

Evaluación científica y retrospectiva

Dirk Aue (1988): Confrontaciones entre musarañas arborícolas machos (*Tupaia belangeri*): consecuencias de los contactos sociales sobre el comportamiento y la fisiología, e influencia de factores individuales y externos en las decisiones de dominancia

Tesis doctoral (en alemán), Georg-August-Universität Göttingen (examen oral el 28 de octubre de 1988). Libro electrónico: Cuvillier Verlag, Göttingen 2026 (CC BY 4.0), 199 páginas.

Evaluación elaborada el 14 de octubre de 2026 por Claude (Anthropic) a partir del libro electrónico proporcionado. Traducción al español de la evaluación original en alemán.

Resumen

En 1988, Dirk Aue presentó una tesis doctoral sobre confrontaciones diádicas entre machos de tupaya del norte (*Tupaia belangeri*), un mamífero territorial emparentado con los primates y establecido como modelo de estrés psicosocial. Quince machos adultos fueron confrontados en 31 encuentros de tres tipos (confrontaciones neutras, «en casa» y «de frontera»), mientras que el comportamiento, el peso corporal, el consumo de alimento y agua, la química de la orina matinal, el EEG telemétrico y la pérdida nocturna de agua respiratoria se registraban frente a una línea de base individual. Se estableció una relación de dominancia estable en 30 de los 31 encuentros. Los subordinados perdieron peso, redujeron el consumo de alimento y agua, dejaron de marcar, mostraron menos sueño ligero y más vigilia tranquila por la noche y perdieron más agua por la respiración, mientras que los dominantes también presentaron costes mensurables, entre ellos una mayor excreción urinaria de glucosa, urea y N-acetil-beta-D-glucosaminidasa (NAG). La mayoría de los cambios se revirtieron tras la separación. Se informó de que el comportamiento basal y parámetros urinarios predecían el desenlace según la situación, y la residencia en la propia jaula predijo la dominancia en las diez confrontaciones «en casa».

Esta evaluación sitúa el trabajo en el estado del conocimiento de 1988 y lo compara con los estándares de 2026. Considera la tesis un estudio descriptivo pionero, original y de varios niveles, con un valor heurístico duradero, en particular en lo relativo a los costes de la dominancia, la alteración del sueño ligada al estrés y los marcadores urinarios de carga renal y metabólica. Según los estándares actuales, los tamaños de muestra pequeños, la reutilización de los animales, las pruebas múltiples sin corrección y la falta de validación de las reglas de predicción limitan el peso probatorio de los hallazgos individuales, que conviene tratar como hipótesis comprobables. Se ofrecen recomendaciones para una réplica preregistrada, con potencia adecuada, telemetría, perfiles hormonales y paneles de biomarcadores renales.

Palabras clave: estrés social; dominancia; musaraña arborícola; *Tupaia belangeri*; modelo animal; predicción del desenlace social; sueño; EEG; biomarcadores urinarios; NAG; función renal; homeostasis; resiliencia; réplica; evaluación retrospectiva

Base y límites de esta evaluación. Se examinaron en detalle la introducción, los animales y métodos, la estadística, las discusiones sobre los parámetros urinarios, el sueño y la pérdida de agua respiratoria, las conclusiones y el resumen. Los capítulos sobre peso corporal, comportamiento e ingesta de alimento se abarcaron sobre todo a través de las partes de resultados y del resumen; las figuras, las tablas del anexo y la lista bibliográfica no se revisaron individualmente. La comparación con el estado de la investigación en 2026 se basa en mis conocimientos de entrenamiento (hasta aproximadamente mediados de 2026), sin una nueva búsqueda bibliográfica. Las referencias citadas se han reunido de memoria. Se trata de una opinión experta, no de una evaluación formal por pares.

1. Valoración global resumida

La tesis es un estudio básico cuidadoso y de amplio diseño, que considera conjuntamente el comportamiento, la fisiología urinaria, la nutrición, el sueño y el balance hídrico de las musarañas arborícolas en confrontaciones diádicas estandarizadas. Este enfoque de varios niveles era inusual en 1988. Se apoya sobre todo en métodos no invasivos, es decir, en métodos que hoy vuelven a ser especialmente valorados desde el punto de vista del bienestar animal y de la calidad de los datos.

Fortalezas duraderas: (1) el primer análisis conductual cuantitativo de animales dominantes y subordinados en el modelo de confrontación; (2) la constatación de que los animales dominantes también soportan costes fisiológicos mensurables (en consonancia con la literatura posterior, según la cual la dominancia no implica automáticamente menos estrés); (3) el enfoque prospectivo de recoger datos basales antes de la confrontación y compararlos después con el desenlace; (4) la demostración de pérdida de sueño e hiperactivación nocturna en los subordinados, aparentemente una de las primeras demostraciones de este tipo en un mamífero; (5) la orina como ventana no invasiva al medio interno, incluida la observación de una excreción alterada de NAG, glucosa y urea en los dominantes.

Principales limitaciones desde la perspectiva actual: muestras muy pequeñas (15 animales, 31 confrontaciones; EEG n = 4; agua respiratoria n = 6), reutilización de los mismos animales, muchos parámetros examinados sin corrección aparente por pruebas múltiples y ausencia de validación independiente de las reglas de predicción. La afirmación «la dominancia puede predecirse» debe leerse por tanto como un *hallazgo generador de hipótesis*, no como una predicción establecida. En varios pasajes la propia tesis es más cauta que el resumen del libro electrónico.

Dimensión	Valoración	Breve justificación
Originalidad y novedad en 1988	alta	Combinación de comportamiento cuantificado, parámetros urinarios, EEG del sueño y agua respiratoria en un modelo de estrés social
Metodología según los estándares de 1988	sólida a buena	Fase basal prospectiva, tres tipos de confrontación, sobre todo no invasiva, descripción detallada de los métodos
Robustez estadística según los estándares actuales	limitada	n pequeño, pseudorreplicación, pruebas múltiples, sin validación cruzada
Predicción de la dominancia	plausible, no confirmada	Algunas tasas de acierto altas, pero estadísticamente frágiles con 6 o 10 parejas; el efecto de la propiedad de la jaula es inequívoco
Hallazgos fisiológicos (orina, sueño, agua respiratoria)	valiosos, descriptivos	Coherentes con la investigación posterior sobre estrés, sueño y riñón; mecanismos solo inferidos
Valor heurístico hoy	alto	Aporta hipótesis claramente comprobables para réplicas modernas

2. Objeto, diseño y resultados principales

2.1 Pregunta de investigación y montaje experimental

El punto de partida fue el modelo establecido por D. von Holst (Bayreuth): dos musarañas arborícolas machos, que como animales territoriales no toleran congéneres del mismo sexo en la naturaleza, se reúnen en el laboratorio. El animal subordinado no puede escapar, de modo que surge una carga psicosocial sostenida. Von Holst había descrito tipos de reacción dominante, subdominante y sumiso, pero faltaba un análisis conductual cuantitativo y la pregunta de si el desenlace puede predecirse de antemano.

Tipo de confrontación	Número	Duración	Analogía natural
Confrontación neutra (jaula desconocida, sin marcar)	6	17 días	Competencia por un territorio desocupado
Confrontación «en casa» (el animal se coloca en la jaula de la pareja)	10	17 días (3x), 5-6 días (7x)	Intruso en territorio ajeno; 4 confrontaciones en un «ensayo en anillo» con los papeles intercambiados
Confrontación «de frontera» (tabique entre jaulas vecinas retirado a diario)	15	10 días	Disputa de frontera entre poseedores de territorio

Se emplearon quince machos adultos de la cría del Centro Alemán de Primates, alojados individualmente con pantallas visuales, 12 h de luz (8:00-20:00), 27 ± 1 °C. Se registraron: peso corporal diario; comportamiento mediante análisis de vídeo (locomoción, marcaje, acicalamiento, actividad motora total, interacciones agonísticas, mirada hacia la pareja, distancias); consumo de alimento y agua; orina matinal (urea, ácido úrico, glucosa, proteínas, colesterol, N-acetil-beta-D-glucosaminidasa (NAG), Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , pH, osmolalidad; sustancias orgánicas referidas a la creatinina); EEG telemétrico (4 animales); pérdida nocturna de agua respiratoria mediante la humedad del aire en la caja de sueño (6 animales). La fase basal (alojamiento individual) sirvió de control individual; tras la separación se recogieron datos de recuperación.

2.2 Resultados principales

Parámetro	Animales dominantes	Animales subdominantes
Estabilidad de la relación de rango	Se estableció rápidamente una relación de dominancia estable en 30 de las 31 confrontaciones	
Peso corporal	aprox. 98 % del valor inicial (neutra/en casa); posibles pérdidas leves	aprox. 90 % (neutra/en casa); aprox. 6 % de pérdida en la confrontación de frontera; no se produjeron pérdidas de peso del 30 % en los sumisos
Comportamiento	Más marcaje esternal/abdominal; acicalamiento inicialmente reducido (2 días)	Marcaje cesado, en parte también acicalamiento; locomoción y actividad total reducidas; descansan expuestos y observan casi constantemente al dominante
Alimento y agua (confrontación de frontera)	Ligero descenso de la ingesta de alimento; después mayor alimentación	Alimento aprox. -26 %, agua aprox. -10 %; valores casi iniciales tras la separación
Orina	Ca^{2+} , urea, NAG (aprox. +60 %), glucosa aumentados; orina más ácida, ácido úrico más bajo; NAG y urea aún elevadas tras la separación, Na^+ más bajo	Colesterol y proteínas disminuidos; colesterol aún bajo tras la separación
Sueño (EEG)	Sin cambio significativo	Sueño ligero reducido, más vigilia tranquila, sobre todo en el 2.º y el último tercio de la noche
Pérdida nocturna de agua respiratoria	Apenas modificada	Fuertemente aumentada
Reversibilidad	Retorno en gran medida a los valores basales («efecto on-off»), salvo algunos parámetros urinarios	Peso, comportamiento e ingesta de alimento/agua volvieron a los valores basales

2.3 Las afirmaciones de predicción en detalle

El elemento metodológicamente más interesante es el intento de predecir el desenlace a partir de datos basales. Los hallazgos dependen de la situación y son en parte incluso opuestos:

Situación	Hallazgo de la tesis	Comentario
Neutra (6 parejas)	Los futuros dominantes tenían en la fase basal más acicalamiento, menos marcaje urinario, menor actividad total y menor ingesta de alimento; en 5 de 6 casos el animal más pesado fue dominante; en la orina, mayor glucosa y menor concentración de proteínas, clasificando correctamente todas las parejas	La dominancia se correlacionaba aquí con un perfil más bien tranquilo, «sereno»
En casa (10 parejas)	El dueño de la jaula dominó siempre, con independencia del peso, el comportamiento y los parámetros urinarios	Efecto muy claro del lugar («prior residence»)
De frontera (10 parejas evaluables)	En 7 de 10 casos dominaron animales con más carrera y marcaje esternal en la fase basal; peso sin valor predictivo; colesterol y presión osmótica en la orina: tasa de acierto del 70 %	Perfil casi inverso al de la situación neutra

Esta dirección opuesta es interesante en cuanto al contenido (la dominancia depende de factores individuales y situacionales, como subraya la propia tesis), pero también aumenta las exigencias para cualquier réplica.

3. Contextualización en el estado del conocimiento de 1988

3.1 El entorno científico

El trabajo surgió en un campo que combinaba tres líneas de desarrollo:

- **Concepto de estrés y afrontamiento.** El síndrome general de adaptación de Selye, la teoría transaccional del estrés de Lazarus y el énfasis en la capacidad individual de afrontamiento (Haan, Lazarus y Launier) marcaron la pregunta. La tesis se sitúa explícitamente en el «enfoque interaccionista»: no solo el estresor, sino también las propiedades del individuo determinan las consecuencias.
- **Estrés social en animales.** La tradición de fisiología de poblaciones (Christian, Barnett, Bronson y Eleftheriou) se había desarrollado sobre todo en roedores. Henry y Stephens habían mostrado en ratones que incluso animales dominantes pueden desarrollar hipertensión bajo estimulación social sostenida; en primates existían hallazgos de los grupos de Kaplan y Manuck sobre aterosclerosis en macacos socialmente dominantes. Von Holst había establecido las musarañas arborícolas como modelo de estrés psicosocial, con la división en tres (dominante, subdominante, sumiso) y los correspondientes patrones de activación de los ejes simpático-adrenomedular e hipofisario-adrenocortical.
- **Dominancia y resultado de los combates.** El concepto de potencial de retención de recursos de Parker (RHP, incluido en la lista de abreviaturas de la tesis), los conflictos asimétricos y la ventaja del poseedor del territorio formaban el marco etológico. En humanos, la vulnerabilidad al estrés se discutía entonces en gran medida a través del patrón de conducta tipo A (Friedman y Rosenman), que la tesis utiliza como analogía.

3.2 ¿Qué era nuevo?

- **Cuantificación.** Von Holst había descrito tipos de reacción mediante el peso y perfiles hormonales; no existía un análisis conductual sistemático y cuantitativo. La tesis lo aporta (marcaje, acicalamiento, locomoción, interacciones, distancias, mirada hacia la pareja).
- **Los dominantes no están «libres de carga».** Von Holst (1987) había supuesto que los animales dominantes no soportan consecuencias negativas. Aue encontró en ellos pérdidas de peso, ingesta de

alimento reducida, mayor excreción de NAG/glucosa/urea y (con Fuchs) presión arterial elevada en confrontaciones de frontera. Fue una corrección relevante del modelo y hoy es un motivo establecido de la investigación sobre dominancia.

- **Predicción.** Von Holst (1986) había sostenido que antes de los experimentos ni el comportamiento ni la fisiología apuntaban a la dominancia posterior. Aue encontró indicadores específicos de la situación, aunque sobre una base de datos estrecha.
- **Sueño bajo estrés social.** La tesis señala que aparentemente ningún modelo animal había estudiado antes cómo la carga social influye en el sueño. Según mi conocimiento, la investigación sistemática sobre el sueño tras la derrota social (p. ej. en ratas) comenzó solo en los años noventa; la prioridad es por tanto plausible, pero no la he contrastado con la literatura de la época.
- **La orina como ventana a la homeostasis.** Según la tesis, la combinación de sustancias orgánicas referidas a la creatinina, electrolitos, osmolalidad y NAG en el contexto de la carga social no existía en la literatura.
- **Pérdida nocturna de agua y metabolismo.** La medición de la pérdida de agua respiratoria mediante la humedad del aire era un indicador pragmático y poco perturbador que complementaba de forma útil hallazgos de Stöhr (frecuencia cardíaca) y de Fuchs/Kleinknecht (consumo de oxígeno).

3.3 La metodología en el contexto de la época

Para 1988 eran avanzados los siguientes elementos: documentación en vídeo con evaluación posterior; radiotelemetría del EEG sin inmovilizar a los animales; habituación de los animales a la manipulación; horas de medición idénticas cada día; priorización explícita de procedimientos no invasivos; una fase basal por animal como control propio; comprobación de la homogeneidad de varianzas (Bartlett) y elección de procedimientos paramétricos o no paramétricos. Las discusiones son ricas en literatura y, por regla general, separan limpiamente la observación de la interpretación (para la NAG, por ejemplo: «no puede aclararse aquí», con referencia a la histología necesaria).

3.4 Significado científico en el momento de su realización

Atribuiría al trabajo en 1988 una **alta importancia como estudio básico y complementario** dentro de la investigación sobre el estrés en musarañas arborícolas, una **importancia media a alta** para la investigación general sobre estrés social y un papel especial de **punto** entre biología del comportamiento, fisiología y (a través de la orina y el sueño) nefrología e investigación del sueño. Su valor principal residía menos en pruebas de significación aisladas que en demostrar que un modelo de estrés social puede fenotiparse ampliamente por medios no invasivos y que los tipos de reacción pueden caracterizarse conductual y fisiológicamente.

4. Valoración metodológica según los estándares actuales

La crítica siguiente mide el trabajo con estándares que no regían en 1988. No resta mérito al logro de la época, pero es importante para la utilidad actual de los datos. En la medida en que se desprende de las partes leídas:

Aspecto	Situación en la tesis	Estándar actual y valoración
Muestra	15 animales; 6 confrontaciones neutras, 10 en casa, 15 de frontera; orina en 8, ingesta de alimento en 4, EEG en 3 experimentos (4 animales), agua respiratoria 6 animales	Planificación a priori del tamaño muestral (análisis de potencia), preregistro e indicación de tamaños de efecto con intervalos de confianza (ARRIVE 2.0). Los datos son generadores de hipótesis, no confirmatorios.

Aspecto	Situación en la tesis	Estándar actual y valoración
Independencia de los datos	Los mismos animales en varias confrontaciones; dominante y subordinado de una pareja dependen el uno del otro	Modelos lineales mixtos con animal y pareja como factores aleatorios. Sin ellos aumenta el riesgo de pseudorreplicación y de significación sobreestimada.
Pruebas múltiples	Unos 15 parámetros urinarios, numerosas variables conductuales, varias ventanas temporales; sin corrección aparente	Corrección (Holm, Benjamini-Hochberg) o jerarquía confirmatoria de hipótesis. Las significaciones individuales deben ponderarse con cautela.
Elección de pruebas	Análisis de varianza, pruebas t; ante no normalidad, prueba H de Kruskal-Wallis (concebida para grupos independientes)	Para medidas repetidas serían más adecuadas las pruebas de Friedman o Wilcoxon o los modelos mixtos; un procedimiento habitual en los años ochenta.
Reglas de predicción	Se usaron parámetros a posteriori como predictores, a partir de comparaciones de grupos (p. ej. glucosa y proteínas: las 6 parejas; colesterol y osmolalidad: 70 %)	La predicción exige separar datos de entrenamiento y de prueba (validación cruzada o conjunto de datos externo), indicar ROC/AUC y fijar los parámetros de antemano. Véase la tabla siguiente.
Controles	Fase basal individual; sin un grupo de control separado sin confrontación durante el mismo tiempo y con traslado a una jaula nueva	Se necesitan controles paralelos para separar los efectos de novedad, traslado, tiempo y estación de los efectos de la pareja; especialmente relevante para los hallazgos en los dominantes.
Enmascaramiento y aleatorización	No se desprende de las partes leídas	Hoy deben documentarse. Punto positivo: los datos basales se recogieron antes de conocerse el desenlace, lo que actúa como enmascaramiento natural para la pregunta de predicción.
Sexo y población	Solo machos, colonia de cría, alojamiento individual	Sexo como variable biológica; las hembras y la relevancia en condiciones naturales quedan abiertas (la tesis ve los estudios de campo como perspectiva).
Mecanismos hormonales	Implicación simpática y del eje HPA inferida de la literatura (v. Holst, Fuchs) y de comunicación personal, no medida en los mismos animales	Hoy se determinarían corticosterona/cortisol, catecolaminas o metanefrinas y, si es posible, telemetría (presión arterial, ECG, temperatura) en el mismo animal.
Medición del sueño	Una señal EEG cortical más EOG/EMG, clasificación visual en sueño ligero, sueño profundo, vigilia con/sin actividad; solo 4 animales	Son estándar la clasificación NREM/REM, el análisis espectral (incluida la potencia delta), los clasificadores automáticos y registros más largos; el propio autor señala la necesidad de verificar el valor pronóstico.
Agua respiratoria como indicador metabólico	Aumento de la humedad del aire en la caja de sueño, un sensor para todas las parejas, por lo que dominante y subordinado se midieron en confrontaciones separadas	Calorimetría indirecta, telemetría de la temperatura central, termografía. El aumento de humedad depende también del volumen de la caja, la ventilación, la postura corporal y la temperatura.
Analítica urinaria	Orina espontánea matinal, referencia a la creatinina (método de Jaffé), pH con tira reactiva	La referencia a la creatinina era y es estándar, pero no es neutra cuando cambian el peso y la ingesta (la tesis lo discute). La reacción de Jaffé es conocida por ser más susceptible a interferencias que los métodos enzimáticos, entre otras de glucosa y proteínas. Hoy: recogida de 24 h o cronometrada, metabólica, cociente albúmina/creatinina.

Aspecto	Situación en la tesis	Estándar actual y valoración
Bienestar animal	Confrontación de hasta 17 días con una pérdida de peso de hasta aproximadamente el 12 % en los subordinados, mediciones sobre todo no invasivas	Hoy, clasificación prospectiva de la gravedad, criterios de punto final definidos y aprobación ética. La tesis subraya los métodos no invasivos y una intensidad de carga limitada; ello corresponde al espíritu de las 3R, que entonces apenas surgían.

4.1 ¿Cuán robustas son las tasas de acierto?

A modo de orientación: la probabilidad de clasificar correctamente al menos tantas parejas con una asignación puramente aleatoria (50 %) es, para *un único parámetro fijado de antemano* (unilateral):

Hallazgo de la tesis	Aciertos / parejas	Probabilidad por azar (unilateral)
Glucosa y proteínas en orina (neutra)	6 / 6	aprox. 1,6 %
Mayor peso (neutra)	5 / 6	aprox. 11 %
Más carrera y marcaje esternal (frontera)	7 / 10	aprox. 17 %
Colesterol y osmolalidad (frontera)	7 / 10	aprox. 17 %
Propiedad de la jaula (en casa)	10 / 10	aprox. 0,1 %

El hallazgo «en casa» es por tanto robusto. Sin fijación previa y sin corrección por el gran número de variables examinadas, las demás tasas no bastaban para excluir aciertos por azar: con unos 20 parámetros examinados de forma independiente, habría aproximadamente una probabilidad de una entre cuatro de que al menos uno clasifique correctamente las 6 parejas. Las comparaciones de grupos de la tesis han de considerarse por separado; algunas fueron significativas. Para una afirmación de predicción genuina falta la validación en animales nuevos. Este es el punto limitante más importante de la tesis central.

5. Retrospectiva: estado de la investigación en 2026

5.1 Estrés social, dominancia y afrontamiento

La investigación sobre la dominancia ha confirmado en gran parte y matizado la imagen de la tesis:

- **Dominancia no equivale a poco estrés.** Las revisiones sobre dominancia y hormonas del estrés (Creel 2001) y sobre el rango en primates (Sapolsky 2005) muestran que la relación entre rango y carga de estrés depende de la especie, de la estabilidad de la jerarquía y de los costes de defender el rango. El hallazgo de Aue de que también los dominantes soportan costes mensurables se inscribe en esta línea.
- **Estilos de afrontamiento y resiliencia.** La relación entre individualidad y reactividad que aborda la tesis se desarrolló sistemáticamente en la investigación animal mediante los conceptos de estilos de afrontamiento proactivo y reactivo (Koolhaas y colaboradores, 1999) y mediante la distinción entre animales susceptibles y resilientes tras el estrés crónico de derrota social (Krishnan et al. 2007; Golden et al. 2011). La cuestión de si las características basales predicen la respuesta posterior al estrés es hoy un tema central de la investigación sobre resiliencia.
- **Conflictos por territorio y rango.** Los efectos de residencia previa y de ganador-perdedor (revisión p. ej. Hsu, Earley y Wolf 2006) están bien documentados; el resultado 10 de 10 para la propiedad de la jaula encaja con este patrón. La ventaja del propietario se interpreta hoy como una interacción de motivación, familiaridad y ventaja informativa.
- **Tipo A.** La analogía con el patrón de conducta tipo A de la época solo se ha mantenido en parte. Metaanálisis posteriores (p. ej. Chida y Steptoe 2009) ven sobre todo la hostilidad y la ira como

componentes relevantes para el sistema cardiovascular, menos el patrón global. La analogía debe leerse como un documento de su tiempo, no como un pilar de carga de la tesis.

Las musarañas arborícolas como modelo. Tras 1988, la investigación con tupayas continuó sobre todo a través del grupo de E. Fuchs. El estrés psicosocial crónico provocó en tupayas cambios en el hipocampo (volumen, proliferación celular, metabolitos) que pudieron influirse farmacológicamente (p. ej. Czéh et al. 2001; revisión Fuchs y Flügge 2002). El genoma de la tupaya se publicó en 2013 (Fan et al.) y confirmó el parentesco más cercano con los primates que con los roedores. La tesis de Aue aporta la descripción conductual y fisiológica basal sobre la que pudieron construirse tales estudios, pero naturalmente no cubre los niveles del sistema nervioso central.

5.2 Predicción de la dominancia y de la vulnerabilidad al estrés

Los estudios actuales emplean datos conductuales de análisis de vídeo automatizado (por ejemplo, seguimiento de pose con DeepLabCut, Mathis et al. 2018), telemetría y aprendizaje automático para predecir el desenlace o la vulnerabilidad, y comprueban la predicción en animales separados. La dependencia de la situación encontrada en la tesis (un perfil tranquilo gana en la situación neutra, uno activo en el conflicto de frontera) se modelaría en tal marco como una *interacción entre fenotipo y contexto*. Desde la perspectiva de 2026, la tesis es así una demostración temprana de que las predicciones simples de un solo factor son insuficientes. Una réplica con características fijadas de antemano sería informativa.

5.3 Sueño

La observación de que los subordinados tienen menos sueño ligero y más vigilia tranquila, sobre todo en la parte posterior de la noche, encaja con el modelo actual de hiperactivación de los trastornos del sueño. Junto con la duplicación de la frecuencia cardíaca nocturna conocida entonces (Stöhr) y el mayor consumo de oxígeno (Fuchs y Kleinknecht), describe un patrón que hoy se calificaría de pérdida del descenso nocturno normal de la actividad autonómica. La derrota social modifica en ratas y ratones los ritmos diarios, la arquitectura del sueño y la presión de sueño (Meerlo y colaboradores desde mediados de los años noventa; revisión Meerlo, Sgoifo y Suchecki 2008). El mal sueño repercute a su vez en la reactividad al estrés, de modo que la relación es bidireccional.

Lo que la tesis hoy no puede ofrecer: análisis espectrales, separación del sueño REM y no REM, consideración de la presión de sueño y del sueño de recuperación tras la confrontación, así como evoluciones a largo plazo. Con $n = 4$, los hallazgos sobre el sueño deben entenderse como indicios bien fundados, como dice la propia tesis.

5.4 Homeostasis del medio interno y función renal

En retrospectiva, la parte urinaria de la tesis es la que más anticipa el futuro en cuanto al contenido. Las siguientes interpretaciones resultan evidentes desde la perspectiva actual; se trata de **ofertas de interpretación, no de mecanismos probados**:

- **Actividad simpática, glucosa y riñón.** La mayor excreción de glucosa en los dominantes es compatible con una hiperglucemia impulsada por catecolaminas (la propia tesis remite a los hallazgos de Fuchs sobre catecolaminas). Hoy el transporte renal de glucosa (SGLT2) es una diana fisiológica y farmacológica central; la glucosuria, además, sobrecarga los túbulo proximales. El acoplamiento de la reabsorción de glucosa al sodio discutido en la tesis es hoy materia de manual.
- **NAG como marcador tubular.** El aumento de NAG de aproximadamente el 60 % en los dominantes se discutió en 1988 como posible signo de cambios renales, con la recomendación de histología. La NAG sigue considerándose un marcador tubular lisosomal, pero hoy suele combinarse con KIM-1, NGAL, cistatina C y albuminuria (revisión p. ej. Bonventre et al. 2010). Un aumento de NAG puede reflejar activación o lesión tubular, pero también mayor diuresis o glucosuria. Junto con el aumento de

la presión arterial descrito por Fuchs y Aue, una carga hemodinámica sobre el riñón sería una hipótesis comprobable; este vínculo no se desarrolla en la tesis y aquí sigue siendo especulación.

- **Balance hídrico y electrolítico.** La ingesta reducida y la mayor pérdida de agua respiratoria en los subordinados apuntan a un déficit del balance hídrico. Los estudios actuales añadirían osmolalidad, vasopresina (o su sustituto, la coceptina), hematocrito y composición corporal.
- **Referencia a la creatinina.** Con pérdida de peso e ingesta reducida cambia la excreción de creatinina; la tesis discute esta limitación con detalle. Los enfoques modernos recurren a la recogida cronometrada con medición del volumen (jaulas metabólicas, telemetría) y a la determinación enzimática o por espectrometría de masas de la creatinina.
- **Perspectiva circadiana.** Hoy está bien documentado que el riñón está sometido a una fuerte ritmicidad diaria y que el ritmo sueño-vigilia influye en la presión arterial y en la excreción; la ausencia del descenso nocturno de la presión arterial se considera en medicina humana un marcador de riesgo de daño en órganos diana. Desde este punto de vista, el «hallazgo nocturno de hiperactivación» de los subordinados encaja bien con un desacoplamiento autonómico del patrón día-noche.
- **Epidemiología humana.** Estudios observacionales vinculan el estrés psicosocial crónico y el sueño alterado con la hipertensión y con evoluciones renales menos favorables; la causalidad no está establecida en detalle. Los modelos animales como el aquí descrito vuelven a ser interesantes como punto de partida para preguntas mecanicistas.

5.5 Comparación de métodos (entonces y hoy)

Ámbito	1988 (Aue)	2026 (estándar típico)
Comportamiento	Evaluación manual de grabaciones de vídeo, etograma	Seguimiento automático de pose, clasificación de la conducta asistida por IA, registro continuo las 24 horas
Fisiología autonómica	Peso, humedad del aliento; frecuencia cardíaca/oxígeno de estudios paralelos	Telemetría implantable (ECG, presión arterial, temperatura, actividad) en el mismo animal
Sueño	EEG de un canal, clasificación visual, 4 animales	Telemetría EEG/EMG, clasificación NREM/REM, análisis espectral, clasificadores automatizados, registro de larga duración
Riñón y orina	Orina puntual, 12 analitos, NAG, electrolitos, osmolalidad	Recogida de orina cronometrada, KIM-1, NGAL, cistatina C, albuminuria, metabólica, histología y medición de la TFG si es necesario
Hormonas	Inferidas de estudios paralelos	Corticosterona/cortisol y catecolaminas en el mismo animal, también de forma no invasiva (orina, heces)
Estadística	ANOVA, prueba t, Kruskal-Wallis; software de la época	Modelos mixtos, tamaños de efecto, corrección por pruebas múltiples, validación cruzada, preregistro
Estándar de comunicación	Monografía de tesis	ARRIVE 2.0, datos abiertos, preregistro

6. Valoración global

6.1 Fortalezas

- Pregunta de investigación amplia e integradora, que reúne comportamiento, fisiología, sueño y balance hídrico en un solo modelo.
- Descripción detallada de los métodos y discusión transparente de los límites de parámetros individuales (p. ej. referencia a la creatinina, interpretación de la NAG, origen de las pérdidas de agua).

- Recogida prospectiva de datos y retorno sistemático a la línea de base («efecto on-off») como prueba de la reversibilidad de la carga inducida.
- Corrección de un detalle de los supuestos del modelo (dominantes sin costes) y ampliación a la ingesta de alimento, el sueño y el agua respiratoria.
- Recogida de datos predominantemente no invasiva, una característica que se ajusta a la lógica actual del bienestar animal.

6.2 Debilidades

- Muestras pequeñas y reutilización de los animales; pseudorreplicación y pruebas múltiples no abordadas.
- Las reglas de predicción se derivaron de los mismos datos en los que se evaluaron; sin validación independiente.
- Las afirmaciones mecanicistas (sistema simpático, eje HPA, riñón) se apoyan en la literatura y en estudios paralelos en lugar de en mediciones en el mismo animal.
- Faltan controles paralelos sin confrontación; los efectos de novedad y traslado no se separan limpiamente de los efectos de la pareja.

6.3 Visión de conjunto y significado hoy

Como **trabajo pionero y de base**, la tesis ocupa un lugar propio: describe por primera vez con esta amplitud cómo la derrota y la victoria sociales en un mamífero emparentado con los primates afectan al comportamiento, la excreción, el sueño y el balance hídrico, y formula preguntas que hoy son centrales (resiliencia, interacción sueño-estrés, estrés y riñón). Como **fuentes de evidencia** en el sentido actual, sus hallazgos individuales deben usarse sobre todo como hipótesis: probablemente replicables son el efecto del dueño de la jaula, la pérdida de peso y de alimento de los subordinados, los cambios del sueño y el cese del comportamiento de marcaje; los predictores urinarios concretos solo deberían reutilizarse tras preregistro y validación.

6.4 Recomendaciones para una réplica o continuación modernas

- Predictores fijados de antemano (p. ej. actividad basal, comportamiento de marcaje, glucosa/proteínas en orina) y planificación del tamaño muestral; validación en una cohorte de animales independiente.
- Grupo de control paralelo sin confrontación y consideración de los efectos de jaula y de pareja en modelos mixtos.
- Telemetría de presión arterial, ECG, temperatura y EEG/EMG en el mismo animal, incluidos el descenso nocturno y la recuperación tras la separación.
- Perfiles hormonales (glucocorticoides, catecolaminas) y panel renal (NAG, KIM-1, NGAL, cistatina C, albuminuria), complementados con histología al final del experimento, como sugiere la propia tesis.
- Inclusión de hembras y, cuando sea posible, de comparaciones en condiciones naturales, para examinar la ecología de los conflictos (territorio, frontera, intrusión).

7. Referencias

La lista se ha reunido de memoria y sirve de orientación; los números de página y los detalles deben verificarse antes de su uso.

Bonventre JV et al. (2010): Next-generation biomarkers for detecting kidney toxicity. *Nat Biotechnol* 28:436-440.

Chida Y, Steptoe A (2009): The association of anger and hostility with future coronary heart disease: a meta-analytic review. *J Am Coll Cardiol* 53:936-946.

Creel S (2001): Social dominance and stress hormones. *Trends Ecol Evol* 16:491-497.

- Czéh B et al. (2001): Stress-induced changes in cerebral metabolites, hippocampal volume, and cell proliferation are prevented by antidepressant treatment with tianeptine. *PNAS* 98:12796-12801.
- Fan Y et al. (2013): Genome of the Chinese tree shrew. *Nat Commun* 4:1426.
- Friedman M, Rosenman RH (1959): Association of specific overt behavior pattern with blood and cardiovascular findings. *JAMA* 169:1286-1296.
- Fuchs E, Flügge G (2002): Social stress in tree shrews: effects on physiology, brain function, and behavior of subordinate individuals. *Pharmacol Biochem Behav* 73:247-258.
- Golden SA et al. (2011): A standardized protocol for repeated social defeat stress in mice. *Nat Protoc* 6:1183-1191.
- Henry JP, Stephens PM (1977): *Stress, Health, and the Social Environment*. Springer.
- Hsu Y, Earley RL, Wolf LL (2006): Modulation of aggressive behaviour by fighting experience: mechanisms and contest outcomes. *Biol Rev* 81:33-74.
- Koolhaas JM et al. (1999): Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosci Biobehav Rev* 23:925-935.
- Krishnan V et al. (2007): Molecular adaptations underlying susceptibility and resistance to social defeat in brain reward regions. *Cell* 131:391-404.
- Lazarus RS, Folkman S (1984): *Stress, Appraisal, and Coping*. Springer.
- Mathis A et al. (2018): DeepLabCut: markerless pose estimation of user-defined body parts with deep learning. *Nat Neurosci* 21:1281-1289.
- McEwen BS (1998): Protective and damaging effects of stress mediators. *N Engl J Med* 338:171-179.
- Meerlo P, Sgoifo A, Suchecki D (2008): Restricted and disrupted sleep: effects on autonomic function, neuroendocrine stress systems and stress responsivity. *Sleep Med Rev* 12:197-210.
- Parker GA (1974): Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *J Theor Biol* 47:223-243.
- Percie du Sert N et al. (2020): The ARRIVE guidelines 2.0. *PLoS Biol* 18:e3000410.
- Sapolsky RM (2005): The influence of social hierarchy on primate health. *Science* 308:648-652.
- von Holst D (1998): The concept of stress and its relevance for animal behavior. *Adv Study Behav* 27:1-131.