě („rocking“), zakrývání očí, silné uchopování sebe sama se stisknutými pěstmi a přehnaná péče o tělo („overgrooming“, vychází z přirozeného chování „grooming“, které souvisí s péčí o srst, ale zároveň má i silný sociální podtext. Členové skupiny si navzájem čistí povrch těla (dokonce až 6 % času z denní aktivity) a tím se upevňují sociální vazby (*Mittermeier et al. 2013*)). Po zařazení zpět do skupiny vykazovali velmi vysokou míru agresivity. Dále pak je prokázán vliv na kognitivní funkce, zhoršení paměti a učení (*Novak et al. 2006*).

	Druh	Sociální systém	Nejčastější aktivita (procentuální zastoupení)	Nejčastější typ stereotypií
Masožravci	Tygr ussurijský (<i>Panthera tigris altaica</i>)	Soliterní (<i>Wilson et al. 2009</i>)	spánek (53 %), odpočinek (22 %), lokomoce (20 %), krmení (2 %), jiné aktivity (3 %) (<i>Teng et al. 2002</i>)	Lokomoční
Lichokopytníci	Kůň Převalského (<i>Equus ferus przewalskii</i>)	Stádo samic a samců (<i>Wilson et al. 2011</i>)	spánek (25 %), odpočinek (31 %), lokomoce (8 %), krmení (35 %), jiné aktivity (1 %) (<i>Souris et al. 2007</i>)	Orální
Sudokopytníci	Tur domácí (<i>Bos primigenius f. taurus</i>)	Stádo samic a samců (<i>Wilson et al. 2011</i>)	spánek (47 %), odpočinek a přežvykování (18 %), lokomoce (1 %), krmení (34 %) (<i>Walker et al. 2008</i>)	Orální
Primáti	Makak lví (<i>Macaca silenus</i>)	Multimale – multifemale systém s dominancí samců (<i>Rowe et al. 1996</i>)	spánek (30 %), odpočinek (12 %), lokomoce (23 %), krmení (29 %), jiné aktivity (6 %) (<i>Menon a Poirier 1996</i>)	Vyrovnané - stereotypie se zaměřením na sebe sama, orální, lokomoční
Hlodavci	Osmák degu (<i>Octodon degus</i>)	Skupiny 1 – 2 samců a 2 – 5 samic (<i>Fulk 1976</i>)	spánek (30 %), odpočinek (6 %), ostražitost (22 %) lokomoce (5 %), krmení (32 %), jiné aktivity (5 %) (<i>Ebensperger a Hurtado 2005</i>)	Lokomoční a orální

Obrázek 5. Tabulka shrnující sociální systém, nejčastější aktivitu a nejčastější typy stereotypií u jednotlivých druhů zvířat. Nejčastější stereotypie jednotlivých skupin popsány v *Rushen a Mason 2006*.

Řešení stereotypie

Stereotypie jako abnormální chování nejsou pro zvíře přirozené a jejich odstranění by měla být věnována pozornost. Celkově lze říci, že stereotypie se dá zmírnit nebo předcházet vhodnou úpravou životního prostoru zvířete. Je důležité napodobit přirozeného prostředí co nejlépe, aby se v něm zvíře dobře cítilo a nemělo motivaci k útěku, například zvětšením výběhu, osazením dřevinami a jině. Dále pak zvýšení fyzické komplexity prostředí, které zahrnuje například vhodnou podestýlku, možnost se ukrýt v přístřešku a podobně (*Swaisgood a Shepherdson 2006*). Zvýšení sensorické stimulace lze dosáhnout objekty, které ve zvířeti vzbuzují zájem a aktivitu, například různé hračky (*Delfour a Beyer 2010*) nebo živou nebo

neopracovanou potravu (Mason 2006), případně vystavěním bazénu nebo jezírka (Montaudouin a Le Pape 2005). Pokud dáme zvířeti možnost, aby vidělo, co se děje v jeho okolí (pomocí instalace zdi výběhu za mřížemi nebo sklo), pak se také jejich stereotypní aktivita snižuje. Například u koní se do stájí instalují buď okna nebo otevírající se horní část dveří do ustájení, aby zvířata měla vizuální kontakt s okolním prostředím a osobami pohybujícími se ve stáji. Signifikantně se u nich poté snižuje lokomoční stereotypie (vtéto studii „weaving“) (Cooper et al. 2000). Důležitým bodem je odstranění stresorů z okolí, třeba vhodně umístěným výběhem, ve kterém nebude mít pocit ohrožení. Neméně důležitým faktorem je dát zvířeti šanci kontrolovat své prostředí, třeba pomocí právě živé potravy, kdy si zvíře samo kontroluje krmivo, podle jeho vlastní motivace. K redukci stereotypií pomáhá i pozitivní trénink. Trénink ledního medvěda v Zoo Praha probíhal po dobu deseti minut denně, čtyři dny v týdnu. Již po dvou týdnech tréninku se zredukovala stereotypní aktivita medvěda ze sedmi hodin na tři a půl hodiny denně (Šusta 2009).

Dalším postupem je změna stravovacího režimu, podávat potravu neopracovanou nebo ne tak snadno dosažitelnou, například seno za mřížemi nebo velké neopracované kusy masa. Osvědčilo se i podávat potravu vždy na jiném místě, aby ji zvíře muselo samo aktivně vyhledávat (Mason 2006). Například v pražské zoo se krmí varani komodští stejným způsobem, jakým by se nakrmili ve volné přírodě. Velmi velký kus potravy je jim předložen jen jednou za měsíc, což odpovídá jejich přirozenému potravnímu chování, kdy uloví například jelena, celého ho zkonzumují a celý další měsíc neloví.

Navazujícím možným řešením je snížit motivaci k potravě. Většinou je březím prasnicím silně omezována potrava a to kvůli kontrole váhy. Pozorování Spoolder et al. 1995 prokázala, že u březích prasnic ustájených ve velkochovu byl rozdíl v projevu stereotypie mezi jednotlivými skupinami (skupina s nižším přídelem krmiva byla ve stereotypiích aktivnější). V tomto pozorování byly prasnice rozděleny na čtyři skupiny. Skupina prasnic, která byla krmena sníženým množstvím potravy, druhá skupina se zvýšeným množstvím potravy a dále byly tyto dvě skupiny ještě rozděleny do ustájení na podestýlce ze slámy a bez podestýlky. Prasnice, které byly krmeny dostatečně, avšak nebyly překrmovány, vykazovaly vyšší aktivitu, než prasnice, kterým bylo podáváno mnohem větší množství potravy. Aktivnější prasnice byly stereotypnější, častěji olizovaly objekty umístěné v ustájení, žvýkaly řetězy, tyče a podobně. Druhým výsledkem bylo, že méně krmené prasnice, které byly chovány na podestýlce ze slámy vykazovaly mnohem méně dramatický nárůst stereotypií, než méně krmené prasnice, které podestýlku vůbec neměly. Tyto méně krmené prasnice na slámové podestýlce byly dokonce co se míry stereotypie týče, srovnatelné s prasnicemi, které byly krmeny hodně. Tato studie podporuje názor, že orální stereotypie jsou náhražkovou aktivitou ve chvíli, kdy nelze projevit potravní chování. To odkazuje k závěru, že absence podestýlky (jako faktoru enrichmentu) a nedostatek krmiva vede ke stereotypiím ve zvýšené míře.

Klíčovým faktorem ovlivňujícím stereotypii je obsah živin v podávaném krmivu. Na březích prasnicích byl pozorován prokazatelná redukce stereotypie (manipulace s řetězy, olizování a okusování objektů) dvě hodiny po jídle při zvyšování podílu vlákniny v potravě. S tím souvisí i to, že krmivo s vysokým podílem vlákniny prasnice konzumovaly déle a tím pádem se jejich čas bez náplně zkrátil. Jejich

inaktivita, čili čas bez stereotypie, který trávil odpočíváním, se zvyšovala úměrně podílu vlákniny v potravě (Bergeron *et al.* 2000). Ke stejnému výsledku, tedy že nízký podíl vlákniny v krmivu zvyšuje míru stereotypie, došla i studie u koní (Johnson *et al.* 1998).

Důležitý je nejen obsah živin, ale i forma podávaného krmiva. Namělněné nebo peletované krmivo zabere zvířeti mnohem kratší dobu na zkrmení než potrava, která je dostupná v přírodě. Podobně u masožravců, kde je potrava nejen opracovaná, ale i předem ulovená, takže čas, který zvíře vynaloží, aby se nasýtilo, se rapidně snižuje (Mason 2006). Podobně je tomu u kopytníků. Dospělci koně Převalského po reintrodukcii strávili zhruba 45 % času pasením (Boyd a Bandi 2002), zatímco v zajetí je čas věnovaný krmení výrazně kratší (Bergeron *et al.* 2000). Ovšem, pokud se zvíře nakrmí rychle a bez potřeby se aktivně účastnit celého procesu, co udělá se zbývajícím „volným“ časem? Pokud nenajde ve svém okolí nic, co by ho motivovalo k aktivitě, pak se začne nudit. Možným zlepšením enrichmentu může být i pozitivní trénink.

Trénink také průkazně snižuje stereotypii a zvyšuje prosociální chování u šimpanzů (*Pan troglodytes*) a pomáhá jim lépe se vyrovnávat se stresem. V běžném životě je v tlupě šimpanzů množství samců (5 až 16) i samic (7 až 25). Samci jsou dominantní a mají pevnou hierarchii, zároveň jsou hierarchicky výše postavení nad samicemi. Samice tráví více času o samotě než samci, kteří se často pohybují na hranicích teritoria (Rowe *et al.* 1996). Během tréninku byla redukce stresu zejména značná u sociálně níže postavených šimpanzů, kteří byli agresivně napadáni výše postavenými. Dalším pozitivním bodem bylo i zlepšení vztahu s ošetřovateli. Jako aktivita a mentální stimulace je tedy velmi vhodný u všech zvířat chovaných v zoo, která vykazují stereotypní chování. Lze jej i využít jako prevenci takového chování (Pomerantz a Terkel 2009).

Postup při odstranění stereotypie se samozřejmě liší u různých institucí a chovatelů. Příkladem může být „crib-biting“, který někteří majitelé koní redukují různými nástroji, které mají koním v jeho provádění fyzicky zabránit. Používají se speciální obojky, které dávají zvířeti elektrické šoky, nebo popruhy, které koním způsobují bolestivý tlak kdykoliv se uchýlí k projevům „crib-bitingu“ nebo „wind-sucking“. Dále se využívají speciální náhubky, potírání okusované ohrady nepříjemnými látkami, instalování ostrých předmětů, ostnatého drátu nebo elektrického vodiče přímo na okusovaný objekt. Dokonce se využívají i speciální chirurgické zákroky, například Forsellova operace, při které dochází k odstranění části svaloviny a nervů v krční oblasti a pro koně je pak fyzicky obtížné stahovat hrtan a cokoli okusovat. Dalšími zákroky, které se používají jsou chirurgické úpravy ústní dutiny nebo myektomie (odstranění části svalů) (Ödberg 2006). Dlouhodobé používání elektrických obojek však vede k naučené bezmoci, která se jinak využívá u hlodavců k modelaci deprese (Vollmayr a Henn 2001)

Tento postup majitelů z mého pohledu etický není. Nelze řešit jen problémové chování, nutné je vždy odstranit jeho příčiny. Zlepšení životního prostředí zvířete často stojí mnohem méně usilí a peněz než speciální nástroje, které zvířeti ubližují a můžou u něj způsobit až depresivní stavy. Nehledě na to, že stereotypie také můžou pomáhat v udržování optimálního prostředí v trávicím traktu. Pokud jsou stereotypie chováním optimalizujícím trávení nebo zvládání stresu, pak určitě nejsou chováním, které je nutno takto

bolestivě redukovat.

Někdy se stereotypie léčí pomocí medikamentů, jako jsou látky působící na serotoninové receptory, na dopaminové receptory nebo na opioidové receptory. Známy je případ lední medvědice Snowball z Calgary Zoo, která projevovala stereotypní chování ve velmi zvýšené míře. „Pacingem“ trávila 70 % času, po čase se u ní objevil obličejový tik, začala se repetitivně akusticky projevovat a ztratila veškerou srst. Byl jí nasazen Prozac, lék působící právě na serotoninové receptory. Snowball se velmi rychle zbavila stereotypního chování. Ale po vysazení léku se opět po několika týdnech začala objevovat stereotypie a po několika měsících její abnormální chování dosáhlo stejné hladiny, jako před nasazením Prozacu (*Mills a Luescher 2006*). Evidentně léky jako je Prozac (jinak Fluoxetin) mají při pravidelném užívání pozitivní účinek na redukcii stereotypie. Je zajímavé, že se tento lék používá jak na léčbu deprese u lidí, tak k redukcii stereotypie u zvířat. Mechanismus působení serotoninu během těchto stavů musí být tedy podobný.

Deprese

Depresivní stav je u člověka definován jako abnormální ovlivnění nálady, neurovegetativních funkcí (jako je spánek a apetit) a kognitivních schopností (*Fava a Kendler 2000*). Náchylnost k depresi je mimo jiné silně ovlivněna i genetickými faktory (*De Kloet et al. 2005*). U lidí jsou její příčiny zároveň spojovány s nezdravými návyky, jako je kouření, sedavý způsob života a přejídání se, tedy s návyky, které způsobují závažná onemocnění (*Katon 2003*). Dále pak je u lidí zkoumáno zavedené schéma myšlení, pokud je pesimistické, negativní, je (s dalšími faktory) vyšší šance na postupné onemocnění depresí (*Tafet et al. 2001*). Bohužel, zvířata používaná ve farmakologii k simulování deprese, takzvané „zvířecí modely“, nedokážou formulovat své myšlenky, ale k diagnostice deprese se u nich využívá jejich vnějších behaviorálních znaků, jako je postoj, chování ve skupině, změny denních návyků a podobně (*Deussing 2006*).

Deprese se dělí na více druhů (*Drevets 2001*). Tato práce se zabývá jen hlavní depresivní poruchou. Dalšími druhy deprese jsou melancholická deprese, sezónní deprese, atypická deprese, depresivní epizody, které jsou charakterizované jako období trvající několik týdnů až několik let, ve kterých se projevuje depresivní stav, a bipolární porucha (střídání deprese s mánií, rozdíl v chování je dán vzestupem nebo pádem hladiny dopaminu).

Příčiny deprese

Příčinou depresí je zejména chronický stres během časně ontogeneze (*Arborelius et al. 1999*) a z něho pramenící frustrace, úzkostné poruchy a deprese v dospělosti. S tímto je spojena i maternální deprivace a sociální izolace. Maternální deprivace je zapříčiněna separací velmi mladého mláděte od matky. Většinou se u hlodavců mláďata odebírají od matky pro potřebu výzkumu na hodinu nebo až na 24 hodin, a to po dobu prvních dvou postnatálních týdnů (*Deussing 2006*).

Harlow et al. v roce 1965 uveřejnil studii, ve které byla izolována a semi-izolována mláďata makaků (*Macaca mulatta*). Mláďata v semi-izolaci byla jednotlivě v klecích, ale vzájemně na sebe viděla a slyšela se. Jedinci v totální izolaci neviděli a neslyšeli během experimentu žádné osoby ani jiné makaky. Zvířata, která byla vypuštěna z totální izolace projevovala emocionální šok, stereotypní chování velmi podobné tomu u autistických osob a sebeubližování. Některá zvířata v důsledku tohoto šoku a neschopnosti jíst dokonce zemřela. Výzkum prokázal, že sociální izolace v raném věku má dramatické dopady na chování. Totální izolace, která trvala tři měsíce, byla ještě zvrátitelná, narozdíl od té dlouhodobější. Jedinci, kteří byli izolováni rok vykazovali velmi vysokou míru strachu a v podstatě žádnou hrací aktivitu nebo sociální kontakt, tedy projevy, které by se daly charakterizovat jako depresivní stav. U hlodavců je situace velmi podobná. Jedinci, kteří byli odebráni od matky ve velmi raném věku a byli umístěni do totální izolace vykazovali vyšší hladinu kortikosteronu (obměna kortisolu u hlodavců), redukovanou lokomoční aktivitu u open field testu, anhedonii a zvýšení akustické úlekové reaktivity. I tyto projevy lze přiřadit k depresivnímu stavu (*Pryce et al. 2005*).

Změny fotoperiody jsou často spojovány s emocionálními poruchami chování. Studie na hlodavcích, kteří jsou aktivní během dne, ukázala, že kratší fotoperioda u nich způsobuje úzkostné stavy a depresi (*Krivisky et al. 2012*).

Sociální postavení ve skupině a případné agresivní chování vůči zvířeti je také faktorem, který může spustit depresi. Ve studii *Kudryavtseva et al. 1991* byly na modelování deprese pomocí sociálního stresu použity myši dominantní a submisivní samci. Po uzavření samců stejné váhy (jednoho dominantního a jednoho submisivního) do jedné klece následovaly dva dny zvykání si na pach druhého samce. Zvířata byla oddělena plastovou přepážkou s otvory, která se dvakrát až třikrát denně na deset minut odstranila. Po útoku se samec, který prohrál, přemístil z klece k jinému soupeři. Po dvaceti dnech testů submisivní samci, kteří čelili útokům a nevyhrávali, projevovali depresivní chování, před útoky neuhýbali a nebojovali, neměli zájem o dění kolem sebe a většinu dne se choulili v rohu klece. Studie pokračovala behaviorálními testy. Open field test, kde submisivní samci vykazovali nižší lokomoční aktivitu, dále exploratory activity test (sledováno bylo prostrkování čenichu dírou ve stěně arény), kde byla měřena zvědavost a aktivita zvířete, vykazovali také nízkou aktivitu, v (Porsoltově) testu aktivity byli výrazně méně pohybliví. Všechny tyto testy prokazují depresivní stav u sociálně níže postavených samců. Tato metoda navození deprese pomocí konfliktních testů není nejběžnější, ale zato celkem přesně ukazuje, jak je u hlodavců a primátů důležitá hierarchie a socialita. Pokud je tedy narušena sociální struktura, jsou velmi časté abnormality v chování (*Pryce et al. 2005*).

Deprese se na pokusných zvířatech modeluje pomocí více druhů testů (naučená bezmocnost, konfliktní testy, forced swim test, tail suspension test), pomocí léků nebo operativních zákroků (odstraněním čichového laloku), případně vyšlechtěním vhodných zvířat s již sníženým prahem citlivosti na chronický stres (*Deussing 2006*). Jako modelová zvířata pro navození dlouhodobého stresu a posléze deprese se používají hlodavci (*Vollmayr a Henn 2001; Kalueff et al. 2007*) a tany (*Tupaia belangeri*). Dále se pak

používají makakové (*Macaca fascicularis*, *Macaca mulatta*) pro jejich silnou socialitu a hierarchii ve skupině, a to zejména pro postnatální modelaci deprese pomocí manipulace, sociální deprivace a izolace. U makaků je i lépe vidět jejich stav mysli díky jejich komplexnějšímu chování (*Pryce et al. 2005; Shively a Willard 2011*).

Fyziologické změny během depresivního stavu

Neurofyziologické změny v těle jsou velice nápadné. Činnost HPA osy je hyperaktivní. Hyperaktivita HPA osy může být zapříčiněna již v dětském věku. Separace od matky, psychické nebo fyzické zneužívání v raném věku a další faktory vedou k permanentní hyperaktivitě HPA osy a k rozvoji deprese v dospělosti (*Swaab et al. 2005*). Dalšími fyziologickými projevy je vysoká hladina CRH, kortisolu a serotoninu (*Nemeroff 1999*). Naopak hladina dopaminu je nízká (*Ijichi et al. 2013*), jeho působení přímo ovlivňuje kortisol přes serotoninové receptory (*Tafet et al. 2001*). Dále se projevuje dlouhotrvající hyperaktivita a hyperreaktivita CRH neuronů, která způsobuje neustálé stresové odpovědi organismu. Vysoká hladina CRH způsobuje změny ve spánku, chuti k jídlu, snižuje libido a produkuje i další projevy deprese (*Arborelius et al. 1999*). Hladina oxytocinu je během deprese zvýšená, stejně jako u poruch příjmu potravy (*Swaab et al. 2005*). V mozku se deprese projevuje sníženou aktivitou hippokampu (*Deussing 2006*) a okruhu odměn. Prefrontální kortex a amygdala vykazují na výsledcích z pozitronové emisní tomografie zvýšenou aktivitu u jedinců postižených depresí (*Nemeroff 1998*). Avšak určit přesné místo, kde se v mozku nachází deprese je obtížné, jde o komplexní aktivitu několika regionů mozku zároveň (*Pandya et al. 2012*). Změny se projevují v prefrontálním kortexu, hippokampu a amygdale (*Kalia 2005*). Při dlouhodobé depresi prefrontální kortex a hippokampus prudce snižují svou aktivitu, zatímco amygdala při stavech úzkosti vykazuje hyperaktivitu a mění svou strukturu a velikost (při akutní depresi se zvětšuje, zatímco při dlouhodobém depresivním stavu se zmenšuje) (*McEwen 2005*). Léčba deprese se většinou provádí pomocí monoaminů (dopamin, serotonin, noradrenalin). Při nasazení medikamentů je třeba zmínit, že biochemické změny v těle nastávají během pár minut, narozdíl od změn v náladě a chování, které nastávají někdy mezi desátým až patnáctým dnem léčby (*Kalia 2005*).

Depresivní poruchy jsou u lidí častější u žen než u mužů. U těchto žen je hladina estrogenů snižena, narozdíl od hladiny androgenů, které je zvýšená. U depresivních mužů hladina testosteronu klesá. To podporuje teorii, že během deprese je zvýšená aktivita HPA osy. Evidentně mají pohlavní hormony vliv na průběh deprese. I u léčby pacientů s Alzheimerovou chorobou se využívá této terapie (*Swaab et al. 2005*).

Behaviorální projevy deprese

Deprese se behaviorálně projevuje hlavně apatií, změnami spánku (zvíře trpí buď insomnií nebo hypersomnií) (*Fureix et al. 2012*), podstatně sníženou lokomocí a typickým schouleným postojem (*Shively et al. 2005*), anhedonií, zoufalstvím, změnami apetitu (až anorexií nebo naopak hyperfágií), snížením (*Katz et al. 1981*) nebo zvýšením váhy (*Nestler et al. 2002*), je silně spojená s úzkostlivými stavy (*Kalueff et al.*

2007), trávením většiny času o samotě (*Shively a Willard 2012*), sebeubližováním a suicidálními pokusy (*Kalia 2005*). U lidí s depresí dále vyvstávají smutné myšlenky, pocity beznaděje, anhedonie, myšlenky na sebevraždu a u nejtěžších forem i halucinace (*Kalia 2005*).

Anhedonie silně souvisí s pocity deprese. Je charakterizována jako relativní snížení vnímání pocitů potěšení nebo neschopnost vnímání pocitů spojených s radostí. Je spojena s dysfunkcí neurálních systémů a její výskyt se považuje za jeden z příznaků deprese. Během stimulů spojených se štěstím byla u pacientů s anhedonií prokázána vyšší aktivita prefrontálního kortexu, než během stimulů smutku. Během úzkostných pocitů aktivita těchto oblastí mozku byla velmi podobná. Pozitivní korelace byla nalezena i u aktivity hippokampu během deprese a úzkostných stavů (*Keedwell et al. 2005*).

Deprese se dá u lidí predikovat pomocí porodní váhy. Bylo prokázáno, že děti s nízkou porodní váhou mají předpověď vyšší náchylnosti k depresivním poruchám v dospělosti. Zřejmě zde působí zvýšená aktivita HPA osy během vývinu plodu v děloze. Signifikantně bylo toto prokázáno pouze u mužů (*Thompson et al. 2001*).

Pro výzkum deprese se často používají makakové (*Macaca fascicularis*), kteří mají silné sociální vazby a jejich narušením se jedinci dostávají do depresivního stavu. Podle *Rowe et al. 1996* spolu v běžné tlupě žije větší množství samců i samic. Tlupa je sice hierarchická (vedoucí samec vede tlupu) a jedná se o multemale – multifemale pářicí systém, ale samčí hierarchie není nijak výrazná. V jedné tlupě může být až kolem sta jedinců, ovšem častěji se pak rozpadá na menší společenství. Ve studii *Shively et al. 2005* zaměřené na dlouhodobý vliv sociálního stresu byla skupina samic makaků o počtu 36 jedinců rozdělena nejprve na dvanáct měsíců do jednotlivých klecí, vždy po jednom jedinci, poté opět spojena do skupin na dvanáct měsíců a nakonec byly skupiny reorganizovány. Konečné skupiny byly vytvořeny tak, aby samice, které byly dříve dominantní, byly v nové skupině submisivní a naopak. Na konci této studie projevovalo 42 % samic depresivní chování, a to bez ohledu na svůj sociální status. Za depresivní chování se považovaly projevy jako schoulený postoj s otevřenými očima a absence zájmu o stimul. Zajímavé je, že u depresivních zvířat byl naměřen delší čas, kdy setrvala v těsném fyzickém kontaktu. Během experimentu se devět samic dostalo do těžké deprese a z nich pět uhynulo, což je 56 % úmrtnost u nejtěžšího depresivního stavu. Samice v depresi měly potlačenou funkci vaječnicků a nedostatečnou produkci estrogenu, v důsledku čehož měly vyšší riziko arterosklerózy a osteoporózy. Tyto následky deprese jsou velmi podobné těm u lidí.

Depresivní stavy se nevyhýbají ani domácím zvířatům. U psů jsou stavy velmi podobné depresi navozené separační úzkostí. Je způsobena sociálním odloučením od zbytku skupiny, v tomto případě svého majitele a jeho rodiny. Prevalence takového stavu se dá předpokládat mezi 20 až 40 % (*Simpson 2000*). Nejčastěji se projevuje jako destruktivní chování zaměřené na své okolí, vyměšování uvnitř objektu, zvýšené slinění, sebepoškozování nebo silně zvýšená vokalizace (štěkání, kňučení, vytí) v době nepřítomnosti majitele (*Simpson 2000; Flannigan a Dodman 2001*). Příčinou (kromě genetických faktorů) může být brzká separace od matky nebo od majitele, traumatizující zkušenost, která proběhla ve chvíli osamocení nebo radikální změny rodinných poměrů (*Flannigan a Dodman 2001*). Léčba se provádí pomocí kontroly

prostředí (nenechávat psa samotného, nedělat změny v jeho prostředí před odchodem z domova), modifikací chování (pomocí hraček a postupného tréninku) a medikamentů (tricyklická antidepresiva, která se používají k léčbě deprese u lidí, ale mají mnoho nežádoucích účinků) (Simpson 2000).

Zjednodušeně řečeno, léčba deprese se u lidí provádí pomocí antidepresiv, založených na inhibici serotoninu, noradrenalinu nebo na inhibici syntézy monoaminů (Nestler et al. 2002).

Stres a jeho vliv na stereotypii

Jak jsem již uvedla v předcházejících kapitolách, stereotypie i deprese jsou způsobené mozkovou dyfunkcí nebo chronickým stresem. Klíčovou otázkou ale zůstává, proč někteří jedinci projevují na základě stejné příčiny stereotypii a jiní depresivní stavy. Pokud odečteme genetické predispozice (citlivost ke stresu (Würbel 2006; Schönecker a Heller 2000), náchylnost k depresi (De Kloet et al. 2005)) i v rané ontogenezi může působit řada faktorů, které mohou způsobit variabilitu v „coping“ stylu (Koolhaas et al. 1999).

U stereotypie je „coping“ aktivní, zvíře se snaží aktivitou redukovat chronický stres. Motivace k pohybu je zřejmě zakořeněna ze snahy utéct před stresorem a pokud útěk není možný a stresor působí dlouhodobě, je tato motivace tak vysoká, že jí zvíře nahrazuje stereotypní lokomoční aktivitou. U orální stereotypie je motivací zřejmě potravní chování, které nelze projevovat.

Jedním z nejdůležitějších faktorů, jak se zvíře bude vyrovnávat se stresem, je personalita zvířete. Ta je částečně vrozená a při dlouhodobém stresu se projevuje buď jako reaktivní nebo proaktivní, ale tyto strategie se mohou obměňovat. Pokusy na sýkorách (*Parus major*) prokázaly změny v chování během určitých situací a také během různých období roku. Explorační chování se u sýkor zvyšuje od podzimu do jara (v souvislosti s námluvami, migrací a podobně), dále se explorační chování zvyšovalo při opakovaném vpuštění do původně neznámého prostoru, ovšem jen do chvíle, kdy sýkory nový prostor postupně celý prozkoumaly a zvykly si na něj. Poté došlo k postupnému snižování jejich aktivity (Dingemanse et al. 2012). Je tedy zřejmé, že zvíře na každou situaci neodpovídá stejným chováním, záleží na okolnostech, jako je například roční období a zkušenost s prostorem.

Proaktivní personalita

Stereotypní zvíře má takzvanou proaktivní personalitu (Ijichi et al. 2013). Ta je definována jako činná, zvíře redukuje stres pohybem nebo jinou aktivitou a ztotožňuje se s „active coping“ stylem. Například u forced swim testu zvíře plave a snaží se z vody dostat ven, je hodně mobilní. Aktivní „coping styl“ je spojován s agresivitou a s kontrolou teritoria (Koolhaas et al. 1999). Proaktivní zvíře netrpí nezájmem (má velmi nízkou závislost na podnětu), naopak se upne na nějakou činnost, ze které se postupně stane zvyk. Odstranění tohoto zlozvyku není jednoduché, ale stereotypie se dá minimalizovat zlepšením okolí, ať už jde o samotný výběh (například zlepšením viditelnosti okolí, přesunutím dále od zdrojů hluku, pachu predátorů a podobně) nebo o jeho vybavenost předměty navozujícími nestereotypní aktivitu. Vhodné je upravit denní režim a zařadit tréninky, jako novou zájmovou činnost, a obměňovat častěji vybavení prostoru a hračky.

Proaktivní styl vyrovnávání se se stresem je u studií s lidmi většinou spojován s nadějí, pomocí, cílevědomostí, sebevědomím a sociální podporou ve stresových situacích (*Austenfeld a Stanton 2004*).

Proaktivní zvíře má nízkou hladinu serotoninu a vysokou hladinu dopaminu, což koreluje s hladinami při stereotypii. Dále je nápadná vysoká aktivita sympatiku a testosteronu a naopak nízká aktivita HPA osy (nižší odpověď kortikosteronu) a zároveň vyšší hladina katecholaminů (*Hijzen et al. 1984*, *Koolhaas et al. 1999*).

Stres a jeho vliv na depresi

Depresivní stav bývá navozen chronickým stresem (zejména v brzkém období života), jako je maternální deprivace, sociální izolace nebo zavedením depresogenních kognitivních schémat (*Deussing 2006*; *Mills a Marchant-Forde 2010*). U lidí je silně spojena s neuroticismem a to zejména u žen, které mají vyšší předpoklad, že depresí onemocní (*Kendler et al. 2004*). Za jeden z chronických stresorů se u lidí považuje například chronická bolest hlavy, která vede k „passive coping“ a k depresivnímu stavu (*Franco et al. 2004*).

Svou roli vyšší náchylnosti k depresi u žen hraje i ženský hormonální cyklus a prenatalní stres. Prenatální stres má sice u lidí prokazatelný vliv na porodní váhu (snižuje ji), ale signifikantně pouze u děvčat, chlapi zůstávají beze změn (*Class et al. 2011*). U žen má prenatalní stres vliv na úzkostné a depresivní poruchy (v pubertě mají emotivní problémy), zatímco u mužů na agresivitu, učení a paměť (v pubertě se objevují poruchy soustředění a poruchy chování). Genetické faktory zároveň podporují další rozvoj poruch. Pokud je úzkostná matka bude mít s velmi vysokou pravděpodobností i úzkostné dítě (shrnutí v *Glover a Hill 2012*).

Během prenatalního života jedince je vystavení stresu jasným předpokladem k budoucím abnormalitám v chování, jako je narušení schopnosti paměti a také k možným poruchám chování v dospělosti. Prenatálně stresovaní hlodavci byli méně pohybliví a urazili kratší vzdálenost během behaviorálních testů než jedinci, kteří byli sice prenatalně stresováni, ale po narození s nimi byl prováděn „handling“, sensorická stimulace dotyky. Pokud má tedy zvíře po narození dostatečnou sensorická stimulaci a kontakt, jeho schopnost učení a paměti je lepší (*Zhang et al. 2012*). Zároveň „handling“ u dospívajícího zvířete snižuje úzkost a produkci noradrenalinu a snižuje bázlivost zvířete (*Costa et al. 2012*).

Reaktivní personalita

Zatímco stereotypií se projevuje proaktivní personalita a aktivní styl vyrovnávání se se stresem, u deprese je tomu naopak. Personalita se označuje jako reaktivní (*Ijichi et al. 2013*) a styl vyrovnávání se jako pasivní. Zvíře s tímto behaviorálním stylem (reaktivní personalita/„passive coping style“) neprojevuje zájem, je apatická, není u ní snaha o kontrolu stresoru. Většinou reaktivní zvíře tráví hodně času o samotě a nevyhledává společnost ostatních ve skupině (u sociálních zvířat, například u primátů) a zájmové aktivity

(hry s hračkami, sociální kontakt), což jsou projevy stejné jako v depresi. Projevem na averzivní stimul je „freezing“, okamžitá imobilita. Například na útok od jiného jedince reaguje zvíře stažením se do rohu klece, nehybností, nesnaží se ani bojovat (má velmi nízkou míru agresivity), ani utéct z dosahu agresora. Odpověď na útok (pokud zvíře vůbec odpoví) je zpožděná, nízký je i zájem o reprodukční chování (například stavění hnízda) a defenzivní chování (zahrabávání se). Naopak přizpůsobivost zvířete je vysoká, stejně tak imobilita a závislost na podnětu (Koolhaas et al. 1999). Dalším projevem je emocionální otupení jedince (Ijichi et al. 2013).

U reaktivních zvířat je vysoká reaktivita HPA osy a parasympatiku (Koolhaas et al. 1999). Zároveň vysoká hladina serotoninu zřejmě brání zvířeti vykonávat stereotypii. Naopak, nízká hladina dopaminu způsobuje mnohem nižší motivaci k jakékoli činnosti, což se projevuje například sníženou chutí k jídlu a k celkové aktivitě (Ijichi et al. 2013).

	Chronický stres	Stereotypie	Deprese
Příčiny	Dlouhodobé působení stresoru (např. omezení potravy, neodpovídající životní prostředí, sociální faktory)	Chronický stres Genetické predispozice, proaktivní personalita, neodpovídající životní prostředí, předvídatelnost prostředí, frustrace	Chronický stres (speciálně sociální stres) Genetické predispozice, reaktivní personalita, frustrace
Projevy behaviorální	Agresivita nebo plachost, snížení motivace a zájmu, abnormální chování – stereotypie, deprese	„Active coping“ Lokomoční stereotypie, orální stereotypie, jiné stereotypie sebeublíživání	„Passive coping“ Deprese, snížená lokomoce, specifický postoj, úzkost, zoufalství, změny apetitu, spánku, snížení zájmu
neurofyziologické	↑ glukokortikoidy ↓ dopamin, ↓ serotonin, snížení citlivosti na serotonin	↑ kortisol a dopamin ↓ serotonin	↑ kortisol a serotonin ↓ dopamin, snížení citlivosti na serotonin

Obrázek 6. Souhrnná tabulka příčin a projevů chronického stresu, stereotypie a deprese. Stejnými barvami jsou označeny shodující se parametry. Podle Morgan a Tromborg 2006; Bekris et al. 2005; Mason 2006; Deussing 2006; Arborelius et al. 1999; Koolhaas et al. 1999; Ijichi et al. 2013; Mills a Marchant-Forde 2010).

Zvířata v zoologických zahradách a vliv chronického stresu

U zvířat v zoologických zahradách nastává chronický stres působením nevhodnosti prostředí, z frustrace kvůli nemožnosti projevovat své přirozené chování a z nekontrolovatelnosti prostředí (předvídatelnost, omezený pohyb, krmení nepřirozenou potravou v nepřirozených intervalech, nepřirozené sociální skupiny) (Mason 2006; Rushen a Mason 2006; Lewis et al. 2006). Chronický stres v těchto podmínkách je většinou zastoupen dlouhodobým ale slabším stresorem, který stačí k propuknutí stereotypie,

ale většinou nevede k depresím. Proto se u zvířat v zoologických zahradách stereotypie objevují mnohem častěji než deprese, která se na zvířatech v laboratorních podmínkách musí spíše modelovat. Zajisté ne všechna zvířata v zahradách mají proaktivní osobnost, takže je evidentní, že k propuknutí deprese je zapotřebí silnějšího stresoru (který je většinou spojen se sociálním odloučením (*Harlow et al. 1965; Shively et al. 2005; Zhang et al. 2012*)).

Diskuse

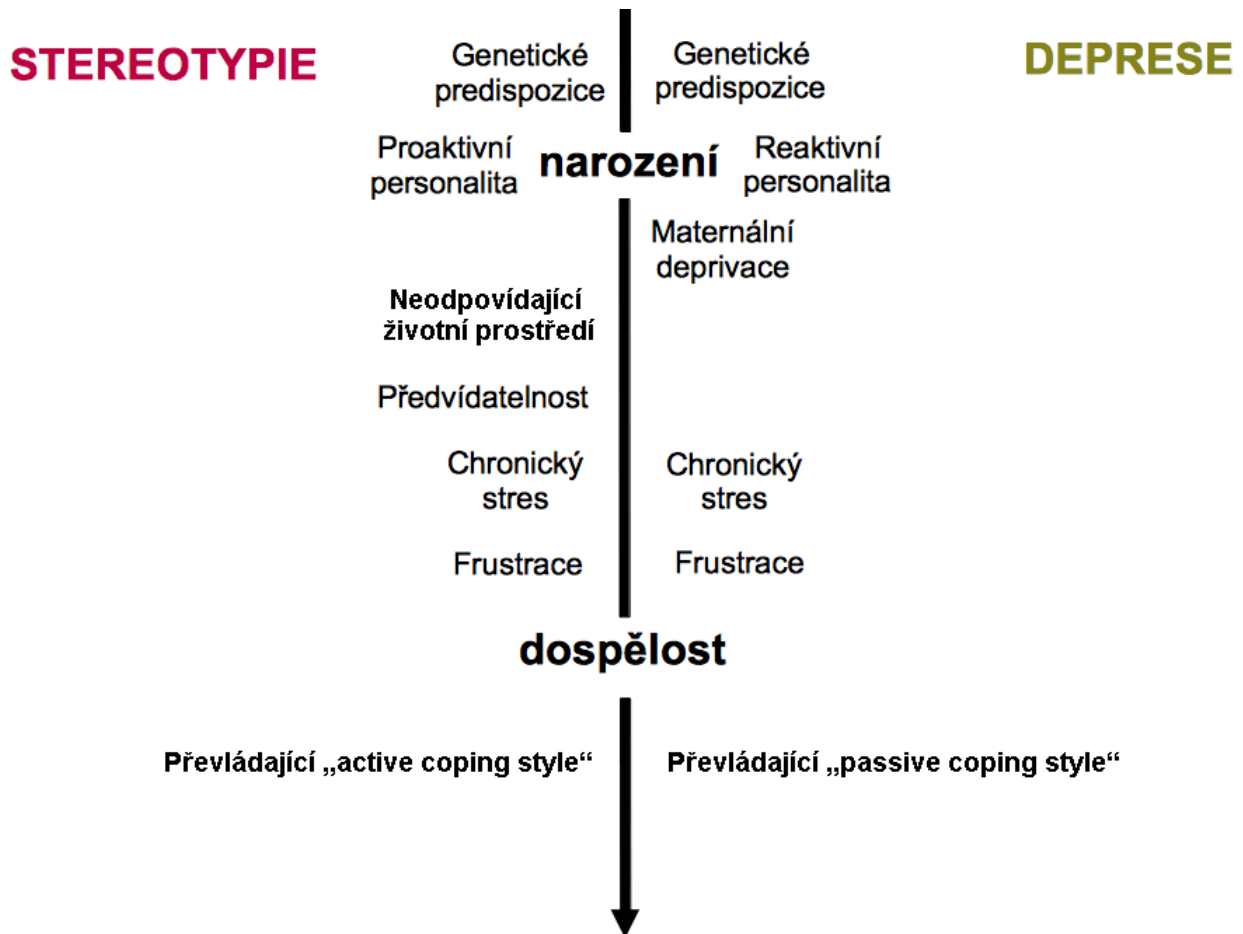
Pojítkem mezi stereotypií a depresí je tedy zřejmě chronický stres a „coping“ styl zvířete. Osobnost a s ní spojený „coping“ styl je z velmi velké části vrozený a částečně je variabilní podle okolností a hlavně podle brzkých zkušeností jedince. Snížení aktuálního stresoru má signifikantní vliv na redukci stereotypie (*Clubb a Vickery 2006; Mellen a MacPhee 2001*), zatímco u deprese není úplná náprava chování již možná. Ve chvíli, kdy působí na zvíře chronický stres, lze stresor ještě odstranit, ale jeho míra následků ve změnách chování reaktivní osobnosti záleží na době jeho trvání (*Deussing 2006; McEwen 2000*). Pokud stav jedince přejde do deprese, následky jsou již jen těžce zvrátitelné pomocí úprav jeho prostředí. Například mláďata makaků separovaná od matek ve velmi raném dětství a chována v totální izolaci po opětovném vypuštění do skupiny nebyla schopna pozitivní sociální interakce a vykazovala velmi vysokou míru agresivity vůči ostatním členům skupiny (*Harlow et al. 1965*). V takových nezvrátitelných případech se přechází na léčbu medikamenty (*Deussing 2006*).

Faktory určující budoucí osobnost a „coping“ styl jsou z velmi velké části genetické, vývojové, zahrnují i prenatální faktory, časné životní zkušenosti, sociální podporu a další. Největší podíl na formování „coping“ stylu mají genetické předpoklady a velmi rané životní zkušenosti (*Koolhaas et al. 1999; Frank et al. 2006; Arborelius et al. 1999*). Pro budoucí osobnost jsou také nejdůležitější geny, rané životní zkušenosti a dále pak podmínky, ve kterých se jedinec nachází (například během testů), protože zvíře může aplikovat různé „coping“ styly na různé situace, podle schopnosti adaptace na jeho životní prostředí (*Stamps a Groothuis 2010*). Osobnost a „coping styl“ jsou do jisté míry plastické, flexibilní, a to zřejmě kvůli možné jiné odpovědi na nové prostředí. Tato plasticita je způsobena stresem a je velmi vhodné se zabývat jejím výzkumem, nejen kvůli možné predikci chování jedince, ale hlavně kvůli pochopení evolučních změn chování populací při vážných proměnách prostředí (*Snell-Rood 2013*). Flexibilita osobnosti je většinou dána schopností nebo neschopností kontrolovat stresor. Vysoká flexibilita osobnosti se projevuje ve velkém množství odpovědí na stres pomocí více druhů „coping“ strategií. Jedinci s flexibilnější osobností pak také odpovídají na stres nižší emocionálností. Zároveň je jejich náchylnost k depresi nižší, a když u nich propukne, bývá lehčích forem (*Lam a McBride-Chang 2007*).

Zatímco faktory prenatálního a období časného života se u deprese i u stereotypie shodují, po narození jedince se jeví stresory chronického stresu u stereotypie a deprese jako rozdílné (Obrázek 7). U stereotypie je její vznik nejčastěji zapříčiněn slabšími dlouhodobými stresory, jako je neodpovídající životní prostředí a jeho předvídatelnost, zatímco u deprese je největší zastoupení jejího vzniku spojeno se sociálními faktory a to zejména s maternální deprivací a dalšími nekontrolovatelnými stresory, které často

nedokážeme identifikovat.

Chronický stres během ontogenese může působit již v prenatálním stadiu a jeho důsledky jsou často již nezvratitelné (*De Kloet et al. 2005; Arborelius et al. 1999; Thompson et al. 2001; Glover a Hill 2012*). Ihned po narození mohou působit další stresory, již zmíněné separace (*Shively et al. 2005; Harlow et al. 1965; Zhang et al. 2012*) nebo i nízká teplota, hluk, pachy predátorů a jinak nevhodné prostředí silně ovlivňují budoucí náchylnost ke stresu a k případným abnormalitám v chování (*Morgan a Tromborg 2006*).



Obrázek 7. Ontogenetická osa shrnující rozdíly mezi faktory působícími na vznik stereotypie a deprese.

Závěr

Chronický stres způsobuje závažné abnormality v chování. Stereotypie jsou způsobovány většinou suboptimálním životním prostředím zvířete a nedostatkem enrichmentu v jeho okolí. Stereotypie je repetitivní aktivitou, kterou se zvíře vyrovnává s dopady dlouhodobého stresu a nemožností naplnit své motivace. Její dopady jsou hlavně psychické, ale i fyzické, například riziko vzniku ortopedických nebo dentálních problémů. Řešení stereotypie spočívá ve vylepšení životního prostředí zvířete, odstranění dlouhodobých stresorů a zlepšením enrichmentu.

Deprese je také způsobena chronickým stresem, a to zejména sociální nebo maternální deprivací

nebo přítomností dlouhodobého nekontrolovatelného stresoru. Zvíře v depresivním stavu je apatické, neprojevuje zájem o žádnou aktivitu, tráví většinu času o samotě a projevuje se velmi plaše nebo naopak agresivně. Dopady deprese jsou závažné, pokud se zvíře s depresí neléčí, mohou u něj nastat sebeubližující tendence, naprosté odmítání potravy a případně i smrt. Deprese se chovatelé pokouší léčit pomocí vylepšení stávající sociální situace zvířete, případně podáváním medikamentů, nicméně účinnost těchto zásahů není vysoká.

Odpovědí na otázku, proč se u některých jedinců chronický stres projevuje jako stereotypie, zatímco u jiných jako deprese, je zřejmě personalita zvířete a jeho způsob vyrovnávání se se stresem. Proaktivní zvíře se se stresem vyrovnává pohybem a jeho způsob redukce stresu je stereotypie. Jeho „coping“ styl je aktivní, snaží se mobilitou redukovat chronický stres a jeho následky. Reaktivní personalita projevuje naopak pasivní styl odpovědi na chronický stres a ten se u ní projevuje jako deprese. Je u ní nápadná nízká mobilita a rezigovaný styl života. Faktory podílející se na formování personalita a „coping“ stylu jsou z největší části genetické a zároveň se v menší míře uplatňují zkušenosti z velmi rané fáze života.

Literatura:

- Abdallah, L., Bonasera, S. J., Hopf, F. W., O'Dell, L., Giorgetti, M., Jongsma, M., Carra, S., Pierucci, M., Di Giovanni, G., Esposito, E., Parsons, L. H., Bonci, A. & Tecott, L. H. Impact of serotonin 2C receptor null mutation on physiology and behavior associated with nigrostriatal dopamine pathway function. *The Journal of Neuroscience* 29 (2009) 8156-8165.
- Antonsen, B. L. & Paul, D. H. Serotonin and octopamine elicit stereotypical agonistic behaviors in the squat lobster *Munida quadrispina* (Anomura, Galatheidae). *Journal of Comparative Physiology A* 181 (1997) 501–510.
- Arborelius, L., Owens, M. J., Plotsky, P. M. & Nemeroff, C. B. The role of corticotropin-releasing factor in depression and anxiety disorders. *Journal of Endocrinology* 160 (1999) 1-12.
- Austenfeld, J. L. & Stanton, A. L. Coping through emotional approach: a new look at emotion, coping, and health-related outcomes. *Journal of Personality* 72 (2004) 1335-1364.
- Bachmann, I., Bernasconi, P., Herrmann, R., Weishaupt, M. A. & Stauffacher, M. Behavioural and physiological responses to an acute stressor in crib-biting and control horses. *Applied Animal Behaviour Science* 82 (2003) 297–311
- Bekris, S., Antoniou, K., Daskas, S. & Papadopoulou-Daifoti, Z. Behavioural and neurochemical effects induced by chronic mild stress applied to two different rat strains. *Behavioural Brain Research* 161 (2005) 45-59.
- Bergeron, R., Bolduc, J., Ramonet, Y., Meunier-Salaün, M. C. & Robert, S. Feeding motivation and stereotypes in pregnant sows fed increasing levels of fibre and/or food. *Applied Animal Behaviour Science* 70 (2000) 27-40.
- Bergeron, R., Badnell-Waters, A. J., Lambton, S. & Mason, G. J. Stereotypic oral behaviour in captive ungulates: foraging, diet and gastrointestinal function. In: Mason, G. J. & Rushen, J. Stereotypic animal behaviour: fundamentals and applications to welfare. 2nd ed. Cambridge, CABI (2006). 19-41. ISBN 1845930428.
- Blasetti, A., Boitani, L., Riviello, M. C. & Visalberghi, E. Activity budgets and use of enclosed space by wild boars (*Sus scrofa*) in captivity. *Zoo biology* 7 (1988) 69-79.
- Boyd, L. & Bandi, N. Reintroduction of takhi, *Equus ferus przewalskii*, to Hustai National Park, Mongolia: time budget and synchrony of activity pre-and post-release. *Applied Animal Behaviour Science* 78 (2002) 87-102.
- Braund, J. P., Edwards, S. A., Riddoch, I. & Buckner, L. J. Modification of foraging behaviour and pasture damage by dietary manipulation in outdoor sows. *Applied Animal Behaviour Science* 56 (1998) 173-186.
- Cabib, S. & Puglisi-Allegra, S. Stress, depression and the mesolimbic dopamine system. *Psychopharmacology* 128 (1996) 331-342.

- Cabib, S. & Puglisi-Allegra, S. The mesoaccumbens dopamine in coping with stress. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 36 (2012) 79-89.
- Camp, R. M., Remus, J. L., Kalburgi, S. N., Porterfield, V. M. & Johnson, J. D. Fear conditioning can contribute to behavioral changes observed in a repeated stress model. *Behavioural Brain Research* 233 (2012) 536-544.
- Cecchi, M., Khoshbouei, H. & Morilak, D. A. Modulatory effects of norepinephrine, acting on alpha1 receptors in the central nucleus of the amygdala, on behavioral and neuroendocrine responses to acute immobilization stress. *Neuropharmacology* 43 (2002) 1139-1147.
- Class, Q. A. Timing of prenatal maternal exposure to severe life events and adverse pregnancy outcomes: a population study of 2.6 million pregnancies. *Psychosomatic Medicine* 73 (2011) 234-241.
- Clubb, R. & Mason, G. J. Captivity effects on wide-ranging carnivores. *Nature* 425 (2003) 473-474.
- Clubb, R. & Mason, G. J. Natural behavioural biology as a risk factor in carnivore welfare: How analysing species differences could help zoos improve enclosures. *Applied Animal Behaviour Science* 102 (2007) 303-328.
- Clubb, R., Rowcliffe, M., Lee, P., Mar, K. U., Moss, C. & Mason, G. J. Compromised survivorship in zoo elephants. *Science* 322 (2008) 1649-1649.
- Clubb, R. & Vickery, S. Locomotory stereotypies in carnivores: does pacing stem from hunting, ranging or frustrated escape? In: Mason, G. J. & Rushen, J. Stereotypic animal behaviour: fundamentals and applications to welfare. 2nd ed. Cambridge, CABI (2006). 58-79. ISBN 1845930428.
- Cooper, J. J., McDonald, L. & Mills, D. S. The effect of increasing visual horizons on stereotypic weaving: implications for the social housing of stabled horses. *Applied Animal Behaviour Science* 69 (2000) 67-83.
- Costa, R., Tamascia, M. L., Nogueira, M. D., Casarini, D. E. & Marcondes, F. K. Handling of adolescent rats improves learning and memory and decreases anxiety. *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science* 51 (2012) 548.
- Dantzer, R. & Mormède, P. Stress in farm animals: a need for reevaluation. *Journal of animal science* 57 (1983) 6-18.
- De Kloet, E. R., Sibug, R. M., Helmerhorst, F. M. & Schmidt, M. Stress, genes and the mechanism of programming the brain for later life. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29 (2005) 271-281.
- Delfour, F. & Beyer, H. Assessing the Effectiveness of Environmental Enrichment in Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*). *Zoo Biology* 31 (2012) 137-150.
- Deussing, J. M. Animal models of depression. *Drug Discovery Today: Disease Models* 3 (2006) 375-383.
- Dietz, J. M., Baker, A. J. & Miglioretti, D. Seasonal variation in reproduction, juvenile growth, and adult body mass in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology* 34 (1994) 115-132.
- Dingemanse, N. J., Bouwman, K. M., van de Pol, M., van Overveld, T., Patrick, S. C., Matthysen, E. & Quinn, J. L. Variation in personality and behavioural plasticity across four populations of the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 81 (2012) 116-126.
- Dranovsky, A. & Hen, R. Hippocampal neurogenesis: regulation by stress and antidepressants. *Biological Psychiatry* 59 (2006) 1136-1143.
- Drevets, W. C. Neuroimaging and neuropathological studies of depression: implications for the cognitive-emotional features of mood disorders. *Current Opinion in Neurobiology* 11 (2001) 240-249.
- Ebensperger, L. A. & Hurtado, M. J. Seasonal changes in the time budget of degus, *Octodon degus*. *Behaviour* 142 (2005) 91-112.
- Fava, M. & Kendler, K. S. Major depressive disorder. *Neuron* 28 (2000) 335-341.
- Flannigan, G. & Dodman, N. H. Risk factors and behaviors associated with separation anxiety in dogs. *Journal of the American Veterinary Medical Association* 219 (2001) 460-466.
- Franco, L. R., García, F. J. C. & Picabia, A. B. Assessment of chronic pain coping strategies. *Actas Españolas de Psiquiatría* 32 (2004) 82-91.
- Frank, E., Salchner, P., Aldag, J. M., Salomé, N., Singewald, N., Landgraf, R. & Wigger, A. Genetic predisposition to anxiety-related behavior determines coping style, neuroendocrine responses, and neuronal activation during social defeat. *Behavioral Neuroscience* 120 (2006) 60-71.
- Fraňková, M., Palme, R. & Frynta, D. Family affairs and experimental male replacement affect fecal glucocorticoid metabolites levels in the egyptian spiny mouse *Acomys cahirinus*. *Zoological Studies* 51 (2012) 277-287.
- Fulk, G. W. Notes on the activity, reproduction, and social behavior of *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* (1976) 495-505.

- Fureix, C., Jegou, P., Henry, S., Lansade, L. & Hausberger, M. Towards an ethological animal model of depression? A study on horses. *PLoS ONE* 7 (2012) 1-9.
- Garner, J. P., Meehan, C. L. & Mench, J. A. Stereotypies in caged parrots, schizophrenia and autism: evidence for a common mechanism. *Behavioural brain research* 145 (2003) 125-134.
- Garner, J. P. Perseveration and stereotypy – system-level insights from clinical psychology. In: Mason, G. J. & Rushen, J. Stereotypic animal behaviour: fundamentals and applications to welfare. 2nd ed. Cambridge, CABI (2006). 121-142. ISBN 1845930428.
- Glover, V. & Hill, J. Sex differences in the programming effects of prenatal stress on psychopathology and stress responses: An evolutionary perspective. *Physiology & Behavior* 106 (2012) 736–740.
- Haley, W. E., Levine, E. G., Brown, S. L. & Bartolucci, A. A. Stress, appraisal, coping, and social support as predictors of adaptational outcome among dementia caregivers. *Psychology and Aging* 2 (1987) 323-330.
- Harlow, H. F., Dodsworth, R. O. & Harlow M. K. Total social isolation in monkeys. *Psychology* 54 (1965) 90-97.
- Hashiguchi, H., Ye, S. H., Morris, M. & Alexander, N. Single and repeated environmental stress: effect on plasma oxytocin, corticosterone, catecholamines, and behavior. *Physiology & Behavior* 61 (1997) 731-736.
- Hijzen, T. H., Van der Gugten, J. & Bouter, L. Active and passive coping under different degrees of stress; effects on urinary and plasma catecholamines and ecg t-wave. *Biological Psychology* 18 (1984) 23-32.
- Chrousos, G. P. & Gold, P. W. The concept of stress and stress system disorders: overview of physical and behavioral homeostasis. *JAMA* 267 (1992) 1244-1252.
- Ijichi, C. L., Collins, L. M. & Elwood, R. W. Evidence for the role of personality in stereotypy predisposition. *Animal Behaviour* 85 (2013) 1145-1151.
- Johnson, K. G., Tyrrell, J., Rowe, J. B. & Pethick, D. W. Behavioural changes in stabled horses given nontherapeutic levels of virginiamycin. *Equine Veterinary Journal* 30 (1998) 139-143.
- Johnson, E. O., Kamilaris, T. C., Chrousos, G. P. & Gold, P. W. Mechanisms of stress: a dynamic overview of hormonal and behavioral homeostasis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 16 (1992) 115-130.
- Kalia, M. Neurobiological basis of depression: an update. *Metabolism Clinical and Experimental* 54 (2005) 24-27.
- Kalueff, A. V., Wheaton, M. & Murphy, D. L. What's wrong with my mouse model? Advances and strategies in animal modeling of anxiety and depression. *Behavioural Brain Research* 179 (2007) 1-18.
- Katon, W. J. Clinical and health services relationships between major depression, depressive symptoms, and general medical illness. *Biological Psychiatry* 54 (2003) 216-226.
- Katz, R. J., Roth, K. A. & Carroll, B. J. Acute and chronic stress effects on open field activity in the rat: implications for a model of depression. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 5 (1981) 247-251.
- Keedwell, P. A., Andrew, C., Williams, S. C., Brammer, M. J. & Phillips, M. L. The neural correlates of anhedonia in major depressive disorder. *Biological Psychiatry* 58 (2005) 843-853.
- Kendler, K. S., Kuhn, J. & Prescott, C. A. The interrelationship of neuroticism, sex, and stressful life events in the prediction of episodes of major depression. *The American Journal of Psychiatry* 161 (2004) 631-636.
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., De Jong, I.C., Ruis, M.A.W. & Blokhuis, H. J. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23 (1999) 925–935.
- Krivisky, K., Einat, H. & Kronfeld-Schor, N. Effects of morning compared with evening bright light administration to ameliorate short-photoperiod induced depression and anxiety-like behaviors in a diurnal rodent model. *Journal of Neural Transmission* 119 (2012) 1241-1248.
- Kudryavtseva, N. N., Bakshtanovskaya, I. V. & Koryakina, L. A. Social model of depression in mice of C57BL/6J strain. *Pharmacology Biochemistry & Behavior* 38 (1991) 315-320.
- Lam, C. B. & McBride-Chang, C. A. Resilience in young adulthood: The moderating influences of gender-related personality traits and coping flexibility. *Sex Roles* 56 (2007) 159-172.
- Langen, M., Kas, M. J., Staal, W. G., van Engeland, H. & Durston, S. The neurobiology of repetitive behavior: Of mice. . . *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 35 (2011) 345-355.
- Latham, N. R. & Mason, G. J. Maternal deprivation and the development of stereotypic behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* 110 (2008) 84-108.
- Lazarus, R. S. Psychological stress and coping in adaptation and illness. *International Journal of Psychiatry in Medicine* 5 (1974) 321–333.
- Lazarus, R. S. Coping theory and research: past, present, and future. *Psychosomatic Medicine* 55 (1993) 234–247.
- Lewis, M. H., Presti, M. F., Lewis, J. B. & Turner, C.A. The neurobiology of stereotypy I: environmental

- complexity. In: Mason, G. J. & Rushen, J. Stereotypic animal behaviour: fundamentals and applications to welfare. 2nd ed. Cambridge, CABI (2006). 190-214. ISBN 1845930428.
- Maier, S. F. & Seligman, M. E. P. Learned helplessness: theory and evidence. *Journal of Experimental Psychology* 105 (1976) 3-46.
- Mason, G. J. Stereotypies: a critical review. *Animal Behaviour* 41 (1991) 1015-1037.
- Mason, G. J. Stereotypic behaviour in captive animals: fundamentals and implications for welfare and beyond. In: Mason, G. J. & Rushen, J. Stereotypic animal behaviour: fundamentals and applications to welfare. 2nd ed. Cambridge, CABI (2006). 325-357. ISBN 1845930428.
- Mason, G. J. Species differences in responses to captivity: stress, welfare and the comparative method. *Trends in Ecology and Evolution* 25 (2010) 713-721.
- McBride, S. D. & Hemmings, A. Altered mesoaccumbens and nigro-striatal dopamine physiology is associated with stereotypy development in a non-rodent species. *Behavioural Brain Research* 159 (2005) 113-118.
- McBride, S. D. & Hemmings, A. A neurologic perspective of equine stereotypy. *Journal of Equine Veterinary Science* 29 (2009) 10-16.
- McEwen, B. S. The neurobiology of stress: from serendipity to clinical relevance. *Brain Research* 886 (2000) 172-189.
- McEwen, B. S. Structural plasticity of the adult brain: how animal models help us understand brain changes in depression and systemic disorders related to depression. *Dialogues in clinical neuroscience* 6 (2004) 119-133.
- McEwen, B. S. Glucocorticoids, depression, and mood disorders: structural remodeling in the brain. *Metabolism Clinical and Experimental* 54 (2005) 20-23.
- McEwen, B. S. & Sapolsky, R. M. Stress and cognitive function. *Current opinion in neurobiology* 5 (1995) 205-216.
- McLaughlin, K. J., Gomez, J. L., Baran, S. E. & Conrad, C. D. The effects of chronic stress on hippocampal morphology and function: an evaluation of chronic restraint paradigms. *Brain Research* 1161 (2007) 56-64.
- Mellen, J. & MacPhee, M. S. Philosophy of environmental enrichment: past, present, and future. *Zoo Biology* 20 (2001) 211-226.
- Menon, S. & Poirier, F. E. Lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) in a disturbed forest fragment: activity patterns and time budget. *International Journal of Primatology*, 17 (1996) 969-985.
- Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., & Wilson, D. E. Handbook of the mammals of the world: Vol. 3, Primates. Barcelona, Lynx Edicions (2013). ISBN 9788496553897.
- Mills, D. & Luescher, A. Veterinary and pharmacological approaches to abnormal repetitive behaviour. In: Mason, G. J. & Rushen, J. Stereotypic animal behaviour: fundamentals and applications to welfare. 2nd ed. Cambridge, CABI (2006). 286-309. ISBN 1845930428.
- Mills, D. S. & Marchant-Forde, J. N. The encyclopedia of applied animal behaviour and welfare. Cambridge, CABI (2010). ISBN 9780851997247.
- Morgan, K. N. & Tromborg, Ch. T. Sources of stress in captivity. *Applied Animal Behaviour Science* 102 (2007) 262-302.
- Montaudouin, S. & Le Pape, G. Comparison of the behaviour of European brown bears (*Ursus arctos arctos*) in six different parks, with particular attention to stereotypies. *Behavioural Processes* 67 (2004) 235-244.
- Nestler, E. J., Barrot, M., DiLeone, R. J., Eisch, A. J., Gold, S. J. & Monteggia, L. M. Neurobiology of Depression. *Neuron* 34 (2002) 13-25.
- Novak, M. A., Meyer, J. S., Lutz, C. & Tiefenbacher, S. Deprived environments: developmental insights from primatology. In: Mason, G. J. & Rushen, J. Stereotypic animal behaviour: fundamentals and applications to welfare. 2nd ed. Cambridge, CABI (2006). 153-170. ISBN 1845930428.
- Ödberg, F. O. In: Mason, G. J. & Rushen, J. Stereotypic animal behaviour: fundamentals and applications to welfare. 2nd ed. Cambridge, CABI (2006). 41. ISBN 1845930428.
- Palme, R., Rettenbacher, S., Touma, C., El - Bahr, S. M. & Möstl, E. Stress hormones in mammals and birds: comparative aspects regarding metabolism, excretion, and noninvasive measurement in fecal samples. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1040 (2005) 162-171.
- Pandya, M., Altinay, M., Malone Jr, D. A. & Anand, A. Where in the brain is depression? *Current Psychiatry Reports* 14 (2012) 634-642.

- Pell, S. M. & McGreevy, P. D. A study of cortisol and beta-endorphin levels in stereotypic and normal Thoroughbreds. *Applied Animal Behaviour Science* 64 (1999) 81-90.
- Pomerantz, O. & Terkel, J. Effects of positive reinforcement training techniques on the psychological welfare of zoo-housed chimpanzees (Pan troglodytes). *American Journal of Primatology* 71 (2009) 687-695.
- Pryce, C. R., Rüedi-Bettschen, D., Dettling, A. C., Weston, A., Russig, H., Ferger, B. & Feldon, J. Long-term effects of early-life environmental manipulations in rodents and primates: potential animal models in depression research. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 29 (2005) 649-674.
- Quest, K. M., Byiers, B. J., Payen, A. & Symons, F. J. Rett syndrome: a preliminary analysis of stereotypy, stress, and negative affect. *Research in Developmental Disabilities* 35 (2014) 1191-1197.
- Redbo, I. & Nordblad, A. Stereotypies in heifers are affected by feeding regime. *Applied Animal Behaviour Science* 53 (1997) 193-202.
- Rowe, N., Mittermeier, R. A. & Cavallini, P. The pictorial guide to the living primates. East Hampton, N.Y., Pogonias Press (1996). ISBN 0964882515.
- Rushen, J. & Mason, G. J. A decade-or-more's progress in understanding stereotypic behaviour. In: stereotypic animal behaviour: fundamentals and applications to welfare. 2nd ed. Cambridge, CABI (2006). 1-15. ISBN 1845930428.
- Shively, C. A., Register, T. C., Friedman, D. P., Morgan, T. M., Thompson, J. & Lanier, T. Social stress-associated depression in adult female cynomolgus monkeys (Macaca fascicularis). *Biological Psychology* 69 (2005) 67-84.
- Shively, C. A. & Willard, S. L. Behavioral and neurobiological characteristics of social stress versus depression in nonhuman primates. *Experimental Neurology* 233 (2012) 87-94.
- Schönecker, B. & Heller, K. E. Indication of a genetic basis of stereotypies in laboratory-bred bank voles (Clethrionomys glareolus). *Applied animal behaviour science* 68 (2000) 339-347.
- Simpson, B. S. Canine separation anxiety. *Compendium on continuing education for the practising veterinarian-north american edition* 22 (2000) 328-339.
- Snell-Rood, E. C. An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Animal Behaviour* 85 (2013) 1004-1011.
- Spooler, H. A., Burbidge, J. A., Edwards, S. A., Howard Simmins, P. & Lawrence, A. B. Provision of straw as a foraging substrate reduces the development of excessive chain and bar manipulation in food restricted sows. *Applied Animal Behaviour Science* 43 (1995) 249-262.
- Stamps, J. & Groothuis, T. G. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews* 85 (2010) 301-325.
- Souris, A. C., Kaczensky, P., Julliard, R. & Walzer, C. Time budget, behavioral synchrony and body score development of a newly released Przewalski's horse group (Equus ferus przewalskii), in the Great Gobi B strictly protected area in SW Mongolia. *Applied animal behaviour science* 107 (2007) 307-321.
- Swaab, D. F., Bao, A. M. & Lucassen, P. J. The stress system in the human brain in depression and neurodegeneration. *Ageing Research Reviews* 4 (2005) 141-194.
- Swaigood, R. & Sheperdson, D. Environmental enrichment as a strategy for mitigating stereotypies in zoo animals: a literature review and meta-analysis. In: Mason, G. J. & Rushen, J. Stereotypic animal behaviour: fundamentals and applications to welfare. 2nd ed. Cambridge, CABI (2006). 256-268. ISBN 1845930428.
- Šusta, F. Behaviorální trénink jako forma enrichmentu omezující patologické vzorce chování. *Zprávy ČSEtS* 24 (2009) 25-29.
- Tafet, G. E., Idoyaga-Vargas, V. P., Abulafia, D. P., Calandria, J. M., Roffman, S. S., Chiovetta, A. & Shinitzky, M. Correlation between cortisol level and serotonin uptake in patients with chronic stress and depression. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience* 1 (2001) 388-393.
- Teixeira, C. P., De Azevedo, C. S., Mendl, M., Cipreste, C. F. & Young, R. J. Revisiting translocation and reintroduction programmes: the importance of considering stress. *Animal Behaviour* 73 (2007) 1-13.
- Teng, L., Song, Y., Liu, Z., Wang, X. & Wang, Y. Time budget of behavior of Amur tiger (Panthera tigris altaica) in captivity. *Acta theriologica sinica* 23 (2002) 1-5.
- Thompson, C., Syddall, H., Rodin, I. A. N., Osmond, C. & Barker, D. J. Birth weight and the risk of depressive disorder in late life. *British Journal of Psychiatry* 179 (2001) 450-455.
- Tsigos, C. & Chrousos, G. P. Hypothalamic-pituitary-adrenal axis, neuroendocrine factors and stress. *Journal of Psychosomatic Research* 53 (2002) 865-871.
- Veselovský, Z. Etologie: biologie chování zvířat. 1st ed. Praha, Academia (2008). ISBN 9788020016218.
- Vollmayr, B. & Henn, F. A. Learned helplessness in the rat: improvements in validity and reliability. *Brain Research Protocols* 8 (2001) 1-7.
- Waiblinger, E. & König, B. Refinement of gerbil housing and husbandry in the laboratory. *Animal welfare* 13

(2004) 229-235.

Walker, S. L., Smith, R. F., Routly, J. E., Jones, D. N., Morris, M. J. & Dobson, H. Lameness, activity time-budgets, and estrus expression in dairy cattle. *Journal of dairy science* 91 (2008) 4552-4559.

Wiedenmayer, Ch. Causation of the ontogenetic development of stereotypic digging in gerbils. *Animal Behaviour* 53 (1997) 461-470.

Wilson, D. E., Mittermeier, R. A. & Cavallini, P. Handbook of the mammals of the world: Vol. 1, Carnivores. Barcelona, Lynx Edicions (2009). ISBN 9788496553491.

Wilson, D. E., Mittermeier, R. A. & Altrichter, M. Handbook of the mammals of the world: Vol. 2, Hoofed mammals. Barcelona, Lynx Edicions (2011). ISBN 9788496553774.

Wolff, J. O. & Sherman, P. W. Rodent societies an ecological. Chicago, University of Chicago Press (2007). ISBN 9780226905389.

Würbel, H. The motivational basis of caged rodents' stereotypies. In: Mason, G. J. & Rushen, J. Stereotypic animal behaviour: fundamentals and applications to welfare. 2nd ed. Cambridge, CABI (2006). 86-91. ISBN 1845930428.

Wechsler, B. Coping and coping strategies: a behavioural view. *Applied Animal Behaviour Science* 43 (1995) 123-134.

Young, R. J. Environmental enrichment for captive animals. Malden, Blackwell Science (2003). ISBN 0632064072.

Zhang, Z., Zhang, H., Du, B. & Chen, Z. Neonatal handling and environmental enrichment increase the expression of GAP-43 in the hippocampus and promote cognitive abilities in prenatally stressed rat offspring. *Neuroscience Letters* 522 (2012) 1-5.

Zidon, R., Saltz, D., Shore, L. S. & Motro, U. Behavioral changes, stress, and survival following reintroduction of persian fallow deer from two breeding facilities. *Conservation Biology* 23 (2009) 1026-1035.