

Évaluation scientifique et rétrospective

Dirk Aue (1988) : Confrontations entre musaraignes arboricoles mâles (*Tupaia belangeri*) : conséquences des contacts sociaux sur le comportement et la physiologie, et influence de facteurs individuels et externes sur les décisions de dominance

Thèse de doctorat (en allemand), Georg-August-Universität Göttingen (soutenance orale le 28 octobre 1988). Livre numérique : Cuvillier Verlag, Göttingen 2026 (CC BY 4.0), 199 pages.

Évaluation rédigée le 14 octobre 2026 par Claude (Anthropic) à partir du livre numérique transmis. Traduction française de l'évaluation originale en allemand.

Résumé

En 1988, Dirk Aue a soutenu une thèse de doctorat consacrée aux confrontations dyadiques entre mâles de tupaïe du Nord (*Tupaia belangeri*), un mammifère territorial proche des primates, établi comme modèle de stress psychosocial. Quinze mâles adultes ont été confrontés lors de 31 rencontres de trois types (confrontations neutres, « domicile » et « frontière »), tandis que le comportement, le poids corporel, la consommation de nourriture et d'eau, la chimie des urines du matin, l'EEG télémétrique et la perte d'eau respiratoire nocturne étaient enregistrés par rapport à une ligne de base individuelle. Une relation de dominance stable s'est installée dans 30 des 31 rencontres. Les subordonnés ont perdu du poids, réduit leur consommation de nourriture et d'eau, cessé de marquer, montré moins de sommeil léger et plus d'éveil calme la nuit, et perdu davantage d'eau par la respiration ; les dominants présentaient eux aussi des coûts mesurables, notamment une excrétion urinaire accrue de glucose, d'urée et de N-acétyl-bêta-D-glucosaminidase (NAG). La plupart des modifications se sont inversées après la séparation. Le comportement de base et des paramètres urinaires ont été présentés comme prédictifs de l'issue, selon la situation, et la résidence dans sa propre cage a prédit la dominance dans les dix confrontations « domicile ».

La présente évaluation replace ce travail dans l'état des connaissances de 1988 et le compare aux normes de 2026. Elle juge la thèse étude descriptive pionnière, originale et multi-niveaux, dotée d'une valeur heuristique durable, notamment pour les coûts de la dominance, la perturbation du sommeil liée au stress et les marqueurs urinaires de contrainte rénale et métabolique. Selon les normes actuelles, la petite taille des échantillons, la réutilisation des animaux, les tests multiples non corrigés et l'absence de validation des règles de prédiction limitent le poids probant des résultats individuels, qui sont à traiter comme des hypothèses testables. Des recommandations pour une réplication préenregistrée, de puissance suffisante, avec télémétrie, profils hormonaux et biomarqueurs rénaux sont formulées.

Mots-clés : stress social ; dominance ; tupaïe ; *Tupaia belangeri* ; modèle animal ; prédiction de l'issue sociale ; sommeil ; EEG ; biomarqueurs urinaires ; NAG ; fonction rénale ; homéostasie ; résilience ; réplication ; évaluation rétrospective

Base et limites de cette évaluation. Ont été examinés en détail l'introduction, les animaux et méthodes, la statistique, les discussions sur les paramètres urinaires, le sommeil et la perte d'eau respiratoire, les conclusions et le résumé. Les chapitres sur le poids corporel, le comportement et la prise de nourriture ont surtout été saisis à travers les parties de résultats et le résumé ; les figures, les tableaux en annexe et la liste bibliographique n'ont pas été examinés individuellement. La comparaison avec l'état de la recherche en 2026 repose sur mes connaissances d'entraînement (jusqu'à la mi-2026 environ), sans nouvelle recherche bibliographique. Les références citées sont établies de mémoire. Il s'agit d'un avis d'expert, non d'une expertise formelle.

1. Appréciation d'ensemble

La thèse est une étude fondamentale soigneuse et de large portée, qui considère ensemble le comportement, la physiologie urinaire, la nutrition, le sommeil et le bilan hydrique des tupaïes lors de confrontations dyadiques standardisées. Cette approche multi-niveaux était inhabituelle en 1988. Elle repose surtout sur des méthodes non invasives, c'est-à-dire sur des méthodes particulièrement appréciées à nouveau aujourd'hui sous l'angle du bien-être animal et de la qualité des données.

Points forts durables : (1) la première analyse comportementale quantitative d'animaux dominants et subordonnés dans le modèle de confrontation ; (2) la constatation que les animaux dominants supportent eux aussi des coûts physiologiques mesurables (en accord avec la littérature ultérieure, selon laquelle la dominance ne signifie pas automatiquement moins de stress) ; (3) l'approche prospective consistant à recueillir des données de base avant la confrontation et à les comparer ensuite à l'issue ; (4) la mise en évidence d'une perte de sommeil et d'un hyperéveil nocturne chez les subordonnés, apparemment l'une des plus anciennes démonstrations de ce type chez un mammifère ; (5) l'urine comme fenêtre non invasive sur le milieu intérieur, y compris l'observation d'une excrétion modifiée de NAG, de glucose et d'urée chez les dominants.

Principales limites du point de vue actuel : échantillons très petits (15 animaux, 31 confrontations ; EEG n = 4 ; eau respiratoire n = 6), réutilisation des mêmes animaux, nombreux paramètres testés sans correction apparente pour les tests multiples, et absence de validation indépendante des règles de prédiction. L'affirmation « la dominance peut être prédite » doit donc être lue comme un *résultat générateur d'hypothèses*, non comme une prédiction établie. À plusieurs endroits, la thèse elle-même est plus prudente que le résumé du livre numérique.

Dimension	Appréciation	Brève justification
Originalité et nouveauté en 1988	élevée	Combinaison de comportement quantifié, de paramètres urinaires, d'EEG du sommeil et d'eau respiratoire dans un modèle de stress social
Méthodologie selon les normes de 1988	solide à bonne	Phase de base prospective, trois types de confrontation, surtout non invasif, description détaillée des méthodes
Robustesse statistique selon les normes actuelles	limitée	Petit n, pseudoréplication, tests multiples, pas de validation croisée
Prédiction de la dominance	plausible, non confirmée	Certains taux de réussite élevés, mais statistiquement fragiles avec 6 ou 10 paires ; effet de la propriété de la cage sans équivoque
Résultats physiologiques (urine, sommeil, eau respiratoire)	précieux, descriptifs	Cohérents avec la recherche ultérieure sur le stress, le sommeil et le rein ; mécanismes seulement déduits
Valeur heuristique aujourd'hui	élevée	Fournit des hypothèses clairement testables pour des répliques modernes

2. Objet, plan expérimental et résultats principaux

2.1 Question de recherche et dispositif

Le point de départ était le modèle établi par D. von Holst (Bayreuth) : deux tupaïes mâles, qui en tant qu'animaux territoriaux ne tolèrent aucun congénère du même sexe dans la nature, sont réunis en laboratoire. L'animal subordonné ne peut pas s'échapper, ce qui engendre une contrainte psychosociale durable. Von Holst avait décrit des types de réaction dominant, subdominant et soumis, mais une analyse comportementale quantitative faisait défaut, de même que la question de savoir si l'issue peut être prédite à l'avance.

Type de confrontation	Nombre	Durée	Analogie naturelle
Confrontation neutre (cage inconnue, non marquée)	6	17 jours	Concurrence pour un territoire inoccupé
Confrontation « domicile » (l'animal est placé dans la cage du partenaire)	10	17 jours (3x), 5-6 jours (7x)	Intrus en territoire étranger ; 4 confrontations en « essai en anneau » avec rôles inversés
Confrontation « frontière » (cloison entre cages voisines retirée chaque jour)	15	10 jours	Conflit de frontière entre détenteurs de territoire

Quinze mâles adultes issus de l'élevage du Centre allemand des primates ont été utilisés, logés individuellement avec des écrans visuels, 12 h de lumière (8 h-20 h), 27 ± 1 °C. Ont été recueillis : poids corporel quotidien ; comportement par analyse vidéo (locomotion, marquage, toilettage, activité motrice totale, interactions agonistiques, regard vers le partenaire, distances) ; consommation de nourriture et d'eau ; urine du matin (urée, acide urique, glucose, protéines, cholestérol, N-acétyl-bêta-D-glucosaminidase (NAG), Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , pH, osmolalité ; substances organiques rapportées à la créatinine) ; EEG téléométrique (4 animaux) ; perte d'eau respiratoire nocturne via l'humidité de l'air dans la boîte de sommeil (6 animaux). La phase de base (logement individuel) servait de témoin individuel ; des données de récupération ont été recueillies après la séparation.

2.2 Résultats principaux

Paramètre	Animaux dominants	Animaux subdominants
Stabilité de la relation de rang	Une relation de dominance stable s'est installée rapidement dans 30 des 31 confrontations	
Poids corporel	env. 98 % de la valeur initiale (neutre/domicile) ; légères pertes possibles	env. 90 % (neutre/domicile) ; env. 6 % de perte en confrontation frontière ; pas de pertes de poids de 30 % chez les soumis
Comportement	Plus de marquage sternal/abdominal ; toilettage d'abord réduit (2 jours)	Marquage cessé, parfois aussi toilettage ; locomotion et activité totale réduites ; repos exposé et observation quasi constante du dominant
Nourriture et eau (confrontation frontière)	Légère baisse de la prise alimentaire ; ensuite alimentation accrue	Nourriture env. -26 %, eau env. -10 % ; valeurs quasi initiales après la séparation
Urine	Ca^{2+} , urée, NAG (env. +60 %), glucose augmentés ; urine plus acide, acide urique plus bas ; NAG et urée encore élevées après la séparation, Na^+ plus bas	Cholestérol et protéines diminués ; cholestérol encore bas après la séparation
Sommeil (EEG)	Pas de modification significative	Sommeil léger réduit, plus d'éveil calme, surtout dans le 2e et le dernier tiers de la nuit
Perte d'eau respiratoire nocturne	À peine modifiée	Fortement augmentée
Réversibilité	Retour largement aux valeurs de base (« effet on-off »), sauf certains paramètres urinaires	Poids, comportement, prise de nourriture/eau sont revenus

2.3 Les affirmations de prédiction en détail

L'élément méthodologiquement le plus intéressant est la tentative de prédire l'issue à partir des données de base. Les résultats dépendent de la situation et sont en partie même opposés :

Situation	Résultat de la thèse	Remarque
Neutre (6 paires)	Les futurs dominants avaient, en phase de base, plus de toilettage, moins de marquage urinaire, une activité totale plus faible, une prise alimentaire plus faible ; dans 5 cas sur 6, l'animal le plus lourd était dominant ; dans l'urine, glucose plus élevé et concentration de protéines plus basse, classant correctement toutes les paires	La dominance corrélait ici avec un profil plutôt calme, « sérénité »
Domicile (10 paires)	Le propriétaire de la cage dominait toujours, indépendamment du poids, du comportement et des paramètres urinaires	Effet très net du lieu (« prior residence »)
Frontière (10 paires évaluable)	Dans 7 cas sur 10, les animaux avec plus de course et de marquage sternal en phase de base dominaient ; poids sans valeur prédictive ; cholestérol et pression osmotique dans l'urine : taux de réussite de 70 %	Profil presque inverse de la situation neutre

Cette direction opposée est intéressante sur le fond (la dominance dépend de facteurs individuels et situationnels, comme la thèse le souligne elle-même), mais elle accroît aussi les exigences pour toute réplication.

3. Mise en perspective dans l'état des connaissances de 1988

3.1 L'environnement scientifique

Le travail est né dans un domaine qui réunissait trois lignes de développement :

- **Concept de stress et coping.** Le syndrome général d'adaptation de Selye, la théorie transactionnelle du stress de Lazarus et l'accent mis sur la capacité individuelle de gestion (Haan, Lazarus et Launier) ont façonné la question. La thèse se situe explicitement dans l'« approche interactionniste » : ce n'est pas seulement le stressor, mais aussi les propriétés de l'individu qui déterminent les conséquences.
- **Stress social chez l'animal.** La tradition de physiologie des populations (Christian, Barnett, Bronson et Eleftheriou) s'était développée surtout chez les rongeurs. Henry et Stephens avaient montré chez la souris que des animaux dominants peuvent eux aussi développer une hypertension sous stimulation sociale prolongée ; chez les primates, des résultats des groupes de Kaplan et Manuck sur l'athérosclérose chez des macaques socialement dominants existaient. Les tupaies avaient été établis par von Holst comme modèle de stress psychosocial, avec la tripartition dominant, subdominant, soumis et les schémas d'activation correspondants des axes sympathico-médullosurrénalien et hypophyso-corticosurrénalien.
- **Dominance et issue des combats.** Le concept de potentiel de détention de ressources de Parker (RHP, répertorié dans la liste des abréviations de la thèse), les conflits asymétriques et l'avantage du détenteur de territoire constituaient le cadre éthologique. Chez l'humain, la vulnérabilité au stress était alors largement discutée à travers le profil comportemental de type A (Friedman et Rosenman), que la thèse utilise comme analogie.

3.2 Qu'y avait-il de nouveau ?

- **Quantification.** Von Holst avait décrit des types de réaction par le poids et les profils hormonaux ; il n'existait pas d'analyse comportementale systématique et quantitative. La thèse en fournit une (marquage, toilettage, locomotion, interactions, distances, regard vers le partenaire).
- **Les dominants ne sont pas « non contraints ».** Von Holst (1987) avait supposé que les animaux dominants ne subissent aucune conséquence négative. Aue a trouvé chez eux des pertes de poids, une prise alimentaire réduite, une excrétion accrue de NAG/glucose/urée et (avec Fuchs) une tension artérielle élevée lors de confrontations frontière. C'était une correction pertinente du modèle et c'est aujourd'hui un motif établi de la recherche sur la dominance.

- **Prédiction.** Von Holst (1986) avait estimé qu'avant les expériences ni le comportement ni la physiologie n'indiquaient la dominance future. Aue a trouvé des indicateurs spécifiques à la situation, bien que sur une base de données étroite.
- **Sommeil sous stress social.** La thèse note qu'apparemment aucun modèle animal n'avait auparavant étudié comment une contrainte sociale influence le sommeil. À ma connaissance, la recherche systématique sur le sommeil après défaite sociale (par ex. chez le rat) n'a commencé que dans les années 1990 ; la priorité est donc plausible, mais je ne l'ai pas vérifiée par rapport à la littérature de l'époque.
- **L'urine comme fenêtre sur l'homéostasie.** Selon la thèse, la combinaison de substances organiques rapportées à la créatinine, d'électrolytes, d'osmolalité et de NAG dans le contexte d'une contrainte sociale n'existait pas dans la littérature.
- **Perte d'eau nocturne et métabolisme.** La mesure de la perte d'eau respiratoire par l'humidité de l'air était un indicateur pragmatique, peu perturbant, qui complétait utilement des résultats de Stöhr (fréquence cardiaque) et de Fuchs/Kleinknecht (consommation d'oxygène).

3.3 La méthodologie dans le contexte de l'époque

Pour 1988, les éléments suivants étaient novateurs : documentation vidéo avec évaluation ultérieure ; radiotélémétrie de l'EEG sans fixation des animaux ; habituation des animaux à la manipulation ; heures de mesure identiques chaque jour ; priorité explicite aux procédés non invasifs ; une phase de base par animal comme témoin propre ; vérification de l'homogénéité des variances (Bartlett) et choix de procédés paramétriques ou non paramétriques. Les discussions sont riches en littérature et séparent en règle générale proprement l'observation de l'interprétation (pour la NAG, par exemple : « ne peut pas être élucidé ici », avec renvoi à l'histologie nécessaire).

3.4 Signification scientifique à l'époque de sa réalisation

J'attribuerais au travail en 1988 une **importance élevée comme étude fondamentale et complémentaire** au sein de la recherche sur le stress chez les tupaïes, une **importance moyenne à élevée** pour la recherche générale sur le stress social et un rôle particulier de **pont** entre biologie du comportement, physiologie et (via l'urine et le sommeil) néphrologie et recherche sur le sommeil. Sa valeur principale résidait moins dans des tests de signification isolés que dans la démonstration qu'un modèle de stress social peut être largement phénotypé par des moyens non invasifs et que des types de réaction peuvent être caractérisés sur les plans comportemental et physiologique.

4. Évaluation méthodologique selon les normes actuelles

La critique suivante mesure le travail à des normes qui ne s'appliquaient pas en 1988. Elle ne diminue pas la réalisation de l'époque, mais elle est importante pour l'utilisabilité actuelle des données. Pour autant que cela ressorte des parties lues :

Aspect	Situation dans la thèse	Norme actuelle et appréciation
Échantillon	15 animaux ; 6 confrontations neutres, 10 « domicile », 15 « frontière » ; urine dans 8, prise alimentaire dans 4, EEG dans 3 expériences (4 animaux), eau respiratoire 6 animaux	Planification a priori de la taille d'échantillon (analyse de puissance), préenregistrement et indication des tailles d'effet avec intervalles de confiance (ARRIVE 2.0). Les données sont génératrices d'hypothèses, non confirmatoires.
Indépendance des données	Les mêmes animaux dans plusieurs confrontations ; dominant et subordonné d'une paire sont dépendants l'un de l'autre	Modèles linéaires mixtes avec animal et paire comme facteurs aléatoires. Sans eux, le risque de pseudoréplication et de signification surestimée est accru.

Aspect	Situation dans la thèse	Norme actuelle et appréciation
Tests multiples	Environ 15 paramètres urinaires, de nombreuses variables comportementales, plusieurs fenêtres temporelles ; pas de correction apparente	Correction (Holm, Benjamini-Hochberg) ou hiérarchie d'hypothèses confirmatoire. Les significations isolées sont à pondérer avec prudence.
Choix des tests	Analyse de variance, tests t ; en cas de non-normalité, test H de Kruskal-Wallis (conçu pour des groupes indépendants)	Pour des mesures répétées, des tests de Friedman ou de Wilcoxon ou des modèles mixtes seraient plus adaptés ; une procédure courante dans les années 1980.
Règles de prédiction	Des paramètres ont été utilisés a posteriori comme prédicteurs, à partir de comparaisons de groupes (par ex. glucose et protéines : les 6 paires ; cholestérol et osmolalité : 70 %)	La prédiction exige de séparer données d'apprentissage et de test (validation croisée ou jeu de données externe), l'indication de ROC/AUC et des paramètres fixés à l'avance. Voir le tableau ci-dessous.
Témoins	Phase de base individuelle ; pas de groupe témoin séparé sans confrontation sur la même durée et avec transfert dans une nouvelle cage	Des témoins parallèles sont nécessaires pour séparer les effets de nouveauté, de transfert, de temps et de saison des effets du partenaire ; particulièrement pertinent pour les résultats chez les dominants.
Aveugle et randomisation	Non apparent dans les parties lues	À documenter aujourd'hui. Point positif : les données de base ont été recueillies avant que l'issue soit connue, ce qui agit comme un aveugle naturel pour la question de la prédiction.
Sexe et population	Mâles uniquement, colonie d'élevage, logement individuel	Sexe comme variable biologique ; les femelles et la pertinence en conditions naturelles restent ouvertes (la thèse voit des études de terrain comme perspective).
Mécanismes hormonaux	Implication sympathique et de l'axe HPA déduite de la littérature (v. Holst, Fuchs) et de communications personnelles, non mesurée chez les mêmes animaux	Aujourd'hui, on mesurerait corticostérone/cortisol, catécholamines ou métanéphrines et, si possible, la télémétrie (pression artérielle, ECG, température) chez le même animal.
Mesure du sommeil	Un signal EEG cortical plus EOG/EMG, classification visuelle en sommeil léger, sommeil profond, éveil avec/sans activité ; seulement 4 animaux	Normes : classification NREM/REM, analyse spectrale (dont puissance delta), scoreurs automatiques et enregistrements plus longs ; l'auteur signale lui-même la nécessité de vérifier la valeur pronostique.
Eau respiratoire comme indicateur métabolique	Hausse de l'humidité de l'air dans la boîte de sommeil, un capteur pour toutes les paires, donc dominant et subordonné mesurés dans des confrontations séparées	Calorimétrie indirecte, télémétrie de la température centrale, thermographie. La hausse d'humidité dépend aussi du volume de la boîte, de la ventilation, de la position du corps et de la température.
Analytique urinaire	Urine spontanée du matin, rapport à la créatinine (méthode de Jaffé), pH par bandelette	Le rapport à la créatinine était et reste la norme, mais n'est pas neutre lorsque poids et prise alimentaire changent (la thèse le discute). La réaction de Jaffé est connue pour être plus sensible aux interférences que les méthodes enzymatiques, entre autres du glucose et des protéines. Aujourd'hui : recueil sur 24 h ou chronométré, métabolomique, rapport albumine/créatinine.
Bien-être animal	Confrontation jusqu'à 17 jours avec jusqu'à environ 12 % de perte de poids chez les subordonnés, mesures surtout non invasives	Aujourd'hui, classification prospective de la gravité, critères d'arrêt définis et avis éthique. La thèse insiste sur les méthodes non invasives et une intensité de contrainte limitée ; cela correspond à l'esprit des 3R, alors seulement en train d'émerger.

4.1 Quelle est la robustesse des taux de réussite ?

À titre d'orientation : la probabilité de classer correctement au moins autant de paires par une attribution purement aléatoire (50 %) est, pour *un seul paramètre fixé à l'avance* (unilatérale) :

Résultat de la thèse	Réussites / paires	Probabilité par hasard (unilatérale)
Glucose et protéines dans l'urine (neutre)	6 / 6	env. 1,6 %
Poids plus élevé (neutre)	5 / 6	env. 11 %
Plus de course et de marquage sternal (frontière)	7 / 10	env. 17 %
Cholestérol et osmolalité (frontière)	7 / 10	env. 17 %
Propriété de la cage (domicile)	10 / 10	env. 0,1 %

Le résultat « domicile » est donc robuste. Sans fixation à l'avance et sans correction pour le grand nombre de variables testées, les autres taux ne suffisaient pas à exclure des réussites dues au hasard : avec environ 20 paramètres testés de manière indépendante, il y aurait environ une chance sur quatre qu'au moins un classe correctement les 6 paires. Les comparaisons de groupes de la thèse sont à considérer séparément ; certaines étaient significatives. Pour une véritable affirmation de prédiction, la validation sur de nouveaux animaux fait défaut. C'est la limite la plus importante de la thèse centrale.

5. Rétrospective : état de la recherche en 2026

5.1 Stress social, dominance et coping

La recherche sur la dominance a largement confirmé et nuancé l'image de la thèse :

- **Dominance n'équivaut pas à faible stress.** Les synthèses sur la dominance et les hormones de stress (Creel 2001) et sur le rang chez les primates (Sapolsky 2005) montrent que la relation entre rang et charge de stress dépend de l'espèce, de la stabilité de la hiérarchie et des coûts de la défense du rang. La constatation d'Aue que les dominants supportent aussi des coûts mesurables s'inscrit dans cette ligne.
- **Styles de coping et résilience.** La relation entre individualité et réactivité abordée par la thèse a été développée systématiquement en recherche animale par les concepts de styles de coping proactif et réactif (Koolhaas et coll., 1999) et par la distinction entre animaux sensibles et résilients après stress chronique de défaite sociale (Krishnan et coll. 2007 ; Golden et coll. 2011). La question de savoir si des caractéristiques de base prédisent la réponse ultérieure au stress est aujourd'hui un thème central de la recherche sur la résilience.
- **Conflits pour le territoire et le rang.** Les effets de résidence antérieure et de gagnant-perdant (synthèse par ex. Hsu, Earley et Wolf 2006) sont bien documentés ; le résultat 10 sur 10 pour la propriété de la cage correspond à ce schéma. L'avantage du propriétaire est aujourd'hui interprété comme une interaction de motivation, de familiarité et d'avance d'information.
- **Type A.** L'analogie avec le profil comportemental de type A de l'époque n'a tenu que partiellement. Des méta-analyses ultérieures (par ex. Chida et Steptoe 2009) voient surtout l'hostilité et la colère comme composantes cardiovasculairement pertinentes, moins le profil global. L'analogie est à lire comme un témoignage de son temps, non comme un pilier porteur de la thèse.

Le tupaïe comme modèle. Après 1988, la recherche sur le tupaïe s'est poursuivie surtout par le groupe autour d'E. Fuchs. Le stress psychosocial chronique a entraîné chez le tupaïe des modifications de l'hippocampe (volume, prolifération cellulaire, métabolites) qui pouvaient être influencées pharmacologiquement (par ex. Czéh et coll. 2001 ; synthèse Fuchs et Flügge 2002). Le génome du tupaïe a été publié en 2013 (Fan et coll.) et a confirmé la parenté plus proche avec les primates qu'avec les

rongeurs. La thèse d'Aue fournit la description comportementale et physiologique de base sur laquelle de telles études ont pu s'appuyer, mais ne couvre naturellement pas les niveaux du système nerveux central.

5.2 Prédiction de la dominance et de la vulnérabilité au stress

Les études actuelles utilisent des données comportementales issues d'une analyse vidéo automatisée (par exemple le suivi de pose avec DeepLabCut, Mathis et coll. 2018), la télémétrie et l'apprentissage automatique pour prédire l'issue ou la vulnérabilité, et testent la prédiction sur des animaux séparés. La dépendance à la situation trouvée dans la thèse (un profil calme gagne en situation neutre, un profil actif lors du conflit de frontière) serait modélisée dans un tel cadre comme une *interaction entre phénotype et contexte*. Du point de vue de 2026, la thèse est ainsi une première démonstration que de simples prédictions à un seul facteur sont insuffisantes. Une réplication avec des caractéristiques fixées à l'avance serait instructive.

5.3 Sommeil

L'observation que les subordonnés ont moins de sommeil léger et plus d'éveil calme, surtout dans la seconde partie de la nuit, s'accorde avec le modèle actuel d'hyperéveil des troubles du sommeil. Avec le doublement de la fréquence cardiaque nocturne connu à l'époque (Stöhr) et la consommation d'oxygène accrue (Fuchs et Kleinknecht), elle décrit un schéma qui serait appelé aujourd'hui perte de la baisse nocturne normale de l'activité végétative. La défaite sociale modifie chez le rat et la souris les rythmes journaliers, l'architecture du sommeil et la pression de sommeil (Meerlo et coll. à partir du milieu des années 1990 ; synthèse Meerlo, Sgoifo et Suchecki 2008). Un mauvais sommeil agit à son tour sur la réactivité au stress ; la relation est donc bidirectionnelle.

Ce que la thèse ne peut pas fournir aujourd'hui : analyses spectrales, séparation du sommeil REM et non-REM, prise en compte de la pression de sommeil et du sommeil de récupération après la confrontation, ainsi que des évolutions à long terme. Avec $n = 4$, les résultats sur le sommeil sont à comprendre comme des indices bien fondés, ce que la thèse dit elle-même.

5.4 Homéostasie du milieu intérieur et fonction rénale

Rétrospectivement, la partie urinaire de la thèse est celle qui annonce le plus l'avenir sur le fond. Les interprétations suivantes s'imposent du point de vue actuel ; il s'agit de **propositions d'interprétation, non de mécanismes prouvés** :

- **Activité sympathique, glucose et rein.** L'excrétion accrue de glucose chez les dominants est compatible avec une hyperglycémie induite par les catécholamines (la thèse renvoie elle-même aux résultats de Fuchs sur les catécholamines). Le transport rénal du glucose (SGLT2) est aujourd'hui une cible physiologique et pharmacologique centrale ; la glycosurie sollicite en outre les tubules proximaux. Le couplage de la réabsorption du glucose au sodium discuté dans la thèse est aujourd'hui matière de manuel.
- **La NAG comme marqueur tubulaire.** L'augmentation de la NAG d'environ 60 % chez les dominants a été discutée en 1988 comme signe possible de modifications rénales, avec la recommandation d'une histologie. La NAG reste considérée comme marqueur tubulaire lysosomal, mais est aujourd'hui généralement associée à KIM-1, NGAL, cystatine C et albuminurie (synthèse par ex. Bonventre et coll. 2010). Une hausse de la NAG peut refléter une activation ou une lésion tubulaire, mais aussi une diurèse accrue ou une glycosurie. Avec l'augmentation de la pression artérielle rapportée par Fuchs et Aue, une contrainte hémodynamique sur le rein serait une hypothèse testable ; ce lien n'est pas développé dans la thèse et reste ici une spéculation.
- **Bilan hydrique et électrolytique.** La prise réduite et la perte d'eau respiratoire accrue chez les subordonnés suggèrent un déficit du bilan hydrique. Les études actuelles ajouteraient l'osmolalité, la vasopressine (ou son substitut, la copeptine), l'hématocrite et la composition corporelle.

- **Rapport à la créatinine.** En cas de perte de poids et de prise alimentaire réduite, l'excrétion de créatinine change ; la thèse discute cette limite en détail. Les approches modernes reposent sur un recueil chronométré avec mesure du volume (cages métaboliques, télémetrie) et sur un dosage enzymatique ou par spectrométrie de masse de la créatinine.
- **Perspective circadienne.** Il est aujourd'hui bien établi que le rein est soumis à une forte rythmicité journalière et que le rythme veille-sommeil influence la pression artérielle et l'excrétion ; l'absence de baisse nocturne de la pression artérielle est considérée en médecine humaine comme un marqueur de risque d'atteinte d'organes cibles. De ce point de vue, le « résultat d'hyperveil nocturne » des subordonnés s'accorde bien avec un découplage végétatif du rythme jour-nuit.
- **Épidémiologie humaine.** Des études observationnelles relient stress psychosocial chronique et sommeil perturbé à l'hypertension et à des évolutions rénales moins favorables ; la causalité n'est pas établie dans le détail. Les modèles animaux tels que celui décrit ici redeviennent intéressants comme point de départ pour des questions mécanistiques.

5.5 Comparaison des méthodes (hier et aujourd'hui)

Domaine	1988 (Aue)	2026 (norme typique)
Comportement	Évaluation manuelle d'enregistrements vidéo, éthogramme	Suivi automatique de pose, classification du comportement assistée par IA, enregistrement continu 24 h sur 24
Physiologie autonome	Poids, humidité de l'haleine ; fréquence cardiaque/oxygène issus d'études parallèles	Télémetrie implantable (ECG, pression artérielle, température, activité) chez le même animal
Sommeil	EEG à un canal, classification visuelle, 4 animaux	Télémetrie EEG/EMG, classification NREM/REM, analyse spectrale, scoreurs automatisés, enregistrement de longue durée
Rein et urine	Urine ponctuelle, 12 analytes, NAG, électrolytes, osmolalité	Recueil d'urine chronométré, KIM-1, NGAL, cystatine C, albuminurie, métabolomique, histologie et mesure du DFG si nécessaire
Hormones	Déduites d'études parallèles	Corticostérone/cortisol et catécholamines chez le même animal, aussi de manière non invasive (urine, fèces)
Statistique	ANOVA, test t, Kruskal-Wallis ; logiciels de l'époque	Modèles mixtes, tailles d'effet, correction des tests multiples, validation croisée, préenregistrement
Norme de publication	Monographie de thèse	ARRIVE 2.0, données ouvertes, préenregistrement

6. Appréciation globale

6.1 Points forts

- Question de recherche large et intégrative, qui réunit comportement, physiologie, sommeil et bilan hydrique dans un seul modèle.
- Description détaillée des méthodes et discussion transparente des limites de paramètres isolés (par ex. rapport à la créatinine, interprétation de la NAG, origine des pertes d'eau).
- Recueil prospectif des données et retour systématique à la ligne de base (« effet on-off ») comme preuve de la réversibilité de la contrainte induite.
- Correction d'un détail des hypothèses du modèle (dominants sans coûts) et extension à la prise alimentaire, au sommeil et à l'eau respiratoire.

- Recueil de données surtout non invasif, caractéristique qui va dans le sens de la logique actuelle de bien-être animal.

6.2 Faiblesses

- Petits échantillons et réutilisation des animaux ; pseudoréplication et tests multiples non traités.
- Les règles de prédiction ont été dérivées des mêmes données sur lesquelles elles ont été évaluées ; pas de validation indépendante.
- Les affirmations mécanistiques (système sympathique, axe HPA, rein) reposent sur la littérature et des études parallèles plutôt que sur des mesures chez le même animal.
- Absence de témoins parallèles sans confrontation ; les effets de nouveauté et de transfert ne sont pas proprement séparés des effets du partenaire.

6.3 Vue d'ensemble et signification aujourd'hui

En tant que **travail pionnier et de base**, la thèse occupe une place propre : elle décrit pour la première fois avec cette ampleur comment la défaite et la victoire sociales chez un mammifère proche des primates affectent le comportement, l'excrétion, le sommeil et le bilan hydrique, et elle formule des questions qui sont aujourd'hui centrales (résilience, interaction sommeil-stress, stress et rein). En tant que **source de preuves** au sens actuel, ses résultats individuels sont à utiliser surtout comme hypothèses : l'effet du propriétaire de la cage, la perte de poids et de nourriture des subordonnés, les modifications du sommeil et la disparition du comportement de marquage sont vraisemblablement répliquables ; les prédicteurs urinaires concrets ne devraient être réutilisés qu'après préenregistrement et validation.

6.4 Recommandations pour une répllication ou une suite modernes

- Prédicteurs fixés à l'avance (par ex. activité de base, comportement de marquage, glucose/protéines dans l'urine) et planification de la taille d'échantillon ; validation sur une cohorte d'animaux indépendante.
- Groupe témoin parallèle sans confrontation et prise en compte des effets de cage et de paire dans des modèles mixtes.
- Télémétrie de la pression artérielle, de l'ECG, de la température et de l'EEG/EMG chez le même animal, y compris baisse nocturne et récupération après la séparation.
- Profils hormonaux (glucocorticoïde, catécholamines) et bilan rénal (NAG, KIM-1, NGAL, cystatine C, albuminurie), complétés par l'histologie en fin d'expérience, comme suggéré dans la thèse elle-même.
- Inclusion de femelles et, si possible, de comparaisons en conditions naturelles, afin d'examiner l'écologie des conflits (territoire, frontière, intrusion).

7. Références

La liste est établie de mémoire et sert d'orientation ; les numéros de pages et les détails sont à vérifier avant utilisation.

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.