



**Universitat de les
Illes Balears**

Facultat de Ciències

Memòria del Treball de Fi de Grau

Efectos del rango social sobre el ritmo sueño- vigilia en grandes simios

Ana Ostos Ruano

Grau de Biologia

Any acadèmic 2018 - 2019

Treball tutelat per Dr. Mourad Akaârir El Ghourri
Departament de Biologia

S'autoritza la Universitat a incloure aquest treball en el Repositori Institucional per a la seva consulta en accés obert i difusió en línia, amb finalitats exclusivament acadèmiques i d'investigació	Autor		Tutor	
	Sí	No	Sí	No
	X		X	

Paraules clau del treball:
Ciclo sueño-vigilia, chimpancé, estrés, jerarquía

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer en primera instancia al Dr. Mourad Akaârîr por su comprensión y por su gran ayuda en la elaboración del presente trabajo final de grado.

También a mi familia, a Carmen María y, en especial, a mis padres Emilia Ruano y Antonio Ostos por el cariño y el gran esfuerzo llevado a cabo para permitirme cursar el grado de Biología.

A Olivier por el apoyo incansable, y al equipo de Fundació Mona por enseñarme el apasionante mundo de la etología y por darme la oportunidad de colaborar en el cuidado y la rehabilitación de aquellos macacos y chimpancés tan especiales.

ÍNDICE

Agradecimientos	3
Resumen	5
I. Introducción	6
I.1. Ritmo circadiano	6
I.2. Ritmo sueño-vigilia	7
I.2.1. Sueño comportamental	8
I.2.2. Sueño electrofisiológico	8
I.2.3. Regulación del ritmo sueño-vigilia	9
I.3. Estrés	11
I.3.1. Respuesta fisiológica ante el estresor	12
I.3.2. Sueño, estrés y sistema inmune	12
I.4. Sistema de recompensa	14
I.5. El simio <i>Pan troglodytes</i>	15
I.5.1. Estructura social en el chimpancé común	15
I.5.2. El sueño en el chimpancé común	17
II. Hipótesis y objetivos	20
III. Material y métodos	21
IV. Workplan	24
V. Presupuesto	24
VI. Aplicaciones	25
VII. Anexo	26
VIII. Bibliografía	27

RESUMEN

El sueño desempeña una función importante en el mantenimiento de la integridad del sistema inmunológico, por lo que los hábitos del sueño afectan a la salud y bienestar de los primates. Los individuos que emergen en la parte superior de su rango social, generalmente, experimentan menos estrés y un mayor acceso a las recompensas naturales, mientras el estrés crónico de la vida en la parte inferior del rango social puede alterar el sistema inmunológico del animal y, por lo tanto, el ciclo sueño-vigilia.

El proyecto consiste en estudiar el ritmo sueño-vigilia de individuos cautivos de la especie *Pan troglodytes* en función de su posición jerárquica. Para ello, se empleará un método no invasivo de sistemas de grabación de video de manera continua durante tres meses y la técnica será muestreo multifocal con un registro activado por transiciones.

Los resultados obtenidos serán tratados con herramientas de análisis cronobiológico y estadístico que nos proporcionarán los ritmos circadianos de estos animales según su rango social.

ABSTRACT

Sleep plays an important role maintaining the immune system's integrity, so sleep habits affects primates' health and welfare. Individuals who emerge at the top of their social rank experience less stress and greater access to natural rewards generally, while the chronic stress at the bottom of the social rank can alter animal's immune system and, therefore, their sleep-wake rhythm.

This project consists of studying the sleep-wake rhythm in captive *Pan troglodytes* individuals according to their hierarchical status. For this, we will use a non-invasive method that consists of video recording systems three months continuously and the multifocal sampling technique with a record activated by transitions.

Results will be processed with chronobiological and statistical analysis tools to provide us the circadian rhythms of these animals according to their social rank.

I. INTRODUCCIÓN

I.1. Ritmo circadiano

Un gran abanico de seres vivos, desde organismos unicelulares hasta humanos, presentan un reloj biológico que hace que los organismos realicen actividades biológicas repetitivas a lo largo del tiempo y con periodicidad. Un ejemplo se encuentra en aquellos cuyos ciclos de actividad-inactividad se adaptan a las oscilaciones diarias producidas por la rotación y traslación de la Tierra alrededor del Sol (Mailloux et al., 1999). Estos organismos poseen estructuras, integradas en lo que se denomina sistema circadiano, capaces de generar y sincronizar oscilaciones en las variables biológicas con un período de aproximadamente 24 horas.

La selección natural ha favorecido la evolución de la ritmicidad, pues resulta ventajoso el ajuste de la actividad a las circunstancias ambientales más favorables (Aschoff, 1964). Este valor adaptativo y ventaja evolutiva de las estrategias cíclicas fueron documentados por DeCoursey en 1997 y, más adelante por Emerson en 2008, en experimentos en los que se demuestra que los organismos mutantes genéticamente arrítmicos se ven desplazados por el resto.

El sistema circadiano proporciona fundamentalmente dos ventajas, la primera es que permite que los organismos se anticipen a los cambios periódicos y predecibles en el ambiente, como por ejemplo la salida y la puesta del sol, la disponibilidad de comida en un determinado momento o la llegada del invierno; y la segunda es que permite la separación temporal de procesos antagónicos que ocurren en un mismo lugar del organismo, como por ejemplo, la activación de enzimas lipolíticas y lipogénicas en un mismo hepatocito: si ocurre de forma simultánea su efecto sobre el metabolismo sería absolutamente ineficaz (Madrid, 2015).

Aunque las bases moleculares del sistema circadiano de muchas especies comparten mecanismos comunes, existen importantes diferencias anatómicas y funcionales entre los distintos animales. En el caso de mamíferos, se compone de tres elementos principales: relojes, vías de entrada (implicadas en la sincronización con el ambiente), y vías de salida que transmiten las señales temporales al resto de los efectores (Madrid, 2015):

a) ***Relojes circadianos***: la maquinaria del reloj está compuesta por un marcapasos central, localizado en el núcleo supraquiasmático de hipotálamo (NSQ) y por osciladores periféricos, localizados en tejidos y órganos (córtex cerebral, hígado, riñón, tejido adiposo...). El NSQ controla los osciladores periféricos, enviando señales sincronizadoras mediante el sistema nervioso autónomo, señales físicas como el ritmo de temperatura y señales humorales como el cortisol y la melatonina.

b) ***Señales de entrada***: los ciclos ambientales, denominados Zeitgebers o sincronizadores (Baron & Reid, 2014), pueden sincronizar la actividad de los relojes circadianos. El más importante de estos

sincronizadores es el ciclo luz-oscuridad, aunque el horario de comida, el ejercicio programado, el patrón de sueño o los contactos sociales, estos últimos de forma muy débil, también pueden actuar como tales. La importancia de la sincronización radica en preservar la periodicidad del ritmo. Si se ambienta a un animal en un entorno artificial eliminando sus sincronizadores, es cierto que los ritmos circadianos continúan apareciendo, pero el animal desarrolla un ritmo de curso libre en el que se altera el período del ritmo o *tau* (Madrid & Lama, 2006), adelantando o retrasando el ciclo unas horas. El desfase es debido a que se mantienen sus ritmos de actividad-reposo pero con un día y noche subjetivos, en ausencia de los sincronizadores ambientales habituales (Czeisler et al., 1982). Esta sincronización, sin embargo, no significa que el ritmo dependa de variables externas, ya que sus características vienen determinadas genéticamente y es un ritmo endógeno (Aschoff, 1960). La vía de entrada principal de la información fótica al NSQ es el tracto retinohipotalámico (TRH), formado por los axones de una subpoblación de células ganglionares de la retina y que no intervienen en la formación consciente de las imágenes. Estas células fotosensibles contienen un fotopigmento, la melanopsina, que no está presente en conos y bastones, y permiten explicar por qué las ratas ciegas mantienen sus ritmos sincronizados con el ciclo luz-oscuridad.

c) **Salidas:** Las vías de salida del NSQ transmiten información a las zonas del cerebro que intervienen en la regulación de los patrones de comportamiento, de sueño-vigilia y de temperatura corporal, así como a los centros neuroendocrinos y a los órganos periféricos. Para ello, el NSQ envía proyecciones nerviosas, mediadores humorales, como la melatonina o el cortisol, y señales físicas con el propio ritmo de temperatura central. El mediador mejor caracterizado es la melatonina, cuya síntesis está regulada por el NSQ, mediante una vía multisináptica que llega hasta la glándula pineal, tras hacer relevo en el ganglio cervical superior. Esta hormona está implicada en la regulación del sueño y en la ritmicidad circadiana y circanual, y su síntesis está sujeta a una regulación doble: por un lado, responde a la estimulación noradrenérgica del NSQ y, por otro, a la acción inhibitoria directa de la luz. Así, su producción presenta un marcado ritmo circadiano con bajos niveles durante el día y máximos durante la noche independientemente del carácter diurno o nocturno del animal (Madrid, 2015).

I.2. Ritmo sueño-vigilia

El patrón bifásico de actividad y reposo ha sido ampliamente documentado en especies no mamíferas como peces, aves, reptiles e insectos. La capacidad de adaptación de los organismos a estas variaciones periódicas externas y, por tanto, de modificar su fisiología y comportamiento, ha resultado clave para la supervivencia de las especies (Akaârir, 2007).

La existencia de los estados de actividad antes descritos puede servir para definir el sueño desde un punto de vista comportamental. Así pues, se podría considerar que el sueño y la baja actividad son

equivalentes, de la misma forma que lo son la actividad y la vigilia. En el caso de mamíferos y aves la definición del sueño se basa en el análisis de los registros poligráficos: la actividad eléctrica cerebral o electroencefalograma (EEG), los movimientos oculares o electrooculograma (EOC), la actividad de la musculatura o electromiograma (EMG) y la actividad cardíaca (ECG).

I.2.1. Sueño Comportamental

El sueño comportamental se define como un estado que presenta: a) reposo motor, b) umbrales sensoriales elevados, c) fácil reversibilidad (Pieron, 1913), d) adopción de una postura estereotipada (Flanigan, 1973), e) uso de lugares específicos donde dormir, f) organización cíclica circadiana (Bruce, 1981) y g) el hecho de ser un estado regulado al presentar efectos de privación y saciedad (Tobler, 1986). Estas siete características están relacionadas entre sí.

I.2.2. El sueño electrofisiológico

En los mamíferos y aves, no es un estado homogéneo y pasivo (Aserinsky & Kleitman, 1953), sino que es un fenómeno activo y dinámico, producto de la interacción de diversas regiones corticales y subcorticales del sistema nervioso central (SNC) (Calvo, 1983). Los criterios electrofisiológicos permiten conocer diferentes etapas con sus respectivas manifestaciones bioeléctricas y, además, éstas pueden correlacionarse con variaciones específicas de algunas variables fisiológicas como los niveles de profundidad de sueño (Akaâr, 2007). La polisomnografía permite catalogar los estadios fisiológicos y conductuales que constituyen cada una de las distintas fases del sueño en el registro continuo y simultáneo de determinadas variables indicadoras del sueño. EEG, EOC, EMG y ECG son las principales variables, aunque pueden registrarse otras que complementen los resultados de las anteriores como son la observación del comportamiento o incluso el metabolismo de glucosa cerebral (Pedemonte & Velluti, 2005).

A través del registro gráfico se pueden clasificar las diferentes etapas del sueño en mamíferos definidas inicialmente por Rechtschaffen en 1968:

a) **Vigilia**: se produce una recepción y procesamiento de información sensorial proveniente del ambiente y del propio organismo. No es una etapa homogénea, pues presenta ciclos de actividad-reposo de aproximadamente 90 minutos concluyendo cada ciclo en una disminución de alerta. Se caracteriza por resultar en un EEG de ondas rápidas de bajo voltaje, que supera los 13 Hz (actividad beta) cuando el individuo está activo o tiene los ojos abiertos, y que oscila entre 8 y 12 Hz cuando el individuo permanece en reposo sensorial con los ojos cerrados. El tono muscular tónico es bien apreciable y se encuentra ausencia de movimientos oculares en reposo.

b) **Fase I (Adormecimiento)**: Dura pocos minutos ocupando un 5% del tiempo total de sueño en adultos. El patrón de EEG se denomina ritmo mixto, pues el ritmo alfa característico de la vigilia

tranquila con ojos cerrados, de 8 a 12 Hz, disminuye en amplitud, se hace discontinuo y es reemplazado por actividad de bajo voltaje de frecuencia entre 3 a 7 Hz. Los movimientos oculares son lentos e intermitentes, y se muestra un tono muscular reducido respecto a la fase de vigilia.

c) **Fase 2** (*Sueño ligero*): Ocupa un 50% del tiempo total de sueño en adultos. En el trazado de EEG se registran husos y complejos K. Los husos (14-16 Hz) tienen una duración de al menos medio segundo y predominan en regiones centrales, teniendo mayor voltaje en su inicio y final. Los complejos K consisten en ondas bifásicas de gran voltaje y pueden estar asociados con los husos. Ocurren espontáneamente, como respuesta a estímulos o relacionados con reacciones de despertar. Se observa la ausencia de movimientos oculares rápidos y un tono muscular menor respecto a las fases anteriores.

d) **Fases 3 y 4** (*Sueño lento profundo*): Ocupa un 10-20% del tiempo total de sueño en adultos. Resultado de EEG en ondas delta, de 0.5 a 2 Hz, que ocupan alrededor del 20% del patrón. Una vez las ondas lentas superan el 50% del trazado, se revela la “fase 4” o etapa final de la fase 3-4. De nuevo ausencia de movimientos oculares y tono muscular significativamente disminuido, hasta a veces ausente.

e) **Fases REM** (*Sueño paradójico*): Ocupa un 20-25% del tiempo total de sueño en adultos. Se caracteriza por la actividad con ritmos múltiples en el EEG, de bajo voltaje y de gran frecuencia. Es posible registrar ondas en “forma de sierra” de 2 a 6 Hz. Esta fase, además, se caracteriza por la aparición de movimientos oculares rápidos aislados o agrupados, y por la atonía muscular total a excepción de espasmos musculares espontáneos sin localización precisa.

La caracterización de estas fases permite poder agruparlas en dos tipos de sueño: sueño REM (activado o paradójico), en el que se encuentra la fase REM, y sueño NREM (lento u ortodoxo) en el que se encuentran el resto de fases y destacan las ondas lentas en el EEG. En los humanos, ambas fases se alternan cíclicamente a lo largo de la fase de oscuridad y, en adolescentes y adultos, se producen entre tres y siete ciclos (Casanueva, 2016).

I.2.3. Regulación del ritmo sueño-vigilia.

El sueño es un estado cerebral durante el cual se suspende la interrelación con el medio externo. Se alterna cíclicamente con el estado de alerta concluyendo en los ciclos de sueño-vigilia, uno de los ritmos circadianos fundamentales para entender el comportamiento animal.

El sueño sufre importantes modificaciones dependiendo de factores endógenos y exógenos. Entre estos destacan la ingesta, los estímulos sensoriales, el ejercicio, etc. Entre los endógenos, la organización y la cantidad de sueño dependen de factores homeostáticos reactivos y circadianos predictivos (Borbely, 1982).

Los mecanismos homeostáticos reactivos del ciclo sueño-vigilia son la razón por la que, a mayor tiempo de vigilia, mayor sea la necesidad del organismo al sueño. Actúan sistemas neuronales que generan y mantienen la vigilia como son las neuronas colinérgicas del cerebro basal y las serotoninérgicas del núcleo dorsal del raphe (Pedemonte & Velluti, 2005). Cabe destacar el glucocorticoide cortisol, producido por la glándula suprarrenal, pues su aumento antes del despertar anticipa los cambios posturales en la vigilia. Además, su liberación en condiciones basales sigue un patrón circadiano, apareciendo la cantidad más elevada a las 9 horas de la mañana y disminuyendo a medida que pasa el día. Su patrón de oscilación coincidente con el ritmo sueño-vigilia se debe a la conexión entre el núcleo paraventricular del hipotálamo, encargado de la liberación de la hormona en cuestión, y el NSQ (Buckley & Schatzberg, 2005). Como resultado de la vigilia y proporcionalmente a su número de horas, el metabolismo cerebral resulta en diversas sustancias que se depositan en el espacio extracelular o subaracnoideo y estimulan así a las neuronas gabaérgicas del núcleo preóptico ventrolateral del hipotálamo, causando el sueño (Casanueva, 2016). El ejemplo más clarificador es la adenosina, pues es subproducto del metabolismo y consecuencia de la ruptura de enlaces de la molécula de ATP, de manera que su concentración está asociada al consumo de energía. Es por ello que se considera como un factor promotor del sueño (Brown & McCarley, 2005). Este depósito estimula a las neuronas gabaérgicas como el ácido gama aminobutírico (GABA) del núcleo preóptico ventrolateral del hipotálamo aumentando la cantidad de sueño mientras contribuyen en la inhibición de los sistemas activadores de vigilia (Pedemonte & Velluti, 2005). En el electroencefalograma, la potencia delta aumenta y disminuye en función del tiempo transcurrido en vigilia y sueño, respectivamente, por lo que se considera el indicador básico de la necesidad homeostática de sueño.

Por otra parte, los mecanismos circadianos predictivos marcan la estimulación del sueño dependiendo del momento del día, independientemente de la cantidad de tiempo transcurrido en estado de vigilia y de los sincronizadores del entorno. La actividad rítmica del principal oscilador, el NSQ, se genera gracias a la transcripción de genes como *Per*, *Cry*, etc. y la síntesis de proteínas correspondientes a cada uno de los genes. El indicador básico del factor circadiano es la temperatura corporal, que presenta una fuerte correlación con la propensión al sueño. De esta manera, un individuo de horario diurno notará intensamente la necesidad de dormir aproximadamente a las 3:00-4:00 horas de la madrugada cuando la temperatura corporal se encuentra en sus valores mínimos.

Finalmente, cada estado posee lazos de retroalimentación propios: la vigilia tiene controles homeostáticos que regulan la ingesta, la defensa, la reproducción, etc., y el sueño tiene para regular la profundidad, el ascenso en los umbrales sensoriales, la posición corporal propia de la especie, la localización del dormitorio preferido, etcétera (Rial et al., 2010).

I.3. Estrés

En 1936 Hans Selye acuñó el término estrés en las ciencias biológicas como un síndrome de cambios psicofisiológicos producido por agentes nocivos con el objetivo de promover la adaptación del organismo a las condiciones variables de su entorno. El estrés, por tanto, constituye una demanda extraordinaria a la fisiología del organismo por el efecto de estímulos aversivos que perturban la homeostasis sobre las constantes fisiológicas y la conducta de los seres vivos (Gómez & Escobar, 2006), actuando desde la escala molecular (por ejemplo, producción de glucocorticoides) hasta el nivel del conjunto de la población (por ejemplo, cambios en la abundancia o la estructura de edad) (Cairns, 2013).

El Síndrome General de Adaptación propuesto también por Selye establece que los síntomas del mismo son independientes de la naturaleza del agente nocivo y que desarrolla tres fases:

- a) **Respuesta de alarma:** preparación instantánea del organismo contra el estresor caracterizado por la movilización de energía hacia el músculo, la secreción de adrenalina, el aumento de la frecuencia cardíaca y la inhibición del anabolismo que resulta prescindible en ese preciso momento.
- b) **Fase de resistencia:** sucede cuando el estrés se mantiene más de 48 horas. Resulta en un estado inmunitario deficiente, ya que se caracteriza por una sobreproducción de glucocorticoides y una disminución del número de linfocitos.
- c) **Fase de agotamiento:** la exposición ante el estresor prolongada durante meses compromete la función biológica del organismo y debilita gravemente el sistema inmunitario, pudiendo llegar a la inhibición del mismo y producir la muerte del individuo.

Los estresores se valoran según su naturaleza, intensidad y duración: aquellos de origen psicológico nacen de las circunstancias del entorno social y la susceptibilidad a los mismos dependen de la variabilidad interindividual, pudiendo alterar el impacto y las consecuencias adversas de la exposición (Monroe & Slavich, 2016). Un ejemplo es el efecto estresor del rango social sobre un individuo en una sociedad jerarquizada, como ocurre con los chimpancés. Por otro lado, se encuentran los estresores físicos como es el ruido, la contaminación o el ambiente vital inadaptado y reducido en el que viven los animales de zoológico. Entre ambos se encuentran los fisiológicos, clasificados dentro de naturaleza intermedia, como la privación del sueño, el hambre y las enfermedades (Rovi, 2016).

Existen factores moduladores de la intensidad y duración del estrés. En determinados estudios realizados con animales, el efecto del estrés es mayor ante situaciones imprevisibles (Nadal & Armario, 2010). Por tanto, la previsibilidad de la aparición del estresor es uno de los moduladores, junto al grado de control que se posee para modificar su impacto. Este último hace referencia a las estrategias de afrontamiento, a la capacidad del organismo a ejercer un cambio de la situación de peligro, bien sea en la intensidad, duración o frecuencia (Creel, 2001).

I.3.1. Respuesta fisiológica ante el estresor

La respuesta fisiológica ante el estresor se lleva a cabo mediante dos rutas fundamentales:

a) **Vía del sistema nervioso autónomo (SNA) o vía rápida:** se activa el sistema nervioso autónomo simpático, que provoca la liberación de catecolaminas y, por ende, un aumento de la frecuencia cardíaca (Genuth, 1993), y se inhibe el tono parasimpático, de funciones vegetativas (Viamontes & Nemeroff, 2009). Por tanto, se produce la paralización de sistemas innecesarios en ese momento, concentrándose la energía en aquellos decisivos para superar con éxito el factor estresor y permitiendo actuar rápidamente y de forma efectiva en una situación de peligro. Así, puede confirmarse que el estrés es una respuesta adaptativa (Sandín, 2003) y existe un nivel óptimo de estrés activador (Nadal & Armario, 2010).

b) **Vía eje hipotalámico-hipofisario-adrenal (HHA) o vía lenta:** la información del estímulo estresor se procesa en el núcleo paraventricular del hipotálamo. Las señales nerviosas promueven la síntesis del factor liberador de corticotropina (CRF), y de otros péptidos como la vasopresina, estimulando así la liberación de la hormona adrenocorticotropa (ACTH) desde la hipófisis anterior al torrente sanguíneo. La ACTH es detectada por la corteza adrenal produciendo así en última instancia la secreción de glucocorticoides (GC) en la corteza suprarrenal (Rovi, 2016). El principal GC en primates es el cortisol (Nelson, 1995). Los GC retroalimentan negativamente a la hipófisis y al hipotálamo a fin de regular la ACTH y el CRF, hormonas que también participan en procesos mnémicos e inmunitarios (Valdés & Flores, 1985). A pesar de que los incrementos de niveles de cortisol son esenciales para la respuesta adaptativa frente a estresores, se conoce que su secreción crónica, en cantidades significativas, conducen a enfermedades como la úlcera gástrica, la aterosclerosis, la inmunosupresión y las relacionadas con la alteración del sueño, entre otros (Sapolsky, 1993; Genuth, 1993; Rabin et al., 1999; Stephens & Wand, 2012). En condiciones normales, el eje HHA presenta ritmos de secreción circadianos en relación al ciclo sueño-vigilia, siendo las concentraciones de cortisol máximas al despertar y mínimas en la noche con el fin de la conciliación del sueño (Valdés et al., 1985).

I.3.2. Estrés, sueño y sistema inmune

El estrés y los cambios fisiológicos que conlleva influyen en la calidad y cantidad de sueño. Concretamente, estudios realizados tanto en animales como en humanos revelan la relación bidireccional entre el sueño y el eje HHA (Buckley & Schatzberg, 2005), clave en el proceso de respuesta al estrés. Se ha demostrado que el sueño de ondas lentas tiene un efecto inhibitorio en el sistema estresor, incluyendo el sistema simpático y el eje HHA (Basta et al., 2007), mientras que la disregulación del eje en cuestión causa alteraciones emocionales, cognitivas y de salud, entre las que

destacan los trastornos del sueño (Mrug et al., 2016). Las funciones de algunos neuropéptidos como el cortisol apoyan las anteriores confirmaciones, pues son facilitadores del estrés y la vigilia al mismo tiempo que inhiben el sueño. Por el contrario, se encuentra el ejemplo de las orexinas que reducen el estrés y la vigilia, facilitando el sueño (Pedemonte & Velluti, 2005; Próspero et al., 2010).

La evidencia de la relación entre el estrés y el sueño se encuentra ampliamente documentada. Como ejemplos, cabe mencionar un estudio presentado por Goodin et al. en 2012, en el cual se demuestra que individuos que presentaban baja calidad de sueño generaban respuestas exageradamente altas de cortisol frente a un estresor fisiológico, y el documentado por Meerlo et al. en 2008, en el que revelan que la privación o restricción del sueño se relaciona con un aumento en la actividad de las vías fundamentales de respuesta ante el estrés, una de ellas el eje HHA.

Tanto las disfunciones en el eje HHA como las alteraciones del sueño y el estrés afectan considerablemente a la salud a nivel fisiológico y mental (Chrousos & Gold, 1992; Minkel et al., 2014). Los estados de actividad provocan variaciones en el estado inmunitario, ya que éste recibe profusa inervación del sistema nervioso. Se ha demostrado que la mayoría de acrofases del número de células inmunes y su actividad en las especies diurnas aparecen al principio del sueño. Por otro lado, la cantidad y calidad de sueño puede verse alterada en función del estado inmune, como sucede en procesos infecciosos bacterianos y víricos en los que se aumenta el sueño (Barriga-Ibars et al., 2005). Entre las influencias recíprocas entre el estado inmune y el sueño destaca significativamente el estrés. Los principales mediadores de los efectos inmunomoduladores del estrés, entre los que se encuentran los GC, influyen sobre las células inmunes al alterar la producción de citocinas necesarias para su maduración y movilización, así como también al acoplarse a sus receptores específicos, localizados en el citoplasma y la membrana celular (Gómez & Escobar, 2006).

Es más adelante, en el año 2012, cuando Tung et al. documentan que el estrés crónico y las disregulaciones en el eje HHA generado por el rango social en una sociedad jerarquizada de hembras *Macaca mulatta* se refleja en cambios en la expresión genética de elementos reguladores de la inmunidad. Para el estudio se estableció una jerarquía controlada mediante la introducción de los individuos en nuevos grupos sociales, de manera que la introducción más reciente predecía el menor rango y, por ende, la más antigua el mayor. Cabe destacar que a pesar de que el rango jerárquico tiende a ser estable en las hembras de esta especie, puede variar, y, por tanto, se realizó un seguimiento del comportamiento diario. Se demostró que las hembras de menor rango sufrieron la disminución de los niveles de expresión genética de células mononucleares de sangre periférica, claves en la inmunidad ante infecciones.

I.4. Sistema de recompensa

El sistema de recompensa lo conforman un grupo de estructuras neuronales que proporcionan la motivación necesaria para la realización de comportamientos adaptados, permitiendo preservar al individuo y a la especie. Comprende tres componentes: uno emocional correspondiente al placer causado por la recompensa o el desagrado causado por el castigo, uno motivacional para obtener el premio o evitar el castigo, y uno cognitivo relacionado al aprendizaje asociativo generalmente realizado por refuerzo positivo y condicionamiento. La cognición de recompensa sirve para aumentar la probabilidad de supervivencia y reproducción al provocar un aprendizaje asociativo, una conducta de acción y por desencadenar emociones de valor positivo (Schultz, 2015).

Ante un estímulo de satisfacción, necesidad o alarma se pone en marcha el sistema de activación de la acción. Las acciones que satisfacen un deseo se reflejan en el fascículo medial del prosencéfalo (circuito de recompensa) y están relacionadas con la secreción de dopamina. Por otro lado, la necesidad de lucha o huida se procesa en el sistema periventricular (circuito de castigo) y se relaciona con la secreción de adrenalina. Por último, la sumisión se refleja en el sistema de inhibición de acción y se relaciona con la secreción de glucocorticoides mediante el eje HHA.

La dopamina, además de ser clave en el circuito de recompensa, está involucrada en la regulación del eje HHA y, por tanto, en la del estrés. El sistema dopaminérgico se divide en diversas vías, tales como la mesolímbica y la mesocortical, que se activan en situaciones de estrés. El eje central del circuito del placer está formado por las neuronas dopaminérgicas del área tegmental ventral (ATV) y sus axones se proyectan al cuerpo estriado, concretamente al núcleo accumbens, posiblemente implicado en el procesamiento y refuerzo de estímulos positivos, así como en la motivación (vía mesolímbica) (Tafet, 2008). La entrada de dopamina en el cuerpo estriado está involucrada con la evaluación de la recompensa y al aprendizaje asociado a la recompensa (Schultz et al., 2000). Los axones del sistema también proyectan desde el ATV a la corteza prefrontal, involucrada en funciones cognitivas como el procesamiento de la información de recompensa, en el juicio y en el control motivacional de conductas de acción. El estrés crónico activa la liberación excesiva de dopamina en la corteza prefrontal medial e inhibe la liberación de la misma en el núcleo accumbens. La excesiva liberación de dopamina en el circuito mesocortical como consecuencia del estrés aumenta la vulnerabilidad a la depresión y favorece reacciones de desesperanza mediante inhibición de la vía mesolímbica, además de alterar la motivación y la sensación de recompensa (Tafet, 2008; Schultz et al., 2000).

Además, la importancia de la dopamina, tanto en el sistema de recompensa como en el estrés, ha sido documentada en diversos estudios en los que se revelan cambios en la actividad de la corteza prefrontal como consecuencia de la recompensa o el estrés causado al socializar macacos que

anteriormente habían estado individualizados. Un ejemplo es el experimento realizado por Morgan et al. en el año 2002, en el que el estrés psicosocial de los subordinados altera la función del neurotransmisor suponiendo hiperactividad dopaminérgica (altos niveles sinápticos). Por el contrario, en dominantes, la capacidad de controlar los recursos se traduce en el aumento de hasta un 20% en la cantidad de receptores de dopamina D2 en la corteza prefrontal y, consecuentemente, en un mayor porcentaje de unión neurotransmisor – receptor y una disminución del nivel sináptico del neurotransmisor.

I.5. El simio *Pan troglodytes*

El chimpancé común, *Pan troglodytes* (Oken, 1816), es un primate perteneciente a la subfamilia Homininae (Gray, 1825), al igual que el humano, pues junto al bonobo, *Pan paniscus*, son la especie más próxima a nosotros en términos físicos, comportamentales y genéticos. Se encuentra en libertad en África tropical, ocupando bosques húmedos y secos, e incluso tierras de sabana (Pruetz & Bertolani, 2007) y su estado de conservación está amenazado en peligro de extinción. El género *Pan* se divide en dos especies: *Pan paniscus* (bonobo) y *Pan troglodytes* (chimpancé común).

I.5.1. Estructura social en el chimpancé común

Los códigos que regulan el comportamiento de los animales dependen de un mayor aprendizaje a medida que el cerebro del animal se vuelve más complejo (Goodall, 1982). La organización cerebral del chimpancé es altamente compleja y similar a la del humano, encontrando incluso áreas homólogas a Broca (Cantalupo & Hopkins, 2001) y Wernicke (Cantalupo et al., 2003). De este modo, *Pan troglodytes* es una especie altamente inteligente y social, con elevadas capacidades cognitivas para el aprendizaje. Su organización social se traduce en una compleja red de interacciones fundamentalmente de tipo cooperativo o competitivo a fin de aumentar la eficacia biológica (Llorente, 2016). Los chimpancés que comparten actividades forman comunidades sociales (Goodall, 1973) de entre 19 a 100 individuos (Langergraber et al., 2014). La sociedad es patrifocal y su estructura es de fisión-fusión (Terborgh & Janson, 1986) en la que subgrupos de individuos, permanentes o temporales, forman partidas de forrajeo (búsqueda de comida).

Las sociedades de chimpancés se caracterizan por presentar una jerarquía de dominancia (Goodall, 1986). El sistema jerárquico se desarrolla como mecanismo de orden respecto al acceso a recursos, contribuyendo a disminuir los conflictos entre los individuos. Los machos son los dominantes frente a las hembras y los más jóvenes, y entre ellos destaca en la cúspide de la pirámide el macho dominante o alfa (aunque cabe mencionar la existencia de una jerarquía entre hembras).

La conducta agresiva resulta una herramienta fundamental en el establecimiento y en la gestión de las relaciones sociales de los chimpancés, es por ello que las demostraciones de fuerza o displays son habituales, sobre todo en machos alfa que, generalmente, son significativamente más agresivos que el resto (Muller, 2002). Sin embargo, pueden ser otros factores los que modifiquen la pirámide jerárquica, como es la inteligencia. Por otra parte, además de las conductas de agonismo (amenaza y agresión) y anagonismo (sumisión, huida y apaciguamiento), existen otro tipo de interacciones sociales que influyen en la jerarquía, como las conductas sociopositivas encontradas en el acicalamiento, el ofrecimiento de comida y la formación de alianzas, entre otros.

Escalar rangos en jerarquía es significativamente ventajoso (Rohwer, 2007) ya que se traduce en mayor acceso a los recursos tróficos, en mayor oportunidad de apareamiento (Llorente, 2016) y, en última instancia, en el aumento del nivel de eficacia biológica (Sterck et al., 1997). Por el contrario, la subordinación conlleva una menor supervivencia por menor acceso a recursos, mayor riesgo de predación y, generalmente, mayor estrés social asociado a una disminución del estado de salud del individuo. Existen evidencias experimentales que muestran que la impredecibilidad y la falta de control se asocian a mayor estrés, por lo que es de esperar que, en animales sociales, los individuos subordinados sean los que mantengan los mayores niveles circulantes de GC como resultado del estrés psicosocial (Creel, 2001). Sin embargo, no es una afirmación que se cumpla como norma y los responsables de ello son los siguientes factores:

a) **Estabilidad jerárquica:** las jerarquías de dominancia de los chimpancés tienden a ser continuamente inestables debido a la característica estructura de fisión-fusión en la que los grupos dentro de la comunidad varían a menudo. Ante esta situación, los machos alfa deben estar continuamente en estado de alerta frente a la posibilidad de coaliciones y amenaza del puesto de dominancia (Muller, 2002), además de exhibir sus cualidades repetidamente, como puede ser la fuerza mediante displays para reforzar su estatus (Sapolsky, 2005). En jerarquías inestables o con poca estabilidad, conservar el estatus de macho alfa tiene el coste de una mayor participación en conflicto y, por tanto, mayor cantidad de heridas y gasto metabólico (Llorente, 2016), así como mayor estrés por liderazgo de la comunidad y protección del puesto. De este modo, la correlación negativa entre nivel de estrés y rango puede desaparecer en una jerarquía de dominancia inestable (Coe et al., 1979; Keverne et al., 1982). Por otra parte, cabe mencionar que en chimpancés puede conseguirse una relativa estabilidad si el macho alfa conserva su puesto durante un período de tiempo determinado y las relaciones sociales, así como las condiciones envolventes de la comunidad, son favorables a la estabilidad. En el año 1992, Sapolsky sugiere que en jerarquías estables los individuos de mayor rango presentan ventajas psicológicas asociadas a la predictibilidad y control, con resultado de menor estrés frente a los subordinados.

b) **Condiciones energéticas:** en animales salvajes se ha observado una correlación negativa entre niveles de cortisol y disponibilidad de alimentos (Foley et al., 2001), viéndose perjudicados en este caso con mayor estrés aquellos individuos subordinados en un contexto de recursos limitados.

c) **Espacio:** la incapacidad de evitar físicamente a individuos dominantes se asocia con estrés psicosocial. El entorno que envuelve a la comunidad marca las limitaciones de la evitación, siendo diferente entre un ecosistema natural con presencia de árboles y un medio artificial limitado. Cabe destacar que este factor es significativamente importante en cautividad, en la que los individuos subordinados se enfrentan a espacios reducidos en los que difícilmente se puede evitar a superiores de la jerarquía (Sapolsky, 2005).

d) **Personalidad del individuo:** la conexión entre el rango y la patología puede verse empeorada en el caso de aquellos individuos propensos a interpretar circunstancias ambiguas como psicológicamente estresantes (Sapolsky, 2005).

e) **Gasto energético:** el ejercicio incrementa la secreción de GC proporcionalmente a su intensidad (Girard & Garland, 2002; Muller, 2002). *Pan troglodytes* es una especie cuyas demostraciones de fuerza son agresivas y energéticamente costosas, por lo que los individuos dominantes, los más agresivos, pueden presentar un incremento de GC por movilización de reservas energéticas para afrontar la demanda metabólica en cuestión (Muller, 2002).

I.5.2. El sueño en el chimpancé

En el año 1979, Meddis hacía referencia a la poca importancia que se prestaba al fenómeno del sueño cuando en realidad la mayoría de las especies de mamíferos pasan la mitad de sus vidas en ese estado. Sin embargo, el estudio del sueño en el chimpancé dio fruto a diversos experimentos por la proximidad filogenética con el humano y la gran similitud cerebral. Se conoce que el sueño es un fenómeno altamente sujeto a influencias del entorno (Reite et al., 1976), por lo que el método invasivo utilizado en la mayoría de experimentos carecen de información respecto a la alteración que las variables artificiales (restricción corporal, entorno artificial, baja socialización...) pueden ejercer sobre los patrones del sueño de los individuos. De todos modos, electroencefalogramas realizados durante el sueño en el chimpancé muestran patrones reveladores en cuanto a la similitud con los humanos, en comparación con otros mamíferos (Adey et al., 1963). Aunque *Pan troglodytes* presenta una media total de horas de sueño de 11.5 y la de *Homo sapiens* es de 8.5 (Llorente, 2016), ambos individuos en edad adulta presentan sueño monofásico, con un solo período de sueño durante las 24 horas del día (Capellini et al., 2008). Tanto en grandes simios como en humanos se diferencian las 4 fases diferentes del sueño NREM (Freemon et al., 1969; Dement & Kleitman, 1957; Tobler, 2005). Las características de la fase REM también son compartidas. Un ejemplo es la aparición de ondas en forma de sierra, descritas para el humano sobre todo en la parte final de esta fase (Jouvet et al., 1960), en chimpancés

adultos (Bert et al., 1970) y en chimpancés jóvenes (Freemon et al., 1970). Además, en chimpancés y humanos jóvenes el tiempo dedicado a la fase REM es mayor que en otras especies de mamíferos. La hipótesis es que, como esta fase tiene un importante papel en el desarrollo cerebral (Adey et al., 1963), aumentar el tiempo dedicado a la misma se asocia a la complejidad cognitiva característica de los homínidos (Llorente, 2016).

La interrelación entre la complejidad de los nidos construidos para dormir y la capacidad cognitiva ha podido evidenciarse en chimpancés en cautividad (Martin-Ordas & Call, 2011). De alrededor de 500 especies de primates conocidas hasta hoy, tan solo 6 nidifican para dormir: los grandes simios (Llorente, 2016). Los motivos hipotéticos que explican este hecho son:

1. Mejor calidad de sueño, pues en la fase REM se produce atonía muscular y, por lo tanto, se precisa un soporte seguro en el que descansar (Llorente, 2016).
2. Mantenimiento de la temperatura corporal (Stewart, 2011).
3. Sistema antiparásitos y anti-insectos (Stewart, 2011).
4. Estrategia antipredatoria. La nidificación en los árboles ofrece un ambiente más seguro, estable y confortable (Bert, 1973; Blaffer-Hrdy, 1977; Goodall, 1962).

Algunos autores consideran que la universalidad en la construcción de nidos en grandes simios se explica por una tendencia motora innata y por aprendizaje y experiencia durante la infancia mediante imitación y ensayo-error (Lethmate, 1977; Videan, 2006). Los chimpancés renuevan el nido para dormir cada noche (Boesch & Boesch-Achermann, 2000), seleccionando específicamente los árboles en función de su estabilidad, firmeza, altura o propiedades biomecánicas (Llorente, 2016). La renovación del nido se debe al aumento de la probabilidad de infección por parásitos (Hausfater & Meade, 1982), del riesgo de predación (Llorente, 2016) y a la reducción de oportunidad de explotar nuevos recursos tróficos (Chapman, 1989). Sin embargo, cabe destacar que los chimpancés cautivos practican la necesidad etológica en cuestión (Fultz et al., 2013), pudiendo anidar en el suelo ya que la presión de depredación es nula (Anderson, 1984). Los nidos tienen una distribución espacial restringida (Altmann & Altmann, 1970) y el colecho puede favorecer al grupo mediante funciones termorreguladoras (Altmann, 1980), sexuales (Anderson & McGrew, 1984) y antipredatorias (Nunn et al., 2009), a pesar de tener un coste en términos de parasitismo (Nunn & Altizer, 2006).

La influencia de factores sociales en la actividad del descanso de chimpancés ha sido sujeta a poca investigación (Lock & Anderson, 2013), a pesar de que los grupos de anidamiento conforman una actividad social (Fruth & Hohmann, 1996) e incluso la examinación de los subgrupos nocturnos puede revelar información sobre la dinámica social (Vessey, 1973). Por ejemplo, los subgrupos formados para dormir reflejan relaciones afiliativas, que pueden ser menos evidentes durante el día (Altmann, 1980).

Por una parte, los lugares de nidificación son un recurso más, por lo que los miembros compiten por el lugar más favorable. Las relaciones de dominancia influyen en la elección del lugar del nido, hecho de gran importancia ya que influye en variables como la temperatura a la que dormir (Gaulin & Gaulin, 1982; Tollman, 1982), la calidad del sueño (Reite et al., 1976) u otros aspectos del descanso como los subgrupos que se forman (Brain, 1965). Sin embargo, los efectos de la dominancia sobre los patrones del sueño han recibido poca atención en la literatura y merece un mayor estudio (Anderson, 1984). Por otra parte, los chimpancés presentan una estructura de fisión-fusión e irregularmente se juntan y separan durante el día. La agregación a la hora de dormir da la oportunidad de diseminación de información entre los individuos de la comunidad (Goodall, 1962). Además, a pesar de que generalmente los chimpancés pasan la noche en el nido (Goodall, 1962), se pueden observar comportamientos activos durante la noche como la alimentación, el apareamiento o incluso el desplazamiento en machos adultos (Anderson, 1984). Estas actividades nocturnas pueden ser espontáneas o ser provocadas por las condiciones del entorno como puede ser el ruido (Pruetz & Bertolani, 2009) o la luz de la luna (Goodall, 1968; Pruetz & Bertolani, 2009; Altmann & Altmann, 1970).

En el estudio sobre el comportamiento del sueño realizado por Riss y Goodall del año 1976 se intentó establecer el comportamiento del sueño de los chimpancés en cautividad mediante método observacional no invasivo. Se observó que es habitual que los individuos se duerman aproximadamente 10 minutos después de las actividades. Ocasionalmente antes de dormirse se estiran o se autoacicalan, como se ha documentado en chimpancés en libertad (Goodall, 1962). Durante la noche cambian de postura (Goodall, 1968), aunque parecen conservar el calor acercando las extremidades al cuerpo, normalmente acostándose de lado (Goodall, 1965; Nissen, 1931). Al despertar, habitualmente se encuentran en el mismo lugar en el que se fueron a dormir y suelen defecar y orinar en el lugar de descanso (Goodall, 1965; Nissen, 1931; Riss & Goodall, 1976), al contrario que los salvajes que no suelen ensuciar los nidos (Goodall, 1962). A veces, descansan relajados durante 5-10 minutos pudiendo llegar a dormirse de nuevo. Las circunstancias individuales como las heridas (Shopland, 1982), la personalidad (Goodall, 1962) y el padecimiento de una enfermedad (Goodall, 1983) influyen en el comportamiento matutino.

II. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

II.1. Hipótesis del trabajo

La importancia del estrés psicosocial y la alteración de la homeostasis a causa de la ocupación de un estatus concreto en sociedades jerarquizadas de primates está ampliamente documentada (Sapolsky, 2005). Sin embargo, la literatura referida al efecto del rango social sobre el ritmo sueño-vigilia de los grandes simios es prácticamente nula. La relación entre ambos elementos merece mayor investigación, pues el ritmo sueño-vigilia es sensible al estrés y a la alteración del sistema inmune.

Teniendo en cuenta lo anterior, se han considerado como hipótesis:

- En una jerarquía de dominancia fuerte o estable, los individuos de menor rango social presentarían mayores alteraciones en el ciclo sueño-vigilia que los que se encuentran en un rango superior.
- En una jerarquía de dominancia débil o inestable, tanto los machos alfa como los individuos de menor rango social presentarían mayores alteraciones en el ciclo sueño-vigilia que los que se encuentran en un rango intermedio.

II.2. Objetivos del trabajo

El objetivo general del proyecto es determinar el efecto del rango social sobre el ritmo sueño-vigilia del simio *Pan troglodytes* en cautividad.

Para ello, y como objetivos específicos, se analizarán mediante un etograma los siguientes parámetros:

- Conocer la jerarquía establecida y su grado de estabilidad mediante el estudio de las interacciones agonísticas entre los individuos de la especie *Pan troglodytes*.
- Conocer el orden de nidificación. Para la construcción del nido se utiliza un material y espacio limitados, por lo que la nidificación es un recurso más por el que los individuos compiten.
- Conocer el orden en el que se duermen y en el que se despiertan los individuos, así que cuantificar el tiempo subjetivo de sueño diurno, de sueño nocturno y de vigilias intrasueño. De esta manera establecer el patrón sueño-vigilia.

El estrés, tan conocido y extendido en la sociedad actual, tiene un fuerte impacto en el bienestar y la calidad de vida de las personas. El estudio del estrés y los ritmos circadianos en el simio como modelo animal, supone una aproximación al grado de influencia de los estímulos estresantes en los ritmos y las patologías asociadas a la alteración de éstos en humanos, como por ejemplo el insomnio.

III. MATERIAL Y MÉTODOS

III. 1. Animales

En este proyecto se estudiará el comportamiento de 35 individuos adultos en cautividad de la especie *Pan troglodytes*, 25 machos y 10 hembras. El seguimiento de una rutina favorece su bienestar, por lo que cada día a las 9.30h desayunan en los dormitorios. A las 10.00h salen a las instalaciones exteriores donde hay comida esparcida entre la vegetación para fomentar el forrajeo durante el día. A las 13.00h vuelve a repartirse comida y, por último, a las 19.30h entran de nuevo en los dormitorios, momento en el que cenan. La dieta, variada y completa, siempre es la misma con pequeñas excepciones como las frutas de temporada. El acceso al agua está disponible en todo momento, tanto en instalaciones interiores como en exteriores.

III. 2. Instalaciones

El proyecto se llevará a cabo en un centro de rescate y rehabilitación de primates ubicado en Cataluña. Los 35 animales del estudio estarán separados en 5 grupos de 7 individuos (5 machos y 2 hembras). Cada grupo disfrutará de una instalación exterior de 2000 m² propia, por lo que hay un total de 5 instalaciones exteriores. La cerca del perímetro mide 5 metros de altura, es de acero y está electrificada con 12V, para evitar la posible fuga de los chimpancés. Además, el entorno ofrecido es natural, con vegetación abundante, plataformas de madera y construcciones en las que trepar o refugiarse. Las instalaciones interiores también están separadas por grupos, conformando un total de 5 dormitorios independientes. Cada uno de ellos mide 15m² y están enriquecidos con plataformas a una altura de 2 metros alejadas del suelo, ya que las estructuras de este tipo reducen el estrés al ofrecer rutas de escape en situaciones tensas (Roder & Timmermans, 2002). El suelo se recubre generosamente con paja, material que es utilizado para la construcción del nido por la mayoría de los individuos. La temperatura de las instalaciones interiores se controla, de manera que no disminuya de los 20 °C ni sobrepase los 30 °C, pues tanto el frío como el calor excesivo provocan alteraciones del sueño (Videan, 2005). En cada patio exterior y dormitorio se instalarán 4 cámaras de grabación situadas en los 4 ángulos de estos recintos que presenten total inaccesibilidad a los animales y, a su vez, garanticen un seguimiento con visibilidad completa tanto diurna como nocturna.

III. 3. Método para conocer la jerarquía establecida y su grado de estabilidad

Identificar la individualidad de los sujetos es el primer paso en el estudio etológico de un grupo de animales. Los grandes simios disponen de un tipo de características faciales que facilitan el reconocimiento individual, pero otros elementos permanentes o de tasa de cambio lenta pueden ayudar al reconocimiento como puede ser el tamaño del cuerpo, la longitud de las extremidades, el pelaje,

cicatrices e incluso las características psicológicas y etológicas, entre otras. Una vez se identifiquen los individuos, para conocer la jerarquía establecida se medirán globalmente las interacciones de tipo agonístico, es decir, las relaciones de dominancia y sumisión (Newton-Fisher, 2004) que suceden durante el día (cámaras exteriores) y durante la noche (cámaras interiores).

La observación se realizará mediante un criterio conductual, en la que el investigador determina que el inicio de una sesión viene determinado por un comportamiento concreto, en este caso los de tipo agonístico, y finaliza con otro tipo de conducta, como la vuelta a las instalaciones para cenar o la salida a los exteriores después de desayunar. Además, el muestreo es de tipo multifocal con un registro de segmentación por criterios conductuales activado por transiciones (RAT), caracterizado por registrar el comportamiento de los individuos en función a los cambios que se producen en su conducta durante la sesión, anotando también el momento temporal en el que se produce dicho cambio. Este tipo de registro permite obtener las duraciones, frecuencias, secuencias, órdenes y transiciones de los comportamientos.

Las conductas agonísticas se registrarán durante el día y la noche mediante un etograma que cataloga los comportamientos interesantes para el estudio (ver anexo). Una vez identificadas las conductas agonísticas, es necesario establecer en qué situaciones los individuos serán los “ganadores” o “perdedores” de la interacción y se recogerán los datos durante los meses de junio, julio y agosto. Además, se anotará si los comportamientos agonísticos tienen retorno o no, datos que permitirán diferenciar entre una jerarquía estable o “de dominancia fuerte” (menos de un 5% de retorno) y una jerarquía más inestable o “de dominancia débil” en la que el retorno puede alcanzar el 15%.

III. 4. Método para cuantificar y cualificar el sueño

Al igual que en el apartado anterior, el muestreo será multifocal-RAT y el registro se realizará en base al etograma del anexo. Analizando las imágenes grabadas se elaborará una agenda del ritmo sueño-vigilia de cada individuo del grupo experimental (ver tabla II). Una vez obtenidos los resultados se obtendrá el orden en el que los individuos nidifican (si lo hacen), en el que se duermen y en el que se despiertan. Además, se evaluará la calidad del sueño mediante la continuidad del mismo; a menor número de vigiliadas intrasueño mayor sería la calidad del sueño.

III. 5. Análisis de datos

Una vez obtenidos los datos de las conductas agonísticas, se realizará una matriz de interacción diádica mediante la cual se puede detectar y representar la jerarquía existente en un determinado grupo. Además, los datos recogidos en la matriz son la base sobre la que se calculará el índice de dominancia de Lehner (1996), el cual permite saber el grado de dominancia que un individuo puede tener sobre los demás. Éste se calcula en relación al número total de veces que un individuo A gana enfrentamientos, dividido por el número total de enfrentamientos en los que ha estado implicado.

		«Perdedores»						
		A	B	C	D	E	Total	Lehner
«Ganadores»	A		15	2	4	7	28	0,148936
	B	25		4	0	14	43	0,472527
	C	36	25		14	58	133	0,863636
	D	1	3	4		4	12	0,155844
	E	98	5	11	47		161	0,659836
	total	160	48	21	65	83		

Tabla I. Ejemplo de matriz de interacción diádica e índices de Lehner (Llorente, 2016).

La cantidad y la calidad del sueño se evaluarán mediante el análisis de la agenda del ritmo sueño-vigilia. En el sueño nocturno, a menor número de vigiliadas intrasueño, mayor la calidad del sueño.

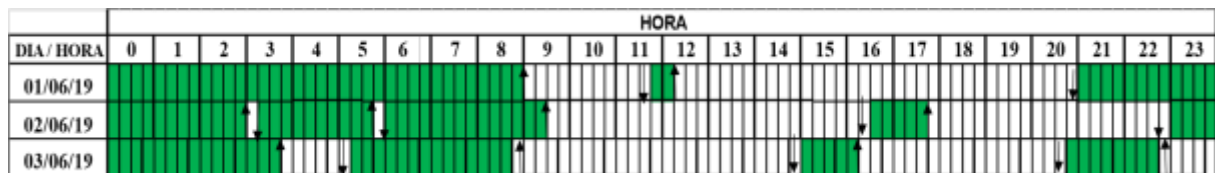


Tabla II. Ejemplo de agenda del ritmo sueño-vigilia. Los espacios en blanco corresponden al tiempo en estado de vigilia y los coloreados en verde al tiempo de sueño. Las flechas que señalan hacia abajo indican el momento en el que el individuo se acuesta, mientras que las que señalan hacia arriba muestran el momento en el que se incorpora.

Para el análisis de los ritmos circadianos se empleará el programa Circadin ® y para el estadístico, se utilizará el análisis de varianza con medidas repetidas para comparar el número de horas dormidas cada 24 horas a lo largo de los 3 meses que durará el experimento. Para ello, se empleará el programa SPSS o el OriginPro 8.1.

IV. WORKPLAN

El estudio tendrá una duración de tres meses (Riss & Goodall, 1976) y se realizará durante junio, julio y agosto, ya que la temperatura ambiente es más alta y, por tanto, más adecuada para los chimpancés cuyo hábitat natural se encuentra en África tropical. De esta manera se reduce la posibilidad de que las temperaturas bajas causen alteraciones en el sueño de los individuos.

El registro de la conducta agonística así que la grabación audiovisual diurna y nocturna del ritmo sueño-vigilia de los animales serán analizados a diario.

TRABAJO	MESES Y DÍAS					
	Junio		Julio		Agosto	
	1-15	15-30	1-15	15-31	1-21	21-31
Grabación audiovisual						
Registro mediante etograma						
Análisis de datos						

Tabla III. Calendario de realización de tareas.

V. PRESUPUESTO

El presupuesto del proyecto alcanza un coste total de 1954 €. Es importante destacar que el estudio se lleva a cabo en un centro de rescate, por lo que los individuos y su manutención, así como el ordenador necesario para los análisis de datos, están proveídos por el centro y, por tanto, no suponen ningún coste.

Concepto	Cantidad	Coste unitario (€)	Coste total (€)
Cámara HOSAFE Dome H2MD4A	40	44.90	1796
Cables alargadores de alimentación	20	7.90	158

Tabla IV. Presupuesto del proyecto.

VI. APLICACIONES

El chimpancé común, además de ser una de las primeras especies de primates descrita por los científicos, también ha sido una de las especies que más ha interesado por su enorme parecido con el ser humano (Llorente, 2016). Investigaciones bioquímicas, neuroanatómicas y etológicas muestran grandes similitudes entre ambas especies como, por ejemplo, la estructura y circuitos del cerebro, los mecanismos del sistema inmune, las proteínas de la sangre (Goodall, 1973) y la autoconsciencia (Kitchen et al., 1996; Mahovetz et al., 2016). Es por ello que el estudio de este gran simio da la posibilidad de encontrar algunas de las respuestas acerca de nuestro proceso de hominización conductual (Llorente, 2016) y aporta conocimientos que pueden contribuir de manera significativa en la comprensión de aspectos relacionados al comportamiento actual de los humanos, como es la influencia del estrés psicosocial sobre el ciclo sueño-vigilia.

El estudio del estrés y los ritmos circadianos en el simio como modelo animal, supone una aproximación al grado de influencia de los estímulos estresantes en los ritmos y las patologías asociadas a la alteración de éstos en humanos, como por ejemplo el insomnio. Debido a que se trata de un factor ampliamente extendido en nuestra sociedad actual, se busca demostrar como el estrés puede influir en los ritmos circadianos y su regulación. Cabe destacar la importancia de los métodos no invasivos, pues el desarrollo natural del sueño se ve alterado con el estrés que pueden generar los métodos invasivos (Cruz-Aguilar et al., 2008).

El interés hacia esta especie no lo excluye, a día de hoy, de su utilización como sujetos de estudio en investigación biomédica, en el mundo del entretenimiento, ni como mascotas, así como tampoco de los abusos y perjuicios consecuentes para su protección y bienestar (Llorente, 2016). Muchos grandes simios con una trayectoria de las mencionadas anteriormente acaban siendo rescatados y rehabilitados en cautividad. Los estudios relacionados con el sueño en dichos homínidos cautivos tienen importantes implicaciones para su bienestar, pues conociendo la importancia del descanso y los factores influyentes sobre el mismo, pueden tomarse las medidas adecuadas para mejorar la calidad de vida de los individuos en cuestión (Samson y Shumaker, 2015).

VII. ANEXO

Tabla V. Etograma utilizado durante la monitorización comportamental de los chimpancés en cautividad.

Categoría comportamental	Comportamiento	Definición
Individual	Dormir	Individuo inactivo, tumbado y con los ojos cerrados durante más de 5 minutos.
	Despertar	Individuo incorporado con los ojos abiertos cambiando del estado de sueño al de vigilia.
	Vigilia intrasueño	Estado de vigilia de más de 5 segundos que interrumpe la continuidad del sueño durante la noche.
	Nidificar	Construcción de un nido para dormir.
	Comportamiento anormal	Estereotipias como la regurgitación, rocking, coprofagia, tricotilofagia...
Otros	Locomoción, autoacicalamiento, masturbación...	
Social agonístico	Dominancia	Comportamientos amenazadores como la agresión (golpear, morder, lanzar objeto o comida), display, robo de comida, vocalización pant-hoot y desalojamiento.
	Sumisión	Evitación, huida, dar comida, llevarse la mano o el dedo a la boca en respuesta a amenaza y vocalización pant-grunt.

VIII. BIBLIOGRAFÍA

- Adey, W. R., Kado, R. T., & Rhodes, J. M. (1963). Sleep: cortical and subcortical recordings in the chimpanzee. *Science*, *141*(3584), 932-933.
- Akaârir, M. (2007). *Signos Electrofisiológicos de los estados de reposo, sueño y vigilia. Estudio comparativo entre mamíferos y reptiles* (Doctoral dissertation, Tesis Doctoral, Universitat de les Illes Balears).
- Altmann, J. (1980). The ecology of motherhood and infancy in the savannah baboon.
- Altmann, S. A., & Altmann, J. (1970). *Baboon Ecology: African Field Research* (Basel, Munchen).
- Anderson, J. R. (1984). Ethology and ecology of sleep in monkeys and apes. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 14, pp. 165-229). Academic Press.
- Anderson, J. R., & McGrew, W. C. (1984). Guinea baboons (*Papio papio*) at a sleeping site. *American Journal of Primatology*, *6*(1), 1-14.
- Aschoff, J. (1960, January). Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. In *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology* (Vol. 25, pp. 11-28). Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Aschoff, J. (1964). Survival value of diurnal rhythms. In *Symposia of the Zoological Society of London* (Vol. 13, pp. 79-89).
- Aserinsky, E., & Kleitman, N. (1953). Regularly occurring periods of eye motility, and concomitant phenomena, during sleep. *Science*, *118*(3062), 273-274.
- Baron, K. G., & Reid, K. J. (2014). Circadian misalignment and health. *International review of psychiatry*, *26*(2), 139-154.
- Basta, M., Chrousos, G. P., Vela-Bueno, A., & Vgontzas, A. N. (2007). Chronic insomnia and the stress system. *Sleep medicine clinics*, *2*(2), 279-291.
- Bert, J. (1973). Basic factors of sleep organization in primates. In *Sleep 1972* (pp. 446-448). Karger Publishers.
- Bert, J., Kripke, D. F., & Rhodes, J. (1970). Electroencephalogram of the mature chimpanzee: twenty-four hour recordings. *Clinical Neurophysiology*, *28*(4), 368-373.
- Blaffer Hrdy, S. (1977). The langurs of Abu. *Female and Male Strategies of Reproduction*.
- Boesch, C., & Boesch-Achermann, H. (2000). *The chimpanzees of the Tai Forest: Behavioural ecology and evolution*. Oxford University Press on Demand.
- Borbély, A. A. (1982). A two process model of sleep regulation. *Hum neurobiol*, *1*(3), 195-204.
- Brain, C. K. (1965). Observations on the behaviour of vervet monkeys. *African Zoology*, *1*(1).
- Brown, R. E., & McCarley, R. W. (2005). Neurotransmitters, neuromodulators, and sleep. In *The physiologic nature of sleep*(pp. 45-75).
- Bruce Durie, D. J. (1981). Sleep in animals. *Psychopharmacology of Sleep*. Raven Press, New York, 1-18.
- Buckley, T. M., & Schatzberg, A. F. (2005). On the interactions of the hypothalamic-pituitary-adrenal (HPA) axis and sleep: normal HPA axis activity and circadian rhythm, exemplary sleep disorders. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism*, *90*(5), 3106-3114.
- Cairns, J. (2013). Stress, environmental.
- Calvo, J. M. (1983). Investigaciones sobre el sueño. *Salud Mental*, *6*(3), 75-80.
- Cannon, W. B. (1929). Organization for physiological homeostasis. *Physiological reviews*, *9*(3), 399-431.
- Cantalupo, C., & Hopkins, W. D. (2001). Asymmetric Broca's area in great apes. *Nature*, *414*(6863), 505.
- Cantalupo, C., Pilcher, D. L., & Hopkins, W. D. (2003). Are planum temporale and sylvian fissure asymmetries directly related?: A MRI study in great apes. *Neuropsychologia*, *41*(14), 1975-1981.
- Capellini, I., Nunn, C. L., McNamara, P., Preston, B. T., & Barton, R. A. (2008). Energetic constraints, not predation, influence the evolution of sleep patterning in mammals. *Functional ecology*, *22*(5), 847-853.
- Capitanio, J. P., Mendoza, S. P., Lerche, N. W., & Mason, W. A. (1998). Social stress results in altered glucocorticoid regulation and shorter survival in simian acquired immune deficiency syndrome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *95*(8), 4714-4719.
- Casanueva García de Alvear, M. A. (2016). Alteraciones del sueño, obesidad y resistencia a la insulina.
- Chapman, C. A. (1989). Spider monkey sleeping sites: use and availability. *American Journal of Primatology*, *18*(1), 53-60.
- Chrousos, G. P., & Gold, P. W. (1992). The concepts of stress and stress system disorders: overview of physical and behavioral homeostasis. *Jama*, *267*(9), 1244-1252.
- Coe, C. L., Mendoza, S. P., & Levine, S. (1979). Social status constrains the stress response in the squirrel monkey. *Physiology & Behavior*, *23*(4), 633-638.

- Creel, S. (2001). Social dominance and stress hormones. *Trends in ecology & evolution*, 16(9), 491-497.
- Czeisler, C. A., Moore-Ede, M. C., & Coleman, R. H. (1982). Rotating shift work schedules that disrupt sleep are improved by applying circadian principles. *Science*, 217(4558), 460-463.
- DeCoursey, P. J., Krulas, J. R., Mele, G., & Holley, D. C. (1997). Circadian performance of suprachiasmatic nuclei (SCN)-lesioned antelope ground squirrels in a desert enclosure. *Physiology & Behavior*, 62(5), 1099-1108.
- Dement, W., & Kleitman, N. (1957). Cyclic variations in EEG during sleep and their relation to eye movements, body motility, and dreaming. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 9(4), 673-690.
- Emerson, K. J., Bradshaw, W. E., & Holzapfel, C. M. (2008). Concordance of the circadian clock with the environment is necessary to maximize fitness in natural populations. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62(4), 979-983.
- Flanigan Jr, W. F. (1973). Sleep and Wakefulness in Iguanid Lizards, *Ctenosaura pectinata* and *Iguana iguana*; pp. 417-436. *Brain, behavior and evolution*, 8(6), 417-436.
- Foley, C. A. H., Papageorge, S., & Wasser, S. K. (2001). Noninvasive stress and reproductive measures of social and ecological pressures in free-ranging African elephants. *Conservation Biology*, 15(4), 1134-1142.
- Freemon, F. R., McNew, J. J., & Adey, W. R. (1969). Sleep of unrestrained chimpanzee: cortical and subcortical recordings. *Experimental neurology*, 25(1), 129-137.
- Freemon, F. R., McNew, J. J., & Adey, W. R. (1970). Sleep of unrestrained chimpanzee: differences between first and last rapid eye movement periods. *Folia Primatologica*, 13(2-3), 144-149.
- Fruth, B., & Hohmann, G. (1996). 17• Nest building behavior in the great apes: the great leap forward?. *Great ape societies*, 225.
- Fultz, A., Brent, L., Breaux, S. D., & Grand, A. P. (2013). An evaluation of nest-building behavior by sanctuary chimpanzees with access to forested habitats. *Folia Primatologica*, 84(6), 405-420.
- Gaulin, S. J., & Gaulin, C. K. (1982). Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. *International Journal of Primatology*, 3(1), 1-32.
- Genuth, S.M. (1993). The endocrine system. *Berne RM, Levy MN Physiology* (3), 813-1024.
- Girard, I., & Garland Jr, T. (2002). Plasma corticosterone response to acute and chronic voluntary exercise in female house mice. *Journal of applied physiology*, 92(4), 1553-1561.
- Goldstein, A. N., & Walker, M. P. (2014). The role of sleep in emotional brain function. *Annual review of clinical psychology*, 10, 679-708.
- Gómez-González, B., & Escobar, A. (2006). Estrés y sistema inmune. *Rev Mex Neuroci*, 7(1), 30-8.
- Goodall, J. (1965). Chimpanzees of the gombe stream reserve. *Primate behavior: Field studies of monkeys and apes*.
- Goodall, J. (1982). Order without law.
- Goodall, J. (1986). Social rejection, exclusion, and shunning among the Gombe chimpanzees. *Ethology and Sociobiology*, 7(3-4), 227-236.
- Goodall, J. M. (1962). Nest building behavior in the free ranging chimpanzee. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 102(2), 455-467.
- Goodin, B. R., Smith, M. T., Quinn, N. B., King, C. D., & McGuire, L. (2012). Poor sleep quality and exaggerated salivary cortisol reactivity to the cold pressor task predict greater acute pain severity in a non-clinical sample. *Biological psychology*, 91(1), 36-41.
- Halberg, F., Halberg, E., Barnum, C. P., & Bittner, J. J. (1959). Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals, vol. 55. *American Association for the Advancement of Science, Washington, DC*, 803-878.
- Hausfater, G., & Meade, B. J. (1982). Alternation of sleeping groves by yellow baboons (*Papio cynocephalus*) as a strategy for parasite avoidance. *Primates*, 23(2), 287-297.
- Honma, S., Honma, K. I., & Hiroshige, T. (1989). Methamphetamine induced locomotor rhythm entrains to restricted daily feeding in SCN lesioned rats. *Physiology & behavior*, 45(5), 1057-1065.
- Ikonomov, O. C., Stoynev, A. G., & Shisheva, A. C. (1994). Circadian function of suprachiasmatic nuclei: molecular and cellular biology. *Chronobiologia*, 21(1-2), 71-77.
- Jiménez-Rubio, G., Solís-Chagoyán, H., Domínguez-Alonso, A., & Benítez-King, G. (2011). Alteraciones del ciclo circadiano en las enfermedades psiquiátricas: papel sincronizador de la melatonina en el ciclo sueño-vigilia y la polaridad neuronal. *Salud mental*, 34(2), 167-173.
- Johnson, R. F., Moore, R. Y., & Morin, L. P. (1988). Loss of entrainment and anatomical plasticity after lesions of the hamster retinohypothalamic tract. *Brain research*, 460(2), 297-313.
- Jouvet, M., Michel, F., & Mounier, D. (1960). *Analyse électroencéphalographique comparée du sommeil physiologique chez le chat et chez l'homme*.

- Kavanau, J. L. (1997). Memory, sleep and the evolution of mechanisms of synaptic efficacy maintenance. *Neuroscience*, 79(1), 744.
- Keverne, E. B., Meller, R. E., & Eberhart, A. (1982). Dominance and subordination: concepts or physiological states?. In *Advanced views in primate biology* (pp. 81-94). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kitchen, A., Denton, D., & Brent, L. (1996). Self-recognition and abstraction abilities in the common chimpanzee studied with distorting mirrors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(14), 7405-7408.
- Klein, D. (1985). Photoregulation of the mammalian pineal gland. *Evered and S. Clark (Eds.), Photoperiodism, Melatonin and the Pineal Gland*, 38-56.
- Langergraber KE, Rowney C, Crockford C, Wittig R, Zuberbuhler K, and Vigilant L. 2014. Genetic Analyses Suggest No Immigration of Adult Females and Their Offspring into the Sonso Community of Chimpanzees in the Budongo Forest Reserve, Uganda. *Am J Primatol* 76:640-648. 10.1002/ajp.22258
- Lethmate, J. (1977). Nestbauverhalten eines isoliert aufgezogenen, jungen Orang-Utans. *Primates*, 18(3), 545-554.
- Llorente, M. (2016). Curso de especialización en comportamiento y biología de primates.
- Lock, L. C., & Anderson, J. R. (2013). Kin, daytime associations, or preferred sleeping sites? Factors influencing sleep site selection in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Folia Primatologica*, 84(3-5), 158-169.
- Lucas-Sánchez, A., Martínez-Nicolas, A., Escames, G., & de Costa, J. (2012). Envejecimiento del sistema circadiano. *Revista Española de Geriatria y Gerontología*, 47(2), 76-80.
- Ma, Z., Yang, Y., Fan, C., Han, J., Wang, D., Di, S., ... & Yan, X. (2016). Melatonin as a potential anticarcinogen for non-smallcell lung cancer. *Oncotarget*, 7(29), 46768.
- Madrid, J. A., & de Lama, Á. R. (2006). *Cronobiología básica y clínica*. Editec@ red.
- Mahovetz, L. M., Young, L. J., & Hopkins, W. D. (2016). The influence of AVPR1A genotype on individual differences in behaviors during a mirror self-recognition task in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Genes, Brain and Behavior*, 15(5), 445-452.
- Mailloux, A., Benstaali, C., Bogdan, A., Auzeby, A., & Touitou, Y. (1999). Body temperature and locomotor activity as marker rhythms of aging of the circadian system in rodents. *Experimental gerontology*, 34(6), 733-740.
- Martin-Ordas, G., & Call, J. (2011). Memory processing in great apes: the effect of time and sleep. *Biology letters*, 7(6), 829-832.
- Meddis, R. (1979). The evolution of sleep. *Sleep functions and mechanisms in animals and man*.
- Meerlo, P., Sgoifo, A., & Suchecki, D. (2008). Restricted and disrupted sleep: effects on autonomic function, neuroendocrine stress systems and stress responsivity. *Sleep medicine reviews*, 12(3), 197-210.
- Minkel, J., Moreta, M., Muto, J., Htaik, O., Jones, C., Basner, M., & Dinges, D. (2014). Sleep deprivation potentiates HPA axis stress reactivity in healthy adults. *Health Psychology*, 33(11), 1430.
- Monroe, S. M., & Slavich, G. M. (2016). Psychological stressors: overview. In *Stress: Concepts, cognition, emotion, and behavior*(pp. 109-115).
- Morgan, D., Grant, K. A., Gage, H. D., Mach, R. H., Kaplan, J. R., Prioleau, O., ... & Nader, M. A. (2002). Social dominance in monkeys: dopamine D 2 receptors and cocaine self-administration. *Nature neuroscience*, 5(2), 169.
- Mrug, S., Tyson, A., Turan, B., & Granger, D. A. (2016). Sleep problems predict cortisol reactivity to stress in urban adolescents. *Physiology & behavior*, 155, 95-101.
- Muller, M. N. (2002). Agonistic relations among Kanyawara chimpanzees. *Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos*, 112-124.
- Nadal, R., & Armario, A. (2010). Mecanismos de susceptibilidad al estrés. *Hipertensión y riesgo vascular*, 27(3), 117-124.
- Nelson, J. F. (1995). The potential role of selected endocrine systems in aging processes. In *Handbook of physiology* (pp. 377-394). Oxford University Press, New York.
- Newton-Fisher, N. E. (2004). Hierarchy and social status in Budongo chimpanzees. *Primates*, 45(2), 81-87.
- Nissen, H. W. (1931). A field study of the chimpanzee. *Comp Psychol Monogr*, 8, 1-22.
- Nunn, C. L., McNamara, P., Capellini, I., Preston, P., & Barton, R. A. (2009). Primate sleep in phylogenetic perspective. *Evolution of sleep: phylogenetic and functional perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge, 123-144.
- Nunn, C., Altizer, S., & Altizer, S. M. (2006). *Infectious diseases in primates: behavior, ecology and evolution*. Oxford University Press.
- Pedemonte, M., & Velluti, R. A.(2005). La vigilia y el sueño.

- Piéron, H. (1913). Le problème physiologique du sommeil. In *Le problème physiologique du sommeil*.
- Prospéro García, O., Méndez Díaz, M., Ruiz Contreras, A. E., Capuleño, I. A., & Rosenthal, L. (2011). Insomnio, estrés y cannabinoides. *Salud mental*, 34(3), 211-218.
- Pruetz, J. D., & Bertolani, P. (2007). Savanna chimpanzees, Pan troglodytes verus, hunt with tools. *Current Biology*, 17(5), 412417.
- Pruetz, J. D., & Bertolani, P. (2009). Chimpanzee (Pan troglodytes verus) behavioral responses to stresses associated with living in a savanna-mosaic environment: implications for hominin adaptations to open habitats. *PaleoAnthropology*, 252.
- Rabin, S., Feldman, D., & Kaplan, Z. E. (1999). Stress and intervention strategies in mental health professionals. *British Journal of Medical Psychology*, 72(2), 159-169.
- Rechtschaffen, A. (1968). A manual for standardized terminology, techniques and scoring system for sleep stages in human subjects. *Brain information service*.
- Reite, M., Stynes, A. J., Vaughn, L., Pauley, J. D., & Short, R. A. (1976). Sleep in infant monkeys: Normal values and behavioral correlates. *Physiology & behavior*, 16(3), 245-251.
- Rial, R. V., Akaârir, M., Gamundí, A., Nicolau, C., Garau, C., Aparicio, S., ... & Coenen, A. M. (2010). Evolution of wakefulness, sleep and hibernation: from reptiles to mammals. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 34(8), 1144-1160.
- Riss, D., & Goodall, J. (1976). Sleeping behavior and associations in a group of captive chimpanzees. *Folia Primatologica*, 25(1), 1-11.
- Röder, E. L., & Timmermans, P. J. A. (2002). Housing and care of monkeys and apes in laboratories: adaptations allowing essential species-specific behaviour. *Laboratory Animals*, 36(3), 221-242.
- Rohwer, Y. (2007). Hierarchy maintenance, coalition formation, and the origins of altruistic punishment. *Philosophy of Science*, 74(5), 802-812.
- Rovi Córdoba, R. M. (2016). Efecto modulador del estrés sobre los ritmos sueño/vigilia.
- Sandín, B. (2003). El estrés: un análisis basado en el papel de los factores sociales. *International Journal of clinical and health psychology*, 3(1).
- Sapolsky, R. M. (1993). Endocrinology alfresco: psychoendocrine studies of wild baboons. In *Recent progress in hormone research* (pp. 437-468).
- Sapolsky, R. M. (2005). The influence of social hierarchy on primate health. *Science*, 308(5722), 648-652.
- Schultz, W. (2015). Neuronal reward and decision signals: from theories to data. *Physiological reviews*, 95(3), 853-951.
- Schultz, W., Tremblay, L., & Hollerman, J. R. (2000). Reward processing in primate orbitofrontal cortex and basal ganglia. *Cerebral cortex*, 10(3), 272-283.
- Selye, H. (1936). A syndrome produced by diverse nocuous agents. *Nature*, 138(3479), 32.
- Selye, H. (1979). The stress concept and some of its implications. *Human stress and cognition*, 11-30.
- Shopland, J. M. (1982). An intergroup encounter with fatal consequences in yellow baboons (*Papio cynocephalus*). *American Journal of Primatology*, 3(1-4), 263-266.
- Stephens, M. A. C., & Wand, G. (2012). Stress and the HPA axis: Role of glucocorticoids in alcohol dependence. *Alcohol research: current reviews*.
- Stewart, F. A. (2011). Brief communication: why sleep in a nest? Empirical testing of the function of simple shelters made by wild chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology*, 146(2), 313-318.
- Tafet, G. (2008). Psiconeurobiología de la resiliencia. *Acta Psiquiátrica Psicol Am Lat*, 54(2), 1-11.
- Terborgh, J., & Janson, C. H. (1986). The socioecology of primate groups. *Annual review of ecology and systematics*, 17(1), 111-136.
- Tobler, I. (2005). Phylogeny of sleep regulation. In MH Kryger, T. Roth, & WC Dement (Eds.) Principles and practice of sleep medicine (pp. 70-90).
- Tobler, I., & Borbely, A. A. (1986). Sleep EEG in the rat as a function of prior waking. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 64(1), 74-76.
- Tollman, S. G. (1982). Thermoregulation of the social structure of *Cercopithecus aethiops*: the vervet monkey. *International Journal of Primatology*, 3, 341.
- Tung, J., Barreiro, L. B., Johnson, Z. P., Hansen, K. D., Michopoulos, V., Toufexis, D., ... & Gilad, Y. (2012). Social environment is associated with gene regulatory variation in the rhesus macaque immune system. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201202734.
- Valdés, M., & De Flores, T. (1985). Psicobiología del estrés. *Barcelona: Martínez Roca*, 2.
- Van Lawick-Goodall, J. (1973). The behavior of chimpanzees in their natural habitat. *American Journal of Psychiatry*, 130(1), 112.

Vessey, S. H. (1973). Night observations of free-ranging rhesus monkeys. *American journal of physical anthropology*, 38(2), 613-619.

Viamontes, G. I., & Nemeroff, C. B. (2009). Brain-body interactions: The physiological impact of mental processes—The neurobiology of the stress response. *Psychiatric Annals*, 39(12), 975-984.

Videan, E. N. (2006). Bed-building in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): the importance of early rearing. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 68(7), 745-751.

Xie, L., Kang, H., Xu, Q., Chen, M. J., Liao, Y., Thiyagarajan, M., ... & Takano, T. (2013). Sleep drives metabolite clearance from the adult brain. *science*, 342(6156), 373-377.