

Dominancia social en machos de faisán común: posible origen metodológico de las discrepancias entre estudios

Concha Mateos y María del Carmen Illanes

Catedra de Biología y Etología, Facultad de Veterinaria, Universidad de Extremadura,
10071 Cáceres, Spain

ABSTRACT. *Dominancia social en machos de faisán común.* Studies on social dominance in the ring-necked pheasants (*Phasianus colchicus*) have frequently reached different conclusions. Here we present a three years study about the dominance relationships in a group of 23 males pheasants kept in captivity. It is shown that: (1) ring-necked pheasant males have a complex social structure in hierarchy (neither random nor linear), that undergoes significant variations over the time and goes through periods of great instability; (2) different methods of ranking pheasants produce different dominance orders of the individuals; (3) dominance does not necessarily correlate with aggressiveness; and (4) the relationship between rank and other variables of males is not.

KEY WORDS. Social dominance, Ring-necked pheasants, Methodological problems.

Introducción

La existencia de jerárquicas de dominancia dentro de un grupo de individuos de la misma especie ha sido ampliamente descrita en la naturaleza. Su función adaptativa es entendida como un mecanismo que permite el acceso a recursos limitados reduciendo el coste de los enfrentamientos y permitiendo a los animales vivir en un medio más predecible: las jerarquías sociales establecen un orden de prioridad de acceso a las necesidades vitales o de reproducción (Brown 1975; Wilson 1975).

De acuerdo con este criterio, el rango jerárquico de los individuos debería predecir su habilidad

para obtener recursos, por lo que durante años ha sido investigada la relación entre la dominancia social y la eficacia biológica de los individuos, tanto en término de supervivencia como de éxito reproductivo (Brown, 1975; Kikkawa, 1980; Rower y Ewald 1981; Hass 91; Fournier y Festa-Bianchet 1995). Por otra parte, si la posición subordinada supone una desventaja respecto a la dominante en términos de eficacia, cabría esperar que los dominantes fueran portadores de alguna característica o cualidad que les permitiera obtener su estatus privilegiado. Sin embargo, los trabajos empíricos no siempre confirman estas predicciones (Rowell 1974; Kratzer y Craig 1980; Rower y Ewald 1981; Chase 1982; Leonard y Horn 1995).

En el caso del faisán común (*Phasianus colchicus*), desde los estudios de Collias y Taber (1951), se asume que, al igual que otras aves, los machos de esta especie se organizan en jerarquías cercanas a la linealidad en las que es posible establecer un orden de dominancia. Las correlaciones de ese orden con algunas variables de los machos como el peso, consideradas clásicamente como predictoras del rango, no siempre se ponen de manifiesto (Mc Intyre y Chew, 1983; Göransson et al., 1990), y lo mismo sucede en relación con el éxito de apareamientos, o con la consecución de territorios. Si en algunos casos se apunta la importancia de la dominancia en la obtención de pareja (Hill y Robertson 1988; Hillgarth 1990) o en conseguir territorios en la época de celo (Lachlan y Bray 1975; Biadi y Mayot, 1990), según otros trabajos, llevados a cabo con una población de faisanes en Suecia, la dominancia no es un factor que influya en el éxito de apareamientos (Göransson et al., 1990; Grahn et al., 1993b) ni en la probabilidad de convertirse en macho territorial (Grahn et al., 1993a).

Las discrepancias encontradas pueden deberse a diversas causas, pero algunos autores han llamado la atención sobre la importancia de los problemas metodológicos concernientes al estudio de la jerarquía: el mismo concepto de dominancia está siendo objeto de revisión por haber sido utilizado de manera ambigua y dispar (Benton et al. 1980; Benton 1982; Syme y Syme 1983; Drews 1993), y los criterios que se manejan para determinar la existencia de relaciones de dominancia entre dos individuos y los utilizados en la obtención del rango jerárquico son también diferentes, por lo que no es extraño que se produzcan distintos resultados que dificultan las comparaciones entre estudios (Appleby 1983; Boyd y Silk 1983; Rushen 1984a, b; Tombback et al. 1989).

En este artículo, se presenta un trabajo sobre la dominancia social en el faisán común con un grupo de machos en cautividad a lo largo de tres años, durante los cuales se llevó a cabo una medición periódica de distintas variables morfológicas y comportamentales de los animales implicados. Nuestro objeti-

vo ha sido el de realizar un seguimiento a largo plazo de las relaciones de dominancia establecidas en el grupo en unas condiciones controladas, centrándonos en los siguientes aspectos de estudio: 1) coherencia, e importancia relativa, entre los distintos tipos de comportamientos utilizados en la evaluación de las relaciones diádicas de dominancia 2) análisis del tipo de estructura jerárquica en el grupo; 3) evaluación de diferentes técnicas de medición del rango y su ajuste a la estructura de dominancia social; 4) estabilidad de la jerarquía a corto y largo plazo; 5) relación entre las medidas del rango jerárquico y otras variables físicas y comportamentales de los machos.

Somos conscientes de los riesgos que comporta la generalización de los resultados obtenidos sobre jerarquía en condiciones de cautividad. Sin embargo, la mayoría de los trabajos sobre la biología reproductiva del faisán común que consideran la dominancia como una variable a tener en cuenta (aún cuando se hayan realizado en libertad) miden el rango jerárquico en condiciones de cautividad, por lo que nuestro trabajo puede aportar alguna información para la interpretación de dichos estudios (Göransson et al. 1990, Grahn et al. 1993a; Grahn et al. 1993b).

Método

Los animales

El estudio se inició con un grupo de 23 machos nacidos en una granja de cría y reproducción en la primavera de 1989 de diferentes harenas reproductivos, y reintroducidos simultáneamente en un aviario común en Octubre de ese mismo año. Todos los machos fueron marcados con anillas metálicas numeradas y con dos anillas de colores en el tarso para su reconocimiento individual. Se utilizaron cinco colores distintos que permitían un total de 20 posibles variaciones, por lo que tres individuos fueron marcados con una sola anilla. El color de las anillas no afectó al rango: no se produjeron diferencias significativas entre el rango de los individuos con un determinado color y el resto de machos (U-Mann-Whitney < 79 ; $n1=9$,

$n_2=14$; $p>0.22$ en los 5 tests), y las distancias en rango entre dos individuos con la misma combinación de colores no diferían de las distancias en rango entre individuos apareados al azar (U-Mann-Whitney = 56,5 $n_1=10$, $n_2=10$; $p=0.623$). El grupo se mantuvo invariable, con una sola baja acaecida en Abril del 90, hasta el mes de marzo de 1991. A partir de ese momento el tamaño del grupo se redujo a 14 machos, con los que continuó el estudio hasta Junio del 92.

El aviario de mantenimiento, de 610 m de superficie y 2.5 m de altura, fue construido al aire libre con una base de muro de 1 m de altura rematada hasta arriba con malla metálica. El suelo era de arena mezclada con gravilla para facilitar el drenaje, contaban con zonas sombreadas por cañizo, dos grandes perchas de ramas como posaderos situados en posición central y dos revolcaderos de arena fina. El alimento (Pienso Compuesto de fabricación industrial, especial para perdices y faisanes) era administrado *ad-libitum* en dos comederos situados a cubierto bajo tejadillos en dos de los extremos del aviario. En los otros dos extremos se encontraban dos bebederos con salida automática para el suministro del agua. En la época de celo, de vez en cuando, se les complementaba la dieta con materia vegetal fresca (*Urtica sp* y *Cichorium intibus*), y una mezcla de trigo y avena. Personal laboral de la Facultad de Veterinaria se encargaba permanentemente del cuidado y alimentación de los faisanes así como de la limpieza de las instalaciones. Antes de su adquisición, los pollos habían sido vacunados contra la Peste Aviar, la Difteroviruela y la Pullorosis. Periódicamente se recogían las heces para realizar un control de parásitos y cuando aparecían algunas formas parasitarias (coccidios, nematodos o cestodos), los animales eran tratados.

Recogida de datos y análisis de la jerarquía

Los meses de de Octubre y Noviembre de 1989, mientras los machos se habituaban a las nuevas condiciones, sirvieron para identificar y familiarizarnos con los tipos de interacciones agonísticas

producidas en el grupo. Los comportamientos seleccionados para establecer una relación de dominancia entre dos individuos fueron los siguientes:

Persecuciones. El sujeto se aproxima corriendo hacia el oponente que huye.

Picotazos. Agresiones con el pico dirigidas normalmente hacia la cabeza de otro macho, que se considera perdedor si no responde e intenta la huida.

Amenazas. Hemos considerado solamente los tipos de amenazas catalogadas en la bibliografía como Preamenazas: picotazos ritualizados en el suelo, y Amenaza Lateral: despliegue lateral del cuerpo, plumaje, cola y adornos de la cabeza dirigido hacia el oponente (Cramp y Simmons, 1980). Ambos comportamientos van dirigidos hacia un solo individuo, reconocible como perdedor si se retira o huye ante el macho amenazante.

Desplazamientos o interacciones pasivas. Un individuo, el perdedor, se retira claramente ante la aproximación de otro, considerado ganador, sin que medie hacia él ningún acto agresivo aparente.

A partir de Diciembre de 1989, se inició la toma de datos en periodos de observación de 30 a 60 minutos repartidos en diferentes momentos del día, pero sobre todo en el periodo de actividad de la tarde, procurando homogeneizar las tomas correspondientes a las distintas épocas y años. Se registraron un total de 10.624 interacciones. El tamaño del aviario permitía la observación simultánea de todos los individuos y la práctica totalidad de las interacciones diádicas que se producían en el grupo. No se tuvo en cuenta la intensidad de cada acto agonístico: duración de la persecución, número de picotazos, duración de la amenaza o fuerza del desplazamiento, anotándose únicamente la identidad de los individuos que actuaban como actor y receptor y el resultados del encuentro. La mayoría de ellos se producían fuera de un contexto de competencia directa por recursos, pero los resultados eran coherentes con los registrados en el comedero, bebedero, revolcaderos o perchas.

Concha Mateos y María del Carmen Lllanes

Tabla I. Matriz de relación preparada para aplicar el test de linealidad de Appleby. Datos correspondientes al período de diciembre de 1989 a febrero de 1990. (N = 23). 1 = Victorias; 0 = Derrotas; 1/2 = Empates o relaciones desconocidas. Si = Total de victorias.

Matrix of relationship between males for Appleby Test procedure. Data from December 1989 to February 1990 period. (N = 23). 1 = Row individual dominant to column individual; 0 = Column individual dominant to row individual; 1/2 = Ties or relationship unknown. Si = Row total for each individual.

	Am/R	Ve/Az	Am/Ve	Mo/R	R	Am/Az	Ve/R	Ve	Mo/A	Mo/Az	Az/Ve	Az/R	Ro/Ve	Ve/A	Mo/Ve	Ro/M	Ro/Az	Am/M	Ro/A	Az/A	Az/M	A	Ve/M	Si
Am/Ro		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	22
Ve/Az	0		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	21
Am/Ve	0	0		1	1/2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	16,5
Mo/Ro	0	0	0		1	1/2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1/2	1	1	1/2	1	16,5
R	0	0	1/2	0		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1/2	1	1	1	1	1/2	17,5
Am/Az	0	0	1	1/2	0		1	1	0	1	1/2	1	1	1/2	1/2	1	1/2	1	1	1	1	1	1/2	15
Ve/Ro	0	0	0	0	0	0		1	1	1	1	1	1	1	1	1/2	1	1	1	1	1	1	1	15,5
Ve	0	0	0	0	0	0	0		1	1	1	0	1	1/2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	13,5
Mo/A	0	0	0	1	0	1	0	0		1	1/2	1	1	1	1/2	1/2	1	1/2	1/2	1	1/2	1	1/2	12,5
Mo/Az	0	0	0	0	0	0	0	0	0		1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	11
Az/Ve	0	0	0	0	0	1/2	0	0	1/2	0		1	1	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1	1	1/2	1	1	10
Az/Ro	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0		1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	10
Ro/Ve	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		1/2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	9,5
Ve/Am	0	0	0	0	0	1/2	0	1/2	0	0	1/2	0	1/2		1	1	1	1	1	1	1/2	1	1/2	10
Mo/Ve	0	0	0	0	0	1/2	0	0	1/2	0	1/2	0	0	0		1	1	1/2	1/2	1	1	1	1	8,5
Ro/Mo	0	0	0	0	0	0	1/2	0	1/2	0	1/2	0	0	0	0		1	1/2	1/2	1	1/2	1	1	7
Ro/Az	0	0	0	0	1/2	1/2	0	0	0	0	1/2	0	0	0	0	0		1	1	1	1	1	1	7,5
Am/M	0	0	0	0	0	0	0	0	1/2	0	1/2	1	0	0	1/2	1/2	0		1/2	1	1/2	1	0	6
Ro/Am	0	0	0	1/2	0	0	0	0	1/2	0	0	0	0	0	1/2	1/2	0	1/2		1	1/2	1	1/2	5,5
Az/Am	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		1	1	1/2	3,5
Az/Mo	0	0	0	0	0	0	0	0	1/2	0	1/2	0	0	1/2	0	1/2	0	1/2	1/2	0		1	0	4
A	0	0	0	1/2	1/2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		1	4
Ve/Mo	0	0	0	0	0	1/2	0	0	1/2	0	0	0	0	1/2	0	0	0	1/2	1/2	1/2	1	0		3,5

A lo largo de los tres años se realizaron 8 análisis de jerarquía correspondientes a los siguientes periodos: 1) Invierno e inicios del celo de 1990, con los datos obtenidos durante los meses de Diciembre del 1989 y Enero y Febrero del 1990; 2) Primera parte del celo de 1990, con los datos correspondientes a Marzo y Abril hasta el 15 de Mayo; 3) Segunda parte del celo de 1990: desde el 15 de Mayo

hasta el mes de Julio inclusive; 4) Invierno del 1990, con datos de Octubre, Noviembre y Diciembre; 5) Inicios del celo de 1991, con datos recogidos en Enero, Febrero y Marzo; 6) Primera parte del celo de 1991, con datos de Abril y Mayo; 7) Segunda parte del celo, con datos hasta Julio de 1991; y 8) Celo de 1992, con los datos recogidos durante los meses de Abril, Mayo y Junio del ese año.

Para cada uno de estos periodos se construyó una matriz de interacciones situando en filas los actos agresivos y los desplazamientos protagonizados por cada individuo y en columnas los actos recibidos. Dado que los resultados del encuentro entre dos individuos era independiente del tipo de interacción, estas matrices se elaboraron con la suma total de encuentros, y como los actores de las interacciones coinciden con los ganadores del encuentro, los resultados así obtenidos se corresponden con los de la matriz ganador-perdedor (Brown, 1975).

El grado de linealidad de la jerarquía en cada matriz se calculó aplicando el coeficiente "K" (Kendall) cuyos valores varían entre 0 (total ausencia de linealidad) y 1 (linealidad perfecta). Este índice es igual matemáticamente al de Landau ("h"), pero tiene en cuenta también las relaciones diádicas desconocidas. La significación del coeficiente se determinó mediante el tests de Appleby, para lo cual la matriz ganador-perdedor se convirtió en una matriz de relación en la que la dominancia de un individuo sobre otro se indica con un 1, la subordinación con un 0, y el empate o la relación desconocida con 1/2, asumiendo que la probabilidad de ganar un encuentro es la misma para todos los individuos (Appleby, 1983) (tabla I).

Determinación del rango

De los diferentes métodos y criterios que se han utilizado para establecer el rango jerárquico en un grupo de individuos, se seleccionaron para su análisis posterior los siguientes:

Orden de picoteo. Consiste en ordenar a los machos en función del número de oponentes dominados (Schjelderup-Ebbe 1922). El método seguido por nosotros es el de ordenarlos según el valor de dominancia obtenido en el test de Appleby (Si) pero procurando minimizar el número de reversos (relación en la cual un individuo gana a otro de más alto rango), para lo cual se permite alterar el orden de los individuos adyacentes (Tamm, 1977; Appleby, 1983).

Ratio de Dominancia. Utilizado también con bastante frecuencia, consiste en dar a cada individuo el valor correspondiente a su proporción de victorias (V+1) frente a sus derrotas (D+1). Sus valores requieren de una transformación logarítmica para su ajuste a la normalidad en la utilización de tests paramétricos (Arcese y Ludwig 1986).

Valor relativo de Dominancia. Se define como la transformación arcoseno de la proporción de oponentes dominados. Va de 0 a 0,9, se distribuye normalmente y permite la aplicación de test paramétricos (Hass, 1991).

Índice de Kalinoski o índice de frecuencias de éxito (FSI). Desarrollado por este autor refleja también el rango jerárquico relativo dentro del grupo y varía de +1 a -1, permitiendo la utilización de tests paramétricos. Consta de dos componentes. Uno, denominado Componente de Dominancia, refleja la proporción de encuentros de un individuo en los que resulta ganador, y el otro, denominado Componente de Agresividad, es la frecuencia relativa con la que cada individuo participa en los encuentros agonísticos. (Kalinoski, 1975)

Índice de Clutton-Brock (ICB). Con este índice de dominancia se intenta valorar las diferencias cuantitativas entre machos en una escala cardinal. La estimación de los índices cardinales ha de tener en cuenta toda la información contenida en la matriz, de tal manera que el rango de un individuo venga determinado por el rango de los individuos que el derrota y el rango de los individuos que le derrotan a él (Clutton-Brock et al. 1979; Boyd y Silk 1983). Sus valores no se distribuyen normalmente y se requiere de una transformación raíz cuadrada y logarítmica para su ajuste a las criterios exigidos por los tests paramétricos.

Método de Error Estándar. Este método permite establecer categorías de machos con diferencias significativas entre ellos (rangos). Para ello se calcula el Error Estándar de la media de todas las puntuaciones obtenidas según un método cardinal, en este caso el ICB. Los individuos se ordenan con arreglo a sus índices y si las diferencias entre puntuaciones son mayores que el Error Estándar, los indivi-

duos adyacentes se colocan en categorías o rangos distintos; si es más pequeña se les asigna el mismo rango o categoría. Con este método se obtiene, en realidad, una escala ordinal simplificada en la que los individuos entre los cuales no existe una diferencia significativa en sus índices de dominancia son adscritos al mismo rango (Tomback et al., 1982).

Medición de variables morfológicas y de comportamiento

De forma paralela al análisis de la jerarquía, se llevó a cabo un seguimiento y medición periódica de algunas variables de los machos que podrían estar relacionadas con la dominancia: Peso. Se utilizó una balanza digital (marca MAUL) cuyo grado de precisión era de 10 gr. Tarso. La longitud del tarso se midió con un calibrador (Nonius) cuyo grado de precisión es de 0,1 mm. Cola. Se midió aplicada sobre una regla desde la glándula uropigial hasta su extremo más largo (grado de precisión de 1mm). Tamaño de los espolones. Los espolones derecho e izquierdo se midieron con el calibrador (de 0,1mm. de precisión) ajustándolo desde su base de inserción en el tarso hasta la punta. Tamaño de la carúncula. Con un calibrador (precisión 0,1mm.), ajustado suavemente sobre los bordes de la carúncula, se midió el eje máximo longitudinal de la misma. Longitud de "orejas". Los penachos eréctiles de la cabeza se midieron, apoyándolas en toda su longitud sobre una regla de 10 cm, desde su punto de inserción hasta el borde más externo. Testosterona. En Mayo de 1991, cuando los machos eran ya adultos y en el momento del máximo desarrollo testicular (Hiatt y Fisher 1947), se tomaron muestras de sangre para medir el nivel de testosterona libre en plasma siguiendo la técnica de Radioinmunoensayo (RIA). Condiciones físicas. Como medida de las condiciones físicas en cada periodo se obtuvieron los residuales de la regresión lineal del peso respecto a la longitud del tarso elevada al cubo (Andersson 1992). Erección de carúncula y "orejas". La frecuencia de este comportamiento para cada macho fue continuamente monitори-

zada durante las tres épocas de celo estudiadas, desde Febrero a Julio de 1990, 1991 y 1992, y periódicamente (cada tres meses) calculada. Diariamente dos personas distintas, a intervalos regulares de tiempo, tomaban nota de los machos que tenían la carúncula y "orejas" erizadas, sin tener en cuenta las interacciones agonísticas, sobre todo las amenazas ritualizadas, en las que el agresor muestra este comportamiento hacia su oponente. La tasa de este comportamiento (proporción entre el número de veces que cada individuo manifestaba ese comportamiento y el total de observaciones) variaba desde el 100% para el macho alfa, hasta el 0% para los más subordinados. Comportamiento agonístico. Para estudiar la relación entre los tipos de comportamientos agonísticos y las medidas de dominancia, las interacciones agonísticas se agruparon en tres categorías: 1. Interacciones agresivas consumadas (ataques directos), en la que se sumaron las persecuciones y los picotazos; 2. Avisos de agresión (amenazas ritualizadas); 3. Interacciones pasivas o resolución del conflicto sin agresión (desplazamientos). De cada una de ellas se consideró el número de veces que cada individuo participaba como actor y como receptor durante el tiempo total de observación en cada periodo (igual para todos los individuos). Las mediciones morfológicas fueron realizadas por un equipo de personas con experiencia en estudios biométricos en aves, pero sin conocimiento individual de los machos que medían. La repetibilidad de las diferentes medidas de tarso -cuya longitud no cambia tras el primer año- era lo suficientemente alta ($r_1=0.976$; $p=0.0001$) como para validar nuestro procedimiento de medición. Las variaciones temporales en la jerarquía, la relación entre las distintas medidas del rango entre sí, y de éstas con las variables morfológicas y comportamentales han sido estudiadas con análisis de correlación y regresión. Cuando se utilizaron técnicas de análisis paramétricas, todas las variables fueron investigadas, y en su caso transformadas, para su ajuste a los criterios de homocedasticidad y normalidad (Zar 1984). En todos los análisis se utilizó el contraste a dos colas.

Tabla II. Resultados del test de linealidad de Appleby aplicado a las ocho matrices de relación.
Results of Test for significance of Linearity in hierarchies. Data for different periods of time.

	Tamaño del grupo	Coefficiente de linealidad	Significación de la linealidad			Número de reversos	Relaciones desconocidas
	n	K	c2	grados de libertad	p <	R	%
diciembre 1989, enero y febrero 1990	23	0,7271	137,46	29	0,001	10	15%
marzo, abril y mayo 1990	22	0,662	133,12	28	0,001	9	21%
mayo, junio y julio 1990	22	0,453	92,44	28	0,001	6	33%
octubre, noviembre y diciembre 1990	22	0,390	77,905	28	0,001	14	36%
enero, febrero y marzo 1991	21	0,400	73,49	27	0,001	16	27%
abril y mayo 1991	14	0,410	40,64	22	0,001	6	30%
junio y julio 1991	12	0,740	56,87	21	0,001	3	15%
abril, mayo y junio 1992	14	0,630	60,84	22	0,001	5	17%

Resultados

Estructura de la jerarquía y medición del rango de dominancia

El test de linealidad de Appleby aplicado a las 8 matrices ganador-perdedor, obtenidas en diferentes periodos del año y en distintos años, es siempre significativo ($p < 0.001$ o $p < 0,01$), indicando que los machos de faisán establecen en grupo una estructura jerárquica no aleatoria. El grado de linealidad alcanzado, medido a través del coeficiente de Kendall, varía según las épocas, pero esta variación puede depender de la proporción de relaciones desconocidas en cada matriz. La información incompleta tiene el efecto de incrementar el número de diadas circulares ("d") utilizado en el cálculo del coeficiente, haciendo decrecer la medida de la linealidad (Appleby, 1983). Sin embargo, también es cierto que el número de reversos varía en función del tiempo y del tamaño del grupo por conversión de las triadas intransitivas en transiti-

vas como han apuntado algunos autores (Chase y Rohwer 1987). No obstante, en el invierno de 1990 y, sobre todo, al inicio del celo del segundo año -Febrero y Marzo de 1991- la cantidad de reversos aumenta considerablemente (hasta 16), probablemente debido a un reajuste en la jerarquía coincidiendo con el inicio de una nueva época de celo y el establecimiento de los territorios en condiciones de libertad (tabla II).

En la tabla III, presentamos los resultados del rango jerárquico según los diferentes métodos de medición para dos de los periodos de estudio: invierno y época de celo. El grado de correlación entre los diferentes índices cuantitativos obtenidos para un mismo periodo (Valor de Dominancia, Ratio de Dominancia, Índice de Kalinoski e Índice de Clutton-Brock), y de éstos con el orden de picoteo, es bastante elevado ($r > 0,80$; $p < 0,01$ en todos los casos). No obstante, como señalan Boyd y Silk (1983) es evidente que los distintos métodos producen resultados diferentes, y es importante que la estimación del índice recoja toda la información

Concha Mateos y María del Carmen Lllanes

Tabla III. Valoración del rango jerárquico de los individuos con distintos métodos de medición. a) Datos de invierno (diciembre de 1989 a febrero de 1990). b) Época de celo de 1990.

Results of the different methods to measure the rank in the same group of males. a) Data from December 1989 to February 1990. b) Breeding season of 1990.

Machos	Orden de picoteo	Rango	ICB	Ratio Dominancia	Valor Dominancia	FSI	Componente Dominancia	Componente Agresividad
Am-Ro	1	1	216	98	0,95	0,08	2	0,04
Ve-Az	2	2	97	10,58	0,91	0,1	1,68	0,06
Am-Ve	3	3	16,11	10,33	0,78	0,14	1,66	0,08
Ro	4	3	15,11	2,94	0,69	0,03	1,02	0,03
Mo-Ro	5	3	8	3,44	0,65	0,07	1,11	0,06
Am-Az	6	4	6,63	3,15	0,52	0,02	1,08	0,02
Ve-Ro	7	4	4,91	0,96	0,65	0	-0,04	0,04
Ve	8	4	1,9	2,36	0,56	0,03	0,83	0,04
Mo-Am	9	4	1,98	1	0,43	0	0	0,02
Mo-Az	10	4	0,81	1,02	0,47	0	0,02	0,1
Az-Ro	11	4	0,72	0,33	0,43	-0,06	-1,01	0,06
Az-V e	12	4	0,78	0,28	0,26	-0,02	-1,18	0,02
Ro-V e	13	4	0,5	0,67	0,39	-0,01	-0,41	0,03
Ve-Am	14	4	0,61	0,77	0,3	-0,01	-0,27	0,04
Mo-Ve	15	4	0,32	0,63	0,26	-0,02	-0,46	0,04
Ro-Mo	16	4	0,2	0,23	0,17	-0,03	-1,29	0,03
Ro-Az	17	4	0,18	0,56	0,26	-0,02	-0,57	0,04
Am-Mo	18	4	0,24	0,29	0,13	-0,04	-1,13	0,03
Ro/Am	19	4	0,09	0,41	0,08	-0,03	-0,85	0,04
Ve-Mo	20	4	0,03	0,06	0,04	-0,04	-1,85	0,02
Az-Mo	21	4	0,11	0,04	0,08	-0,04	-1,92	0,02
A	22	4	0,15	0,48	0,13	-0,05	-0,71	0,07
Az-Am	23	4	0,13	0,33	0,13	-0,07	-1,02	0,07

contenida en la matriz. No todos los reversos tienen la misma importancia, y es necesario tener en cuenta el rango de los oponentes dominados (Appleby, 1983).

El ICB recoge esa información, marcando las diferencias de dominancia entre machos y reflejando de manera más fiable la estructura social. De este modo se pone en evidencia que, a pesar de exis-

tir una tendencia a la linealidad más o menos marcada en el conjunto de machos, hay también una dominancia despótica, representada por la existencia de un macho alfa con un índice de jerarquía muy por encima de todos los demás (tabla III), ninguna derrota y un comportamiento marcadamente diferente: con una tasa de exhibición del comportamiento de

Tabla IIIb

Machos	Orden de picoteo	Rango	ICB	Ratio Dominancia	Valor Dominancia	FSI	Componente Dominancia	Componente Agresividad
Am-Ro	1	1	122	45	0,63	0,08	2	0,04
Ve-Az	2	2	60,5	5,91	0,63	0,11	1,46	0,08
Az-Am	3	3	29,75	1,75	0,77	0,06	0,56	0,1
Ro	4	4	11	2,75	0,45	0,03	1	0,03
Ve	5	4	8,5	5,71	0,72	0,13	1,43	0,09
Ve-Ro	6	5	2,52	1,47	0,5	0,02	0,4	0,05
Ro-V e	7	5	2,35	1,5	0,5	0,02	0,42	0,05
Az-V e	8	5	1,27	0,81	0,22	0	-0,22	0,02
Ro-Az	9	5	0,8	2	0,36	0,04	0,69	0,05
Ve-Am	10	5	0,62	0,51	0,22	-0,03	-0,67	0,05
Ro-Mo	11	5	0,26	0,66	0,09	-0,01	-0,43	0,02
Az-Mo	11	5	0,64	1,33	0,36	0,02	0,29	0,08
Am-Az	12	5	0,41	0,57	0,18	-0,01	-0,6	0,02
Am-Mo	13	5	0,47	0,42	0,22	-0,03	-0,84	0,04
Am-Ve	14	5	0,35	0,81	0,22	-0,01	-0,29	0,03
Mo-Ro	15	5	0,39	0,61	0,22	-0,02	-0,5	0,03
Ve-Mo	16	5	0,11	0,31	0,09	-0,02	-1,16	0,02
Mo-Ve	18	5	0,1	0,22	0,09	-0,03	-1,36	0,02
A	19	5	0,2	0,14	0,13	-0,08	-1,56	0,05
Mo-Am	20	5	0,04	0,08	0,04	-0,04	-1,83	0,02
Az-Ro	21	5	0,12	0,07	0,09	-0,09	-1,79	0,05
Mo-Az	22	5	0,01	0,02	0	-0,13	-1,94	0,06

erección de carúncula y "orejas" del 100%, ninguna derrota y único en emitir el canto-cacareo territorial. Tras el macho alfa se sitúa un pequeño grupo de individuos (con valores de ICB>1) que, junto con el primero, constituyen una pequeña oligarquía que domina a todos los demás y entre los cuales existe una ordenación lineal perfecta. El resto de los machos obtienen diferentes valores en sus índices y son susceptibles de ordenarse jerárquicamente, pero todos los reversos observados se dan entre ellos y las dife-

rencias en sus índices de jerarquía cardinal no son significativas según el método del Error Estándar. Cuando calculamos el rango de los individuos aplicando este método obtenemos unos resultados que se corresponden con bastante fiabilidad al tipo de estructura social que acabamos de describir: un macho alfa adscrito al rango 1, un pequeño grupo de individuos ocupando las posiciones 2º, 3º y, en algunos casos, 4º y un amplio grupo de machos ocupando el último rango (ver tabla III).

Tabla IV. Coeficientes de correlación entre los índices de jerarquía cardinal obtenidos en diferentes periodos de tiempo a lo largo de 15 meses consecutivos. Considerando todos los machos (N = 22).

Correlation coefficients between dominance hierarchy (cardinal index) for different periods of time. Data for all males (N = 22).

	Dic-Feb 1989/90	Mar-May 1990	May-Jul 1990	Oct-Dic 1990	Feb-Mar 1991
Dic-Feb 1989/90	1				
Mar-May 1990	0,246	1			
May-Jul 1990	0,295	0,812**	1		
Oct-Dic 1990	0,240	0,781**	0,825**	1	
Feb-Mar 1991	0,346	0,695**	0,608**	0,865**	1

* $p < 0,05$; ** $p < 0,001$

Estabilidad de la jerarquía

Se han estudiado los cambios habidos en la jerarquía desde Diciembre de 1989 hasta primeros de Abril de 1991, periodo durante el cual se mantuvo el mismo tamaño de grupo. A este periodo corresponden las cinco primeras matrices de interacciones de las ocho analizadas. Cada una de ellas cubre un espacio de tiempo de aproximadamente tres meses, y en conjunto aportan información sobre diferentes épocas del año y del periodo de celo.

Los índices de jerarquía cardinal obtenidos en Diciembre de 1989, Enero y Febrero de 1990, no se correlacionan con los obtenidos a partir de esa época. La primera jerarquía es, probablemente, el resultado de los primeros encuentros entre el grupo de machos desde su llegada al aviario en Octubre de 1989. Puesto que estos primeros encuentros no fueron registrados, ignoramos si en la dinámica de formación de la jerarquía es el efecto "espectador" el causante de que las triadas transitivas sean más frecuentes que las intransitivas (Chase 1982), o bien el hecho de que algunos individuos tienen más probabilidades que otros de convertirse en dominantes, lo que llevaría a una mayor frecuencia de las secuencias denominadas de Dobles Ataques (A domina a B y también a C) (Jackson, 1988). Llegado el primer celo (Marzo-Mayo de 1990), se forma una

Tabla V. Coeficientes de correlación entre los índices de jerarquía cardinal obtenidos en diferentes periodos de tiempo a lo largo de 15 meses consecutivos. Eliminando el grupo de individuos oligarcas (N = 18)

Correlation coefficients between dominance hierarchy (cardinal index) for different periods of time. Data for non oligarchic group of males (N = 18).

	Dic-Feb 1989/90	Mar-May 1990	May-Jul 1990	Oct-Dic 1990	Feb-Mar 1991
Dic-Feb 1989/90	1				
Mar-May 1990	0,206	1			
May-Jul 1990	0,112	0,520*	1		
Oct-Dic 1990	0,265	0,432	0,547*	1	
Feb-Mar 1991	0,121	0,319	0,121	0,707**	1

* $p < 0,05$; ** $p < 0,001$

nueva jerarquía que mantiene una correlación significativa con las obtenidas en épocas sucesivas, aunque el grado de correlación es menor entre épocas alejadas indicando una cierta progresión en los cambios producidos (tabla IV). Si consideramos las diferencias en rango siguiendo el método del Error Estándar, los resultados confirman lo dicho hasta ahora: el mayor número de cambios significativos se produce entre la primera jerarquía y la segunda. A partir de entonces se mantiene estable un grupo oligarca de tres individuos en el mismo orden hasta el invierno de 1990. Al inicio del celo siguiente (Febrero y Marzo de 1991) se producen nuevos cambios que afectan al grupo de machos dominantes: el macho alfa pierde su posición y es desbancado por el segundo y tercero.

La jerarquía es mucho más inestable dentro del grupo de individuos no oligarcas, más de un 75% del total entre los cuales se producen los reversos y cuyos índices de jerarquía cardinal no difieren significativamente (ver tabla III). Si analizamos este grupo por separado, nos encontramos con que los coeficientes de correlación entre los índices de jerarquía de diferentes épocas solo son significativos a corto plazo, pero, en general, la ordenación jerárquica en este amplio grupo de machos no se mantiene a través del tiempo (tabla V).

Tabla VI. Correlación de los diferentes tipos de comportamientos agonísticos registrados para cada macho (estandarizados y ajustados a la normalidad) con su medida de dominancia y su componente de agresividad. r = coeficiente de correlación de Pearson. r_s = coeficiente de correlación de Spearman. Datos correspondientes al periodo de diciembre de 1989 a febrero de 1990. $N = 23$. Tasa de agresividad en ese periodo (Número de interacciones / hora $\times$ individuo) = 1,4.

Correlation coefficients between frequency of agonistic behaviour and different measures of dominance. r = Simple Pearson correlation coefficient. r_s = Spearman correlation coefficient. Data from December 1989 to February 1990 period. $N = 23$. Aggressiveness ratio for this period (Interactions number / Time $\times$ N) = 1,4.

a) Como actor

	ICB	Valor dominancia	Ratio dominancia	FSI	Componente de dominancia	Componente de agresividad	Orden de picoteo	Rangos
	r						r_s	
Amenazas ritualizadas	0,859**	0,801**	0,750**	0,773**	0,761**	0,086	- 0,824**	- 0,796**
Ataques	0,199	0,352	0,289	0,438*	0,402	0,862**	- 0,197	- 0,273
Desplazamientos	0,742**	0,843**	0,753**	0,821**	0,895**	0,637**	- 0,746**	- 0,658**

b) Como receptor

	ICB	Valor dominancia	Ratio dominancia	FSI	Componente de dominancia	Componente de agresividad	Orden de picoteo	Rangos
	r						r_s	
Amenazas ritualizadas	- 0,187	- 0,016	- 0,206	- 0,141	- 0,084	0,484*	0,138	0,198
Ataques	- 0,807**	- 0,802**	- 0,743**	- 0,815**	- 0,782**	0,238	0,819**	0,634**
Desplazamientos	- 0,794**	- 0,649**	- 0,778**	- 0,723**	- 0,673**	0,394	0,711**	0,635**

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

Comportamientos y características indicadores de dominancia

Para el análisis de los comportamientos agonísticos se han seleccionado dos épocas diferentes del año:

Invierno. Durante los meses de Diciembre de 1989, Enero y Febrero de 1990, con un grupo de 23 machos, se produce una tasa de interacciones de 1,4 (número de interacciones por hora y macho). En esta época, hasta un 70% de todas ellas son interacciones pasivas, un 26% ataques directos y solamente un 2,8% amenazas ritualizadas. Los comportamientos que aparecen

asociados significativamente con la dominancia son las amenazas ritualizadas y los desplazamientos producidos, mientras que los ataques se correlacionan con el Componente de Agresividad del índice de Kalinoski, pero no con las medidas del rango. Por otra parte, los subordinados son los que reciben en conjunto un mayor número de picotazos, persecuciones y desplazamientos. En cambio, no existe relación entre el rango de los machos y la recepción de amenazas, pero sí con su Componente de Agresividad. Es decir, los machos que más participan en los encuentros (sean dominantes o subordinados) son los más amenazados ($r=0,484$; $n=23$; $p<0,05$; tabla VI).

Concha Mateos y María del Carmen Lllanes

Tabla VII. Correlación de los diferentes tipos de comportamientos agonísticos registrados para cada macho (estandarizados y ajustados a la normalidad) con su medida de dominancia y su componente de agresividad. r = coeficiente de correlación de Pearson. r_s = coeficiente de correlación de Spearman. Datos correspondientes al periodo de marzo de 1990 a mayo de 1990. $N = 22$. Tasa de agresividad en ese periodo (Número de interacciones / hora $\times$ individuo) = 2,56.

Correlation coefficients between frequency of agonistic behaviour and different measures of dominance. r = Simple Pearson correlation coefficient. r_s = Spearman correlation coefficient. Data from March 1990 to May 1990 period. $N = 23$. Aggressiveness ratio for this period (Interactions number / Time $\times$ N) = 2,56.

a) Como actor

	ICB	Valor dominancia	Ratio dominancia	FSI	Componente de dominancia	Componente de agresividad	Orden de picoteo	Rangos
Amenazas ritualizadas	0,928*	0,874**	0,860**	0,822**	0,848**	0,564**	-0,913**	-0,603**
Ataques	0,406	0,606**	0,372	0,449*	0,627**	0,832**	-0,583**	-0,312
Desplazamientos	0,681**	0,847**	0,545**	0,736**	0,877**	0,792**	-0,890**	-0,582**

b) Como receptor

	ICB	Valor dominancia	Ratio dominancia	FSI	Componente de dominancia	Componente de agresividad	Orden de picoteo	Rangos
Amenazas ritualizadas	0,054	0,185	-0,144	-0,043	0,159	0,627**	-0,233	-0,103
Ataques	-0,518*	-0,434*	-0,556**	-0,689**	-0,571**	0,111	0,481*	0,436*
Desplazamientos	-0,743**	-0,553**	-0,682**	-0,741**	-0,601**	0,012	0,526*	0,541**

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

Época de celo. De Marzo a Mayo de 1990, la tasa de interacciones es mucho mayor (2,56 interacciones por individuo y hora), y el reparto de frecuencias entre ellas es también diferente. Los desplazamientos constituyen sólo un 47% del total, hasta un 27% son amenazas ritualizadas y un 26% ataques directos. El desarrollo testicular, que se inicia con el celo y tiene un pico en Mayo (Hiatt y Fisher 1947), se corresponde con un aumento de la agresividad entre los machos: los ataques directos se triplican por individuo y hora, y las amenazas se multiplican por 16. La amenaza lateral ritualizada, aunque puede observarse en invierno, parece ser un comportamiento agonístico vinculado a la época de celo y más frecuente en la primera parte del mismo, coincidiendo con el establecimiento de territorios y harenes.

De nuevo, los mejores indicadores del rango son las amenazas y los desplazamientos producidos, y no los picotazos y persecuciones. El 70% de todas las amenazas ritualizadas son realizadas por los tres primeros machos y la correlación entre este comportamiento y el rango jerárquico es muy alta ($r > 0,80$ con todos los índices de dominancia; $r = 0,928$, $n = 22$, $p < 0,001$ con el índice cardinal). A su vez, los subordinados siguen siendo los receptores de un mayor número de ataques directos y desplazamientos, pero no de amenazas. El ser amenazado se correlaciona con el Componente de Agresividad de los individuos ($r = 0,627$, $n = 22$, $p < 0,01$) y no con su rango (tabla VII). De hecho, el Componente de Agresividad no se correlaciona, o lo hace débilmente, con todas las mediciones del rango (tabla VIII).

Tabla VIII. Coeficientes de correlación entre las diferentes medidas de dominancia y la agresividad (Componente de agresividad de Kalinoski) en los ocho periodos de estudio. r = coeficiente de correlación de Pearson, r_s = coeficiente de correlación de Spearman.

Correlation coefficients between different measures of dominance and aggressiveness (Aggressiveness Component of Kalinoski). Data for eight different periods of time. r = Simple Pearson correlation coefficient, r_s = Spearman correlation coefficient.

	ICB	Valor de dominancia	Ratio de dominancia	FSI	Componente de dominancia	Orden depicoteo	Rango
	r						
Matriz 1 $n=23$	0,124	0,246	0,195	0,259	0,281	- 0,108	- 0,289
Matriz 2 $n=22$	0,535**	0,607**	0,436*	0,448*	0,584**	- 0,517*	- 0,415
Matriz 3 $n=22$	0,449*	0,558**	0,292	0,388	0,381	- 0,249	- 0,387
Matriz 4 $n=22$	0,386	0,610**	0,449*	0,444*	0,500*	- 0,319	- 0,430
Matriz 5 $n=21$	0,678**	0,841**	0,694**	0,630**	0,598**	- 0,618**	- 0,337
Matriz 6 $n=14$	0,464	0,730**	0,396	0,390	0,556*	- 0,578*	- 0,440
Matriz 7 $n=12$	0,202	0,523	0,248	0,350	0,464	- 0,364	- 0,131
Matriz 8 $n=14$	0,567*	0,664**	0,441	0,597*	0,678**	- 0,590*	- 0,480

* $p < 0,05$; ** $p < 0,001$

Además de los comportamientos agonísticos, otras características morfológicas y comportamentales de los machos aparecen en este estudio relacionadas con la dominancia (tabla IX). En primer lugar la frecuencia de "erección de carúncula y orejas". Los coeficientes de correlación entre éste comportamiento y el índice de jerarquía cardinal son tan altos y constantes a lo largo del tiempo que casi podría utilizarse la frecuencia con que los machos mantienen erizada la carúncula como un

índice de jerarquía más; al menos cuando se mantiene un grupo de machos en cautividad con un estrecho y continuado contacto social. El tamaño de la carúncula durante el celo, la longitud de las "orejas" y el nivel de testosterona, también aparecen, en mayor o menor medida, correlacionados con la dominancia, ya que estas tres variables están a su vez fuertemente relacionadas con la frecuencia de erección de esos ornamentos (Mateos y Carranza en prensa b).

Concha Mateos y María del Carmen Llanes

Tabla IX. Coeficientes de correlación de Pearson entre el índice de jerarquía cardinal (ICB) y algunas características de los machos a lo largo de los tres años de estudio. El tamaño de grupo en cada periodo está indicado entre paréntesis.

Pearson correlation coefficient between cardinal index of dominance and other variables of males. Data for eight different periods of time. Sample size for each period is indicated in brackets.

	Peso	Tarso	Condi- ciones físicas	Espolones	Cola	Longitud de orejas	Tamaño Carúncula	Testos- terona	Erección de carúncula y orejas	Pérdida de peso durante el celo
Dic 1989-Feb 1990 (23)	0,231	0,074	0,142	0,409*	0,381	0,554**	0,609**	-	-	-
Marzo-Mayo 1990 (22)	0,223	0,243	0,313	0,401	0,208	0,271	0,436*	-	0,831**	-0,417
Junio-Julio 1990 (22)	0,246	0,349	0,183	0,175	0,023	0,336	0,391	-	0,855**	-0,458
Octubre-Dic 1990 (22)	0,075	0,267	0,023	0,197	0,164	0,049	0,307	-	-	-
Enero-Marzo 1991 (21)	0,117	0,114	0,105	0,358	0,231	0,104	0,295	-	0,764**	-
Abril-Mayo 1991 (14)	0,365	0,131	0,250	0,637*	0,302	0,465	0,535*	0,581*	0,784**	-0,303
Junio-Julio 1991 (12)	0,207	0,325	0,122	0,504	0,255	0,443	0,593*	-	0,788**	-0,381
Abril-Junio 1992 (14)	0,225	0,225	0,162	0,548*	0,130	0,479	0,576*	-	0,849**	-

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

La longitud del espolón derecho, por otra parte, también está relacionada significativamente con la jerarquía (tabla IX; más información en Mateos y Carranza, en prensa a). En cambio, el peso y el tamaño de los individuos, variables que han sido consideradas clásicamente como predictoras del rango, no llegan a alcanzar el nivel de significación en su correlación con la dominancia. Sin embargo, es posible que entre el peso de los individuos y su rango social exista algún tipo de asociación: 1) a lo largo del estudio se aprecia una relación negativa entre el índice de jerarquía y la pérdi-

da de peso durante los meses de celo (tabla IX), y 2) entre dos periodos de celo consecutivos (1990 y 1991) los individuos que más incrementan en peso coinciden con los que más ascienden en la escala jerárquica (Mateos y Carranza, en prensa b).

Discusión

Si la dominancia es considerada bajo un concepto puramente estructural y medida empíricamente a través de las interacciones agonísticas en sucesivos encuentros diádicos, tendremos un criterio no circular,

descriptivo y, por tanto, adecuado de la definición del término dominancia (Drews 1993). Este criterio ha sido seguido por varios autores para establecer la jerarquía de dominancia de un grupo de faisanes en cautividad (McIntyre y Chew 1983; Göransson et al 1990; Grahn et al. 1993a y b; este estudio) y en libertad (Collias y Taber, 1951). Sin embargo, los resultados obtenidos difieren a la hora de señalar las características de los machos que pueden considerarse predictoras de estatus (McIntyre y Chew 1983; Göransson et al 1990), o bien fallan a la hora de establecer el vínculo entre la dominancia social y su función adaptativa (Grahn et al. 1993a y b).

Los resultados de nuestro trabajo indican que varios aspectos pueden explicar estas discrepancias. En primer lugar, diferentes criterios metodológicos en la medición del rango pueden llevar a resultados diferentes, y no todos ellos reflejan por igual la realidad de la estructura social. El orden de picoteo, por ejemplo, establece tantos rangos equivalentes como número de machos del grupo por lo que la información suministrada puede estar falseada; sobre todo dentro del grupo de individuos no oligarcas entre los cuales no existe ningún tipo de linealidad y, por tanto, su ordenación en rangos no está justificada (Boyd y Silk, 1983). Es posible que en este grupo de machos, cuyo comportamiento de no erizamiento de la carúncula recuerda al de los satélites, exista un tipo de relaciones sociales no estructuradas ("scramble competition"), ya que en libertad se mueven solitarios alrededor de los territorios ocupados buscando la oportunidad de obtener cópulas forzadas.

Los índices cuantitativos no cardinales, por otra parte, no siempre son capaces de identificar al macho alfa, situándolo en ocasiones en el segundo o tercer lugar de la jerarquía (ver tabla III). Algunos, como el Valor de Dominancia, porque son más sensibles a los valores desconocidos de la matriz, y otros, como el índice de Kalinoski, porque incorpora en su cálculo la tasa de participación en los encuentros. Como hemos visto, la agresividad tiene una débil correlación con las medidas del rango, confir-

mando lo apuntado por algunos autores en el sentido de que la agresión no siempre es un indicador de dominancia (Tomback et al., 1989; Drews 1993). Según una revisión sobre estudios de jerarquía en diferentes especies de aves y mamíferos realizada por Jackson (1988), más del 90% de todas las interacciones agonísticas son iniciadas por los machos dominantes. En nuestro caso, sin embargo, no ocurre lo mismo. Con los datos de la primera matriz, hasta Febrero de 1990, el grupo de machos dominantes son los actores-iniciadores de un 60% del total de interacciones y solamente de un 42% de los ataques directos. Por el contrario, ese mismo grupo acumula el 98% de las amenazas laterales observadas. Durante la primera parte del celo, los dominantes realizan un 94% del total de amenazas laterales, y solamente son responsables de un 56% de los ataques. En total de un 72% de las interacciones registradas, incluyendo los desplazamientos, que, en una época de alta tasa de agresividad, no llega a lo encontrado para otras especies (Jackson, 1988).

En segundo lugar, la inestabilidad de la jerarquía es bastante acusada. El rango de un año explica solamente la mitad de la variación en rango del año siguiente ($r^2 = 0.483$, $N=22$, $P<0.001$), y la primera jerarquía establecida no predice en absoluto los resultados obtenidos con posterioridad. Tal vez esto sea debido a las iniciales diferencias en el grado de madurez de los machos, ya que cuando establecieron la primera jerarquía aún no contaban con un año de edad, pero también es posible que influyan las modificaciones fisiológicas y comportamentales vinculadas al celo. En la matriz correspondiente al inicio de celo del año siguiente (Febrero-Marzo de 1991) se dispara el número de reversos, baja la correlación con las épocas anteriores y el macho alfa pierde su estatus. Esto indica que cada celo debe suponer un nuevo intento de establecer relaciones de dominancia, puesto de manifiesto incluso en condiciones de cautividad donde el peso del reconocimiento individual y del resultado de anteriores encuentros ha de ser mucho

mayor. Además, los cambios habidos dentro del grupo de individuos no oligarcas son visibles a corto plazo, y dado que este grupo de individuos constituye más de un 75% del total, vuelve a ponerse de manifiesto el riesgo de utilizar mediciones puntuales del rango; sobre todo si esas medidas se emplean para inferir la relación entre la dominancia social y otras variables de los machos como la supervivencia o el éxito reproductivo.

Por otra parte, en los estudios sobre jerarquía se ha planteado el dilema de si la dominancia es un concepto unitario o si, por el contrario, diferentes criterios comportamentales pueden producir diferentes ordenaciones e índices jerárquicos (Rushen 1984a,b; Tomback et al., 1989). En nuestro caso, hemos comprobado que si A gana a B durante un tiempo lo gana siempre, cualquiera que sea el tipo de interacción agonística registrada entre ambos. Podemos concluir que entre A y B existe una relación de dominancia en la cual A domina a B (Boyd y Silk, 1983), y, en este sentido, la dominancia en el faisán es un concepto unitario. Debido a ello, las matrices ganador-perdedor construidas sobre diferentes tipos de interacciones han de llegar a los mismos resultados. Sin embargo, existen técnicas de medición del rango que tienen en cuenta, no solamente el resultado ganador-perdedor de las interacciones diádicas, sino el total de interacciones y la frecuencia relativa con la que cada individuo participa en ellas (FSI y Ratio de Dominancia). En este caso, los resultados obtenidos sí difieren en función del tipo de comportamiento agonístico registrado, y, por tanto, su utilización ha de realizarse con cautela (Senar et al. 1994).

Por último, como señala Drews (1993), es preciso establecer con rigor la diferencia entre rango y estatus dominante: el rango es un valor relativo referido únicamente a la posición de un individuo en la jerarquía de su propio grupo y sus medidas no tienen valor muestral, mientras que estatus dominante es un concepto que hace referencia a la relación entre dos individuos, siendo un atri-

buto de un animal respecto a otro con el que interacciona. Esta confusión semántica y la utilización indiscriminada de diferentes conceptos de dominancia han contribuido también al mantenimiento de las discrepancias entre estudios (Benton et al. 1980; Benton 1982; Syme y Syme 1983; Drews 1993). Si la dominancia se entiende como victoria de un individuo frente a otro en la competición por recursos limitados (Wilson 1975; Kaufmann 1983), parece evidente que los machos que consiguen territorios y los defienden con éxito frente a los intrusos son dominantes respecto a los que no consiguen territorio y permanecen como satélites, perdiendo ese año la oportunidad de aparearse (Lachlan y Bray 1975; Biadi y Mayot 1990). Nosotros hemos comprobado que establecida entre dos individuos una relación de dominancia, el dominante tiene acceso preferente a los recursos, por lo que la dominancia aparece también, en este sentido, como un concepto unitario; esto era así tanto en los recursos de libre disposición del aviario común (comederos, bebederos, perchas y revolcaderos), como en el acceso a la hembra y a la cópula (Mateos 1993). Sin embargo, en libertad las condiciones son mucho más complejas y heterogéneas. Factores tales como la experiencia y el conocimiento del terreno, la prioridad en el establecimiento del territorio, o el valor de los recursos a defender en cada caso se han mostrado capaces de alterar las relaciones de dominancia establecidas en anteriores encuentros, haciendo que no exista relación entre el orden jerárquico obtenido en un grupo de machos cautividad y el orden de competitividad alcanzado por esos mismos machos tras su puesta en libertad (Grahn et al. 1993a; Grahn et al. 1993b). La dominancia no es una cualidad intrínseca de los individuos sino una resultante de sus relaciones sociales. Es, por tanto, un concepto mucho más dinámico, complejo y multidimensional, y su estudio requiere la utilización de varios criterios de medición que reflejen los distintos aspectos del comportamiento social (Benton et al. 1980; Syme y Syme 1983).

Los determinantes de la dominancia y las ventajas de ser un dominante

La investigación sobre los determinantes de la dominancia requiere de estudios a largo plazo y de trabajos experimentales que permitan establecer las relaciones causa-efecto. Primero, porque, según Jackson, a medida que los individuos se conozcan y aumente el número de interacciones entre ellos, la jerarquía establecida se irá ajustando a las previsiones del rango realizadas en función de características de los machos vinculadas a la dominancia (Jackson 1988). Y, segundo, porque la jerarquía de dominancia sufre variaciones a lo largo del tiempo y pasa por periodos de gran inestabilidad en los que es difícil encontrar ningún tipo de relación entre el rango y las características individuales de los machos.

No obstante, lo largo de los tres años de estudio, algunos de los determinantes clásicos como el nivel de testosterona, el tamaño de los espolones y, en cierta medida, el peso de los individuos (Wilson 1975) han aparecido en ciertos momentos asociados con la dominancia, mientras que los adornos de la cabeza y, sobre todo, su exhibición en la época de celo se han mostrado consistentemente vinculadas al rango (este estudio, Mateos y Carranza en prensa a, b). Estos adornos, al igual que la cresta en otras galliformes (Collias en 1943, Ligon et al. 1990; Brodsky 1988; Holder y Montgomerie 1993; Leonard and Horn 1995), constituyen auténticas señales de estatus que permiten previamente conocer el rango de los individuos sin comprobación empírica a través de interacciones agresivas (Rower y Ewald 1981; Kodric-Brown y Brown 1984; Zahavi 1991, Mateos y Carranza en prensa b). La exhibición de los ornamentos de la cabeza en el caso del faisán es una consecuencia del estatus social alcanzado, pero nosotros hemos podido comprobar que el conjunto de factores que determinan la fiabilidad de la señal -nivel de andrógenos, habilidad competitiva, disposición al enfrentamiento y condiciones físicas- actúan como condicionantes de las relaciones de dominancia (Mateos y Carranza, en prensa b).

Nuestros resultados se ajustan a la definición sintetizada por Drews, según la cual la dominancia es un atributo de un tipo de interacciones repetidas entre dos individuos caracterizado por la asimetría de los resultados a favor de un miembro de la diada, y por el hecho de que los conflictos son generalmente resueltos por la retirada del perdedor sin llegar a una escalada en la agresividad (Drews 1993). La amenaza ritualizada, al dirigirse fundamentalmente a los individuos más agresivos y situados en posiciones adyacentes en la escala jerárquica, es un factor que contribuye al mantenimiento de la jerarquía y a reducir el riesgo de enfrentamientos dentro del grupo social. Por otra parte, el comportamiento de erección de carúncula y "orejas" es una señal de estatus vinculada a la época de celo que en condiciones de libertad sirve para identificar a los machos territoriales (Cramp y Simmons 1980; Hill y Robertson 1988; Biadi y Mayot 1990). En este sentido, la dominancia y su señalización son considerados bajo una perspectiva funcional como una dimensión del sistema de comunicación para evitar una escalada de enfrentamientos en una época de alta competitividad (Rowell 1974; Drews 1993; Fournier y Festa-Bianchet 1995).

De un sistema tal se benefician dominantes y subordinados (Rowell 1974), pero en el caso del faisán, al menos durante la época de celo, el resultar dominante o subordinado puede llevar a una enorme varianza en el éxito reproductivo de los machos: el establecimiento de los territorios y su consecución conlleva en muchas ocasiones el enfrentamiento directo entre pares de machos -a veces peleas de larga duración-, la defensa territorial implica la emisión continuada de las señales de estatus, y sólo los machos territoriales, en general de mayor peso y edad, consiguen pareja (Cramp y Simmons 1980; Ridley y Hill 1987; Hill y Robertson 1988; Biadi y Mayot 1990), por lo que cabe esperar una ventaja para esos machos en términos de eficacia biológica.

Agradecimientos

Agradecemos a Angel Galán y Juan Carranza su colaboración en la realización de este trabajo. Gracias también a Juan Carlos Senar y a un asesor anónimo por sus valiosas sugerencias y comentarios a la primera versión del manuscrito. El estudio ha sido financiado por los fondos de investigación de la Cátedra de Biología y Etología de la Facultad de Veterinaria de la UEX.

Summary

Since Collias & Taber (1951) described social dominance in ring-necked pheasants (*Phasianus colchicus*), it is assumed that, like in other Galliformes, males in this species shows a classic linear dominance hierarchies in which it is possible to establish a dominance ranking among the animals. The relationships between ordinal ranks of dominance and other variables of males such as weight, traditionally considered to have a high predictive value for the rank, are not always clearly shown; and the same happens in relation to the reproductive success, or the priority of territory settlement. The disagreements found, could be due to different causes, but some authors have attracted attention concerning the influence of methodological problems on the very study of the hierarchy. To investigate those aspects, we have done a long term study about the relationship of dominance established in a group of ring-necked pheasant males in captivity. The subjects were initially 23 males hatched on a farm in the spring of 1989 and simultaneously introduced in an aviary of 6 × 10 × 2.5 m (with feeding and water ad-libitum) in October of the same year. All the males were marked with an individual combination of colour rings for individual identification and, after a period of two months, we recorded the agonistic interactions in the group (attacks, threats and avoidance behaviour). From December

1989 to June 1992, eight periods of study were carried out -three months each- and social status was determined by constructing a dyadic interaction matrix for each period (table I), and using different methods (ordinal and cardinal) for ranking the males. For each period we also recorded different morphology and behavioural measurements of males. With the data obtained, the following questions were investigated: linearity significance in hierarchy, changes in hierarchical order over time, consistency between the different methods to measure the rank, identifying agonistic behaviours and other morphological or behavioural variables associated with dominance. The results show that: (1) the dominance hierarchy in a stable group of ring-necked pheasant males in captivity has a complex social structure (neither random nor linear), that undergoes significant variations over the time and goes through periods of great instability (tables II, IV, V); (2) There is a significant correlation between different ordinal ranks and the indexes we have calculated, but they produce different dominance orders of individuals. The cardinal index is the only measure that reflects the reality of hierarchical organization and allows the evaluation of the magnitude and the significance of the difference between individuals (table III); 3) The agonistic behaviours associated with dominance are the ritualised threats, but not the attacks or the relative frequency with which an individual participates in agonistic encounters. This corroborates what has been pointed out by some authors in the sense that dominance does not necessarily correlate with aggressiveness (tables VI, VII, VIII); 4) The traits associated with dominance are the head ornaments (wattle and ear-tufts), which are displayed to rival males and function as reliable signals of status, and other variables of males such as testosterone level, spur length and, indirectly, weight (table IX). These findings show the need to carry out studies on dominance hierarchies on a long term basis, and the risk of using the ranks as a stable measure of social dominance, especially

when these measures are used for establishing the relationships between dominance and other variables of males, including survival and reproductive success. The disagreements found in different works on ring-necked pheasants could be due to differences between populations, but it is clear that there are methodological problems leading to disparate results: investigators are far from reaching a consensus on how to define and measure dominance.

Referencias

- Andersson, M. 1982. Sexual selection, natural selection and quality advertisement. *Biol. J. Linn. Soc.*, 17, 375-393.
- Appleby, M. C. 1983. The probability of linearity in hierarchies. *Anim. Behav.*, 31, 600-608.
- Arcese, P. & Ludwig, D. 1986. Improving estimates of dominance based on ratios. *The Condor*, 88, 106-107.
- Benton, D., Dalrymple-Alford, J.C. & Brain, P.F. 1980. Comparisons of measures of dominance in the laboratory mouse. *Anim. Behav.*, 28, 1274-1279.
- Benton, D. 1982. Is the concept of dominance useful in understanding rodent behaviour?. *Aggressive Behaviour*, 8, 104-107.
- Biadi, F. & Mayot, P. 1990. Les Faisans. Paris: Hatier.
- Boyd, R. & Silk, J.B. 1983. A method for assigning cardinal dominance ranks. *Anim. Behav.*, 31, 45-58.
- Brodsky, L.M. 1988. Ornament size influences mating success in male rock ptarmigan. *Anim. Behav.*, 36, 662-667.
- Brown, J. 1975. *The evolution of behaviour*. W.W. Norton: New York.
- Chase, I.D. 1982. Dynamics of hierarchy formation: the sequential development of dominance relationships. *Behaviour*, 80, 218-240.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., Gibson, R.M. & Guinness, F.E. 1979. The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Anim. Behav.*, 27, 211-225.
- Collias, N.E. 1943. Statistical analysis of factors which make for success in initial encounters between hens. *American Naturalist*, 77, 519-538.
- Collias, N.E. & Taber, R.D. 1951. A field study of some grouping and dominance relations in ring-necked pheasants. *Condor*, 53, 265-275.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (eds.) 1980. *The Birds of the Western Palearctic*, Vol. II. Oxford: Oxford University Press.
- Drews, C. 1993. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 125, 283-313.
- Fournier, F. & Festa-Bianchet, M. 1995. Social dominance in adult female mountain goats. *Anim. Behav.*, 49, 1449-1459.
- Göransson, G., von Schantz, T., Fröberg, I., Helgée, A. & Wittzell, H. 1990. Male characteristics, viability and harem size in the pheasant, *Phasianus colchicus*. *Anim. Behav.*, 40, 89-104.
- Grahn, M., Göransson, G. & von Schantz, T. 1993a. Spacing behaviour of male pheasants *Phasianus colchicus*: in relation to dominance and mate acquisition. *Anim. Behav.*, 45, 93-103.
- Grahn, M., Göransson, G. & von Schantz, T. 1993b. Territory acquisition and mating success in pheasants, *Phasianus colchicus*: an experiment. *Anim. Behav.*, 46, 721-730.
- Hass, C.C. 1991. Social status in female bighorn sheep (*Ovis canadensis*): expression, development and reproductive correlates. *J. Zool., Lond.*, 225, 509-523.
- Hiatt, R.W. & Fisher, H.I. 1947. The reproductive cycle of ring-necked pheasants in Montana. *Auk*, 64, 528-548.
- Hill, D.A. & Robertson, P. 1988. *The pheasant. Ecology, management and conservation*. Oxford: BSP Professional Books.
- Hillgarth, N. 1990a. Parasites and female choice in the ring-necked pheasant, *Phasianus colchicus*. *Amer. Zool.*, 30, 227-233.
- Holder, K. & Montgomerie, R. 1993. Context and consequences of comb displays by male rock ptarmigan. *Anim. Behav.*, 45, 457-470.

- Jackson, W.M. 1988. Can Individual Differences in History of Dominance Explain the Development of Linear Dominance Hierarchies?. *Ethology*, 79, 71-77.
- Kalinoski, R. 1975. Intra and interspecific aggression in the house finches and house sparrows. *The Condor*, 77, 375-384.
- Kaufmann, J.H. 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biol. Rev.*, 58, 1-20.
- Kikkawa, J. 1980. Weight changes in relation to social hierarchy in captive flocks of silvereyes, *Zosterops lateralis*. *Behaviour*, 74, 92-100.
- Kodric-Brown, A. & Brown, J.H. 1984. Truth in advertising: the kinds of traits favoured by sexual selection. *Am. Nat.*, 124, 309-323.
- Kratzer, D.D. & Craig, J.V. 1980. Mating behavior of cockerels: effects of social status, group size and group density. *Applied Animal Ethology*, 6, 49-62.
- Lachlan, C. & Bray, R.P. 1976. Habitat selection by cock pheasants in spring. *J. Appl. Ecol.*, 13, 691-704.
- Leonard, M.L. & Horn, A.G. 1995. Crowing in relation to status in roosters. *Anim. Behav.*, 49, 1283-1290.
- Ligon, J.D., Thornhill, R., Zuk, M. & Johnson, K. 1990. Male-male competition, ornamentation and the role of testosterone in sexual selection in red jungle fowl. *Anim. Behav.*, 40, 367-373.
- Mateos, C. 1993. *Selección sexual en el faisán común (Phasianus colchicus)*. Thesis, University of Extremadura.
- Mateos, C. & Carranza, J. (en prensa,a) Lack of female preference on experimentally-manipulated pheasant spurs. *Behav. Ecol.*
- Mateos, C. & Carranza, J. (en prensa,b). Signals in intrasexual competition between ring-necked pheasant males. *Anim. Behav.*
- McIntyre, D.C. & Chew, G.L. 1983. Relation Between Social Rank, Submissive Behavior, and Brain Catecholamine Levels in Ring-Necked Pheasants (*Phasianus colchicus*). *Behavioral Neuroscience*, 97, 595-601.
- Ridley, M.W. & Hill, D.A. 1987. Social organization in the pheasant (*Phasianus colchicus*): harem formation, mate selection and the role of mate guarding. *J. Zool., Lond.*, 211, 619-630.
- Rohwell, T.E. 1974. The concept of social dominance. *Behav. Biol.*, 11, 31-154.
- Rohwer, S. & Ewald, P.W. 1981. The cost of dominance and advantage of subordination in a badge signaling system. *Evolution*, 35, 441-454.
- Rushen, J. 1984a. Frequencies of agonistic behaviours as measures of aggression in chickens: A factor analysis. *Appl. Anim. Behav. Scien.*, 12, 167-176.
- Rushen, J. 1984b. How peck orders of chickens are measured: A critical review. *Appl. Anim. Ethol.*, 11, 255-264.
- Senar, J.C., Camerino, M. & Metcalfe, N.B. 1994. The use of correspondence analysis to generate cardinal dominance ranks. *Etología*, 4, 69-75.
- Syme, G.J. & Syme, L.A. 1983. Social dominance -a straw man revisited: Some comments on the paper by Beilharz and Zeeb. *Appl. Anim. Ethol.*, 9, 380-387.
- Tamm, S. 1977. Social dominance in captive jackdaws (*Corvus monedula*). *Behavioural Processes*, 2, 293-299.
- Tomback, D.F., Wachter, M.A., Driscoll, J.W. & Becoff, M. 1989. Measuring Dominance and Constructing Hierarchies: An Example Using Mule Deer. *Ethology*, 82, 275-286.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology, the new synthesis*. Harvard University Press: Cambridge.
- Zahavi, A. 1991. On the definition of sexual selection, Fisher's model, and the evolution of waste and of signals in general. *Anim. Behav.*, 42, 501-503.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice-Hall International.