

Versão 60 / 137-1
DM
CARN.7

INSTITUTO SUPERIOR DE PSICOLOGIA APLICADA

Ψ

Mestrado em Etologia

Luís Alberto Pinto Eusébio Carneiro

**PREDITORES DE DOMINÂNCIA SOCIAL
EM MACHOS DE TILÁPIA, *Oreochromis
mossambicus* PETERS (PISCES: CICHLIDAE)**



Supervisor: Prof. Dr. Rui F. Oliveira

I.S.P.A.
1998



C. 1997

Centro de Documentação do I.S.P.A.
Telf. 681 17 60
Reg. 11659

INSTITUTO SUPERIOR DE PSICOLOGIA APLICADA

Mestrado em Etologia

Luís Alberto Pinto Eusébio Carneiro

**PREDITORES DE DOMINÂNCIA SOCIAL
EM MACHOS DE TILÁPIA, *Oreochromis
mossambicus* PETERS (PISCES: CICHLIDAE)**

Dissertação apresentada ao Instituto Superior de
Psicologia Aplicada para a obtenção do grau de Mestre

“Animals species living in groups sometimes fight over other issues than females or territories. Individuals may clash over food, over a favorite perch, or possibly for other reasons. In such cases, learning often reduces the amount of fighting. Each individual learns, by pleasant or bitter experience, which of its companions are stronger and must be avoided, and which are weaker and can be intimidated. In this way the ‘peck-order’ originates, in which each individual in the group knows its own place. One individual is the tyrant; it dominates all the others. One is subordinate to nobody but the tyrant. Number three dominates all except the two above it, and so on. This has been found in various birds, mammals, and fish.”

In Niko Tinbergen, 1993

Aos meus Pais, Veleda e Jorge

AGRADECIMENTOS

Para a boa realização desta tese alguns foram os ‘mentores’ e os amigos que contribuíram, a todos gostaria de dizer Obrigado :

- Ao Prof. Dr. Vitor Almada não só por me ter aberto as portas da UIE, mas também pelos bons momentos de ensinamento que proporcionou durante todo o mestrado e depois.
- Ao Prof. Dr. Rui Oliveira pelo apoio e orientação durante todo o meu trabalho, e por me ter deixado entrar no seu ‘mundo tilapial’ – o Quim agradece igualmente a paciência em todos os momentos passados, e futuros.
- À Dra. Fátima Gil e ao Aquário Vasco da Gama pela cedência de alguns dos indivíduos utilizados neste estudo.
- Ao Dr. Octávio S. Paulo por há já alguns anos me ter trazido para estes meios do conhecimento, se bem que nessa altura os bichos apesar de terem escamas já andavam em terra!
- À Prof. Dra. Teresa Avelar pela amizade e pelas discussões tidas sobre os mais variados temas.
- Ao David por ter tomado conta dos “bichos”, pelos momentos que temos passado juntos, pela amizade demonstrada e pelas discussões tidas.
- À ‘Mestra’ Rita Borges pelas dicas sobre a bicharada, e pela amizade demonstrada.
- Ao Pedro Sá Pessoa pelas fugas (e pelas inúmeras tentativas falhadas) que me proporcionou para irmos fazer birdwatching.
- Aos meus pais que sempre me ajudaram a sonhar e a concretizar os meus planos. Obrigado pela amizade e por todo o apoio que me deram e dão.
- À Patrícia pela paciência, e porque talvez agora terá o escritório arrumado.
- ... e a todos os “bichos do mato” que se prestam a nos ‘ajudar’ !!

RESUMO

A Tilápia Moçambicana, *Oreochromis mossambicus*, é um ciclídeo incubador bucal africano no qual os machos se organizam em densas agregações de ninhos –Arenas– durante a época reprodutiva. Nestas estabelecem territórios e escavam locais de postura para os quais atraem as fêmeas. Nesta espécie hierarquias de dominância são de grande importância uma vez que estas influenciam o número de acasalamentos conseguidos pelo macho (McKaye *et al.*, 1990; Oliveira e Almada, 1998).

Muitas espécies animais formam grupos nas quais existem hierarquias de dominância devido a interações agonísticas entre os indivíduos. Dois modelos têm sido propostos para o estabelecimento de hierarquias de dominância entre os animais.

O modelo diádico, ou do torneios, no qual a relação de dominância é o resultado de encontros entre pares de indivíduos (competição diádica), e o modelo correlacional que afirma que as hierarquias emergem de diferenças existentes entre os indivíduos, que actuam como preditoras de dominância hierárquica.

Enquanto o modelo diádico não explica a formação hierárquica em grupos pequenos, pois sendo a interacção diádica após algum tempo a maioria dos animais teria ganho um número idêntico de encontros, resultando que a hierarquia formada não seria linear ou quase-linear (Chase, 1974); o modelo correlacional não tem mecanismos específicos para o estabelecimento das hierarquias. Este apenas admite que existe uma elevada correlação entre as características morfológicas dos indivíduos e o seu estatuto social, e que estas podem ser tidas como preditoras da hierarquia formada, assim como da posição de cada indivíduo.

Recentemente Chase (1982) propôs um modelo alternativo para o estabelecimento de hierarquias lineares em grupos pequenos – o modelo do “Jigsaw Puzzle”. De acordo com este as hierarquias emergem como o resultado de interações triádicas entre os indivíduos.

Com o presente estudo pretende-se investigar quais os mecanismos utilizados pela tilápia no estabelecimento de relações ou hierarquias de dominância.

Os dados mostram que à semelhança de outros estudos (p.e. Oliveira e Almada, 1996), houve o estabelecimento de relações de dominância. Mais, pode-se observar que estas tenderão a ser do tipo despótica uma vez que um reduzido número de indivíduos domina um elevado número de indivíduos subordinados, e que para além disso estes participam num maior número de interações agonísticas. Os resultados parecem indicar que nenhum dos modelos melhor explica o estabelecimento de relações de dominância social em tilápia, uma vez que existe uma característica morfológica que é preditora do estatuto social dos indivíduos – o comprimento do corpo –, assim como parece ser igualmente relevante o processo dinâmico que surge da análise das sequências de interações agonísticas – dupla dominância.

Ou seja, ambos os modelos parecem contribuir para o estabelecimento das relações de dominância social, podendo cada um dos factores ser mais ou menos importante durante esse estabelecimento, dependendo da fase em que o processo se encontra, admitindo-se que por exemplo no início da formação dos grupos o tamanho relativo dos indivíduos poderá, ou deverá, ser de grande importância na aquisição do estatuto social, e que posteriormente o modo dinâmico como os indivíduos interagem entre si seja o responsável pela manutenção desse estatuto.

ABSTRACT

The mozambique Tilapia, *Oreochromis mossambicus*, is an African mouthbrooding cichlid in which males form dense nest aggregations -arenas- during the breeding season. They establish territories in this arenas and dig spawning pits to which they attract females. Hierarchies are of great importance in this species since it influences the number of mates a male can get (McKaye *et al.*, 1990; Oliveira e Almada, 1998).

Many animals species form groups in which dominance hierarchies exists due to agonistic interaction between members. In small groups hierarchies tend to be linear or near linear. Two models have been proposed for the establishment of dominance hierarchies among animals.

The dyadic, or tournament, model in which dominance is the result of a pairwise encounter of two animals (dyadic competition), and the correlational model which states that hierarchies arise from individual differences existing between the animals, which act as predictors of dominance.

Tournaments may not explain hierarchy formation in small groups since the interaction is dyadic and after a long time the majority of animals would won a moderate number of encounters, resulting that the hierarchy would not be close to linearity (Chase, 1974); the correlational model does not have a specific mechanism of establishing hierarchies. It only admits that there is a strong correlation between some morphological characters and that this can be seen as predictors of dominance, and with the position animals have in the hierarchy.

More recently Chase (1982) proposed an alternative model to explain the establishment of linear hierarchies in small animal groups – the jigsaw puzzle model. According to this model hierarchies emerge as a result of triadic interactions among the individuals. These interactions can be of two types: transitive, which lead to linear or near linear hierarchies, and intransitive which contribute to move hierarchies away from linearity.

In these study social interactions were analysed during group formation in small size groups of male tilapia and tried to assess which model would better explain the emerging dominance relationships.

The present data shows that similar to other studies (i.e. Oliveira & Almada, 1996) dominance relationships between individuals were established and that these tend to be of the despotic type since a small proportion of individuals dominate a larger one, and participate in a larger number of agonistic interactions. The results obtain do not allow one to say which of the studied models is better, or better explains, the formation of the dominance relationships between members of the different groups. This because at least one morphological characteristic –standart length- could predict the dominance relations to be established and also because the dynamic process of the agonistic interaction sequences seems to play an important role –double dominance-.

Both models seem to contribute for the establishment of the dominance relationships, being each of the factors involved (morphological characteristics and dynamic process of the sequences of interactions) important depending the phase of the process. One might admit that at the moment of the group formation body length may play an important role in rank acquisition and that afterwards the dynamic interactions between individuals could be the responsible force for rank maintenance.

ÍNDICE

1. Introdução	1
A Espécie	1
A Problemática	2
Os Modelos	7
Modelo Diádico	7
Modelo Correlacional	8
Modelo Triádico	8
2. Metodologia	12
2.1. Material e Métodos	12
2.1.1. Stock dos Indivíduos	12
2.1.2. Aquários de Isolamento	12
2.1.3. Aquários Experimentais	13
2.1.4. Biometria	13
2.2. Procedimento Experimental	14
2.2.1. Formação de Grupos	14
2.2.2. Observações comportamentais	15
2.3. Análise	16
2.3.1. Formação de Relações de Dominância	16
2.3.1.1. Índice de Dominância	16
2.3.1.2. Estatística de Simulação	16
2.3.1.3. Relações de Dominância	17
2.3.2. Modelo Correlacional	17
2.3.2.1. Morfologia <i>versus</i> Estatuto Social	18
2.3.3. Modelo Triádico	18
2.3.3.1. Tipos de Sequências de Interações Agonísticas	18
2.3.3.2. Estatística de Simulação	20
3. Resultados	21
3.1. Estabelecimento de Relações de Dominância	21
3.2. Modelo Correlacional	29

3.3. Modelo Triádico	31
4. Discussão	35
5. Considerações Finais	42
6. Referências Bibliográficas	43

1. INTRODUÇÃO

A Espécie

A tilápia moçambicana, *Oreochromis mossambicus*, é um ciclídeo da costa leste Africana estando a sua localização geográfica, segundo Peters em 1868, situada entre os 11° e os 26° S (Trewavas, 1983). Esta sua presença faz-se sentir não só em regiões costeiras, como nos rios e seus tributários até 220 Km para o interior do continente Africano, sendo tipicamente localizada desde o baixo Zambeze até Tete. Para alguns autores, no entanto, esta distribuição poderá ir muito mais para Sul abrangendo zonas estuarinas, uma vez que é sabida a sua grande tolerância à salinidade, o que permitiria a sua migração.

O estudo de Ciclídeos Africanos mostra-se de grande interesse uma vez que estes possuem grande variedade de sistemas sociais, destacando-se nestes espécies (tal é o caso da tilápia moçambicana) em que os machos se concentram em agregados reprodutores onde estabelecem os seus territórios e onde escavam um local para a desova ("spawning pit"), que mais tarde será visitado pelas fêmeas durante o acasalamento. Nestas espécies a incubação dos ovos e larvas é bucal e executada exclusivamente pelas fêmeas, sendo realizada fora da área de reprodução (Brutton e Bolt, 1975).

Neste tipo de organização social, semelhante aquela verificada em algumas espécies de Aves e Mamíferos e denominada de sistemas de acasalamento em "lek", os machos não participam nos cuidados parentais, servindo as agregações de machos apenas como locais de acasalamento (Bradbury e Gibson, 1983). Este tipo de organização social pressupõe a evolução de uma série de requisitos tais como a ocorrência de dimorfismo e dicromismo sexual, poligamia, reprodução em arenas, incubação bucal materna, e libertação dos juvenis em locais afastados dos substratos de postura (as chamadas "nurseries"), diagnosticados como um síndrome evolutivo (Trewavas, 1983).

Além disso, o estudo das relações de dominância em Ciclídeos revela-se de grande importância uma vez que se verificou que as relações de territorialidade e de hierarquias de dominância não eram fenómenos mutuamente exclusivos (McKaye, 1991).

Estes dois fenómenos são de extrema importância uma vez que se sabe que durante a época reprodutiva, e em várias espécies com incubação bucal materna, a nidificação acontece em arenas, ou 'leks', e a existência de relações de dominância entre machos territoriais afecta

fortemente o sucesso reprodutor dos indivíduos, uma vez que os machos dominantes ocupam zonas mais centrais da arena, as quais são as preferidas pelas fêmeas (McKaye *et al.*, 1990).

A investigação na área da organização e estrutura social de Ciclídeos africanos parece ter relevância no que respeita à grande radiação evolutiva que este grupo apresenta, e à qual se pensa estar associada a organização social.

A Problemática

Quando se fala no estabelecimento de territórios e de relações de dominância social, este descreve quase sempre interacções existente entre dois indivíduos a sós ou inseridos no seio de um grupo, onde o comportamento de um deles é limitado (indivíduo subordinado) pelo comportamento do outro (indivíduo dominante) (Wilson, 1975). Em geral, o indivíduo dominante tem acesso prioritário sobre um recurso (seja este de que natureza for) que ambos pretendem obter.

Desde que Schjelderup-Ebbe sugeriu o termo Dominância Social nos seus estudos de formação de grupos em galinhas, em que estas estabeleciam entre si hierarquias de dominância, o tema tem vindo a ser alvo de atenção, em especial depois da década de sessenta. Esta atenção talvez se deva, como referem Rowell (1974) e Chase (1974), à importância que as interacções sociais parecem ter entre indivíduos de espécies sociais, sendo estas responsáveis pelos seus movimentos e pausas, alimentação e, talvez mais importante, no seu sucesso reprodutivo.

O conceito de dominância não é restrito a uma relação diádica (entre dois indivíduos), sendo frequentemente utilizado como princípio organizador do padrão de relações existentes dentro de um grupo social, tendo os termos 'ordem de dominância' e 'hierarquia de dominância' sido utilizados para descrever o padrão global das relações do grupo, pois como sublinha Drews (1993) esta é uma medida relativa e não uma propriedade absoluta dos indivíduos.

O estabelecimento de hierarquias entre indivíduos de um grupo social, traz ou pode trazer vantagens para os indivíduos nele presentes. Do ponto de vista do subordinado, o seu comportamento tenderá a ser o de evitar o contacto ou lutas com os indivíduos dominantes, como forma de diminuição dos danos e ferimentos que daí possam resultar, aumentando assim a sua aptidão que de outro modo seria diminuída. Outras consequências são a redução dos gastos energéticos que assim podem ser utilizados em outras actividades e o evitar de

efeitos de supressão sobre o sistema imunitário, causados pela elevação dos níveis de stress destes indivíduos. Como resultado prático deste acontecimento, pode acontecer que como efeito secundário ao nível do grupo, e como um todo, a formação de hierarquias sociais desempenhe um papel de força reguladora, que leva à minimização da quantidade de agressividade entre os indivíduos do grupo (Chase, 1974).

Com este pensamento, Barnard e Burk (1979) baseando-se na teoria dos jogos desenvolveram modelos simples sobre a evolução das relações de dominância entre indivíduos, sendo que o seu resultado era expresso sob a forma de uma matriz (de “pay-offs”). A importância destes modelos relaciona-se com a sua utilidade na análise das diferentes estratégias comportamentais adoptadas pelos indivíduos de uma população, e que de algum modo influenciam a aptidão dos mesmos.

No entanto, um dos pressupostos deste modelo é a capacidade que os indivíduos terão que ter para avaliarem a capacidade competitiva do oponente antes da luta acontecer. Os autores, apesar de reconhecerem que tal avaliação de capacidades deverá ser baseada na aprendizagem do resultado de combates passados, argumentam que a selecção deverá ter seleccionado indivíduos capazes de reconhecerem as capacidades competitivas dos oponentes através de pistas directamente ligadas ao seu estatuto social.

Quais serão os factores que poderão condicionar a posição e estatuto hierárquicos de um indivíduo de um grupo social, durante o estabelecimento de uma hierarquia social no seu interior? Sabe-se já que a capacidade de luta e de avaliação das capacidades competitivas dos restantes parceiros (“resource holding power” –RHP-, *sensu* Parker, 1974) desempenha um papel importante durante os primeiros encontros entre indivíduos.

Um factor que merece destaque, como possível de influenciar o estabelecimento de hierarquias ou relações hierárquicas num grupo social, é o fenómeno do efeito do observador (“eavesdropping”). Este é a percepção por um terceiro indivíduo, do resultado final de uma interacção agonística entre outros dois indivíduos, modelando ele o seu comportamento consuante o desfecho final desta. Este efeito foi já detectado e estudado em alguns grupos animais, como influenciando o modo de interacção dos indivíduos de um grupo (macaco resus, Barchas e Mendoza, 1984; galinhas, Hogue *et al.*, 1996; chapins, McGregor, 1993 e McGregor *et al.*, 1997; peixes combatentes, Oliveira *et al.*, 1998 a).

Por exemplo, Oliveira *et al.* (1998a) mostraram que peixes-combatentes (*Betta splendens*), que assistem a um confronto entre conspecíficos são capazes de obter informação sobre a capacidade competitiva dos participantes, vindo a utilizar essa informação em interacções subsequentes com esses indivíduos.

Tem-se igualmente que o efeito de experiência de anteriores combates entre indivíduos parece ser de grande importância aquando de novo confronto. Neste caso verifica-se que o anterior vencedor tem uma maior probabilidade de vencer, e o derrotado uma maior probabilidade de continuar a perder. Este é um efeito reconhecido num grande número de grupos animais (*p.e.* Chase, 1985; Drummond e Canales, 1998).

Em ambos os casos verifica-se que o reconhecimento individual parece ser de grande importância no modelar dos padrões comportamentais dos indivíduos durante o decurso de interacções agonísticas. No entanto, Barnard e Burk (1979) referem que o reconhecimento individual pode ter evoluído num contexto social e de formação de hierarquias de dominância sem haver a necessidade deste ser, ou estar, directamente relacionado com a modelação de comportamentos.

Também Beaugrand e Zayan (1985) referem que é necessário algum cuidado quando se utiliza o conceito de reconhecimento individual, uma vez que existe uma diferença no reconhecimento da classe de estatuto social do oponente (dominante ou subordinado) e no verdadeiro reconhecimento individual, e que estes não devem ser confundidos.

Beaugrand (1997) afirma, no entanto, que em peixes *Xiphophorus* (green swordtail) há de facto um reconhecimento individual de dois indivíduos que já tiveram um encontro diádico anterior, no qual se estabeleceu uma assimetria nas interacções agonísticas e portanto uma hierarquia, e que consequentemente existe uma modelação no padrão comportamental de acordo com esse reconhecimento, em futuros encontros.

Por fim outro factor que pode levar à alteração, e condicionamento do estatuto social adquirido pelos indivíduos, aquando do estabelecimento de uma hierarquia no grupo, é o do estabelecimento de alianças entre indivíduos. Este factor, muito presente em sociedades de primatas, leva a que, por vezes, certos indivíduos apresentem estatuto social acima do que seria de esperar, se estes não apresentassem alianças com indivíduos de estatuto superior ao seu (Trivers, 1971; Walters e Seyfarth, 1986).

É então importante compreender a natureza do conceito de dominância, e quais os termos em que este deve ser expressa (p.e. Richards, 1974; Bernstein, 1981; Francis, 1988). Em qualquer dos casos, determinar ou caracterizar relações de dominância social implica olhar para todo o tipo de assimetrias entre os comportamentos dos indivíduos.

Drews (1993) numa revisão da literatura identificou treze conceitos para dominância. Não se pode porém afirmar qual o mais acertado ou verdadeiro, pois como o próprio autor refere uns podem ser do tipo estrutural ou funcional, referentes a regras ou comportamentos agonísticos, respeitantes apenas a propriedades dos indivíduos ou atributos de encontros diádicos, agressão ou falta dela, e serem baseados em argumentos teóricos ou em observações comportamentais, tendo por isso cada um deles um significado dentro do contexto em que se insere.

Segundo Chase (1974), podem identificar-se num grupo social três tipos de hierarquias de dominância, como resultado destas assimetrias:

- hierarquia do tipo despótica - quando um indivíduo domina todos os elementos do grupo, não sendo obrigatório haver qualquer ordenação entre os restantes indivíduos ($A > B$, $A > C$ e $B > C$ ou $B < C$);
- hierarquia do tipo linear - quando um indivíduo domina todos os elementos do grupo, e em que um segundo indivíduo domina todos os restantes excepto o primeiro e assim sucessivamente, havendo uma transitividade em todas as tríades de dominância (e.g. $A > B > C$ e $A > C$);
- hierarquia do tipo não-linear - quando dentro do grupo nem todas as tríades são transitivas, podendo ocorrer tríades circulares (e.g. $A > B > C > A$).

Durante muito tempo pensou-se que as relações de dominância num grupo social resultavam apenas das interações diádicas entre os indivíduos (descritas por intermédio de matrizes sociométricas), emergindo destas a estrutura hierárquica do grupo. Ou seja, apesar de os indivíduos se integrarem num grupo social, era admitido que os encontros se davam dois a dois, sendo o resultado das interações agonísticas um acto isolado de cada.

O assumir de que as hierarquias dos grupos sociais eram completas, lineares e que não existiam reversões na ordem de dominância foi prática corrente por muitos investigadores,

que afirmavam que só assim se descrevia de modo apropriado os processos e relações existentes num grupo (Appleby, 1983).

Sabe-se porém que, por vezes, a representação hierárquica obtida a partir de interações diádicas entre membros de um grupo não exprime corretamente as interações dentro de um grupo. Estas discordâncias levaram a considerar a existência de "factores de grupo", que não se manifestam na simples análise das interações diádicas (Chase, 1974, 1980, 1985).

Existem igualmente dificuldades metodológicas na aplicação do método das matrizes diádicas, para inferência de hierarquias lineares, que são: a baixa fiabilidade para grupos pequenos, o facto que nem todos os elementos interajam com os restantes em grupos grandes e a frequente ocorrência de reversões hierárquicas em interações diádicas que se podem dar no interior dos grupos (Appleby, 1985 e Slater, 1986 in Oliveira 1995).

Foi no entanto demonstrado que, em grupos sociais pequenos surgem hierarquias lineares meramente por efeitos do acaso (Appleby, 1983 e Chase, 1974). Appleby, demonstrou que apenas para grupos com um número superior a 6 indivíduos, havia uma probabilidade inferior a 5%, das hierarquias lineares que nele surgissem não se deverem exclusivamente ao acaso.

Como tentativa de explicação da interacção diádica como responsável pelo estabelecimento e manutenção de hierarquias de dominância em grupos recém formados de indivíduos, o chamado modelo correlacional. Com ele pretende-se demonstrar que existe associação entre diversas características dos indivíduos e a posição hierárquica que estes ocupam no grupo. Estas características podem ser morfológicas, níveis circulantes de hormonas ou comportamentais (Landau, 1951, 1968; Chase, 1980).

No entanto, Landau (1951) e Chase (1974) advogam que ambos estes modelos apresentam demasiados constrangimentos matemáticos para que possam ser utilizados de uma forma simples e expedita.

Como forma de se ultrapassarem estes problemas, foi proposto um modelo alternativo para a análise de estruturas sociais (Chase, 1982). O modelo triádico de dominância, também chamado de "puzzle quebra-cabeças" (do inglês "jigsaw puzzle"). Segundo este modelo, as relações de dominância estabelecidas dentro de um grupo social poderão explicadas por interações de tríades de indivíduos e não de díades como anteriormente. Admite-se neste modelo a existência de uma interacção dinâmica entre os indivíduos de um grupo social, que

leva à emergência de hierarquias de dominância dentro do grupo (Chase, 1982, 1985; Chase e Rohwer, 1987).

Os Modelos

Tem-se então dois modelos que nos possibilitam à partida uma análise dos acontecimentos dentro de um grupo social (interacções agonísticas), e que nos permitem averiguar não só o estatuto adquirido por cada um dos seus membros, mas também avançar com possíveis explicações de como tal poderá ter acontecido.

Modelo Diádico

Admita-se que após a formação de um grupo de indivíduos do mesmo sexo, colocados em conjunto numa situação experimental, se procede à sua observação por um período de tempo e que é detectada uma estrutura hierárquica linear, ou quase linear. Surge então a questão, se teria sido possível a emergência deste tipo de organização social apenas através de encontros diádicos entre os indivíduos, ou mesmo por comparação individual com os restantes membros do grupo, ou se existe qualquer outro factor, ou acontecimento, que tal originasse.

Chase (1974) afirma que tal não deverá ser o caso, assim como já o tinha afirmado Landau (1968), ambos frisando que para tal as condições e constrangimentos matemáticos teriam de ser tais, que na prática este processo teria baixa probabilidade de acontecer.

O que acontece com a análise deste modelo é que sendo o encontro dos indivíduos feito aos pares, e admitindo-se que não existem assimetrias entre os indivíduos do grupo (e assumindo-se que a probabilidade de vitória numa interacção agonística é igual para qualquer elemento do grupo) com o decorrer do tempo, o número de interacções ganhas pelos indivíduos do grupo aproximar-se-ia de uma distribuição normal, com a maioria dos indivíduos tendo já ganho um número de combates próximo do valor médio para o grupo. Desde logo, e intuitivamente, se compreende que tal facto não conduz à emergência de hierarquias de dominância lineares. Muito pelo contrário, terá sim uma maior probabilidade de dar origem a hierarquias não-lineares. Isto porque para a obtenção de uma relação de dominância do tipo linear, teria de haver uma assimetria no número total de combates ganhos e perdidos entre os indivíduos.

Este é no fundo um modelo probabilístico de dominância, em que se admite que para que a hierarquia seja do tipo linear um indivíduo do topo da hierarquia teria de ter uma

probabilidade de 0.95 de dominar todos os outros, que houvesse um segundo indivíduo com a probabilidade de 0.95 de dominar todos os outros excepto o indivíduo do topo da hierarquia, e assim sucessivamente até ao último indivíduo do grupo hierárquico que apenas possuía a probabilidade de 0.05 de dominar qualquer um dos outros indivíduos.

Modelo Correlacional

O modelo correlacional propõe que, para o estabelecimento de hierarquias lineares, ou quase lineares, deverá haver uma correlação entre as características dos indivíduos e o estatuto social adquirido por estes durante o seu estabelecimento.

Chase (1974) propôs o valor de 0.9 para o coeficiente de correlação entre as características individuais e a posição hierárquica dos indivíduos.

Sendo 0.9 um elevado valor de correlação, qualquer tipo de explicação que possa surgir para o estatuto social evidenciado pelos indivíduos num grupo, terá de estar associado a grandes constrangimentos de requisitos matemáticos. De facto, nos grupos animais em que foi possível testar este modelo os valores mais elevados oscilavam entre os 0.4 e os 0.8 (Chase, 1974).

Igualmente, com este modelo ficam por explicar, ou demonstrar, os processos que estão na base da formação de hierarquias de dominância, e o modo como estes se desenvolvem. Isto porque com este modelo existem (pelo menos) dois factores que deverão ser tidos em conta. Um deles refere-se à diferença de maturação existente entre os diferentes indivíduos (e.g. níveis hormonais), o outro prende-se com os sinais externos apresentados por um indivíduo e que estão disponíveis para os restantes, e passíveis de servirem como modo de avaliação do mesmo numa interacção competitiva (e.g. dimensão do corpo).

Modelo Triádico

Tal com já foi mencionado, existe um terceiro modelo baseado na dinâmica das interacções agonísticas triádicas existentes em grupos animais, que surge por desenvolvimento do modelo diádico, e que pretende clarificar o modo como estas hierarquias de dominância se formam ao longo do tempo. Não que os outros dois modelos não nos forneçam informações uteis acerca das relações de dominância entre indivíduos. O problema é que a informação que estes modelos nos dá em termos da estrutura social do grupo, não nos permite aceder a uma imagem mais global do que se passa no grupo inteiro.

Esta razão deve-se ao facto destes dois modelos por um lado apenas nos permitirem concluir sobre o modo como dois indivíduos estabelecem entre si uma relação de dominância, sem ter em conta o grupo em que eles se inserem, ou poderão inserir (e como tal não levando em linha de conta os possíveis ‘factores de grupo’ que a possam modelar); e por outro porque apenas indicando possíveis características morfológicas responsáveis pela aquisição de estatuto social, não indica qual ou quais os processos pela qual a hierarquia de dominância se estabelece no grupo.

Chase (1982) ao desenvolver este modelo propõe que a emergência da hierarquia de dominância de um grupo é como que o juntar das peças de um puzzle, em que cada peça do puzzle é representada pelas tríades de interações agonísticas existentes entre indivíduos.

Nas tríades são quatro o número possível de diferentes configurações, ou desfechos para as interações agonísticas (Chase, 1982).

Designe-se o indivíduo dominante da primeira interação A, e B o seu subordinado, sendo C um terceiro indivíduo ($A > B$, C). Após esta interação de dominância, a interação que sucede pode ser de um de quatro tipos: a) o indivíduo A pode iniciar uma interação agonística dirigida a C, da qual sai igualmente vitorioso ($A > C$), ocorrendo então uma sequência de Dupla Dominância por parte do indivíduo A ($A > B$, $A > C$); b) o indivíduo C pode dominar o indivíduo B que saiu derrotado ($C > B$), ocorrendo neste caso uma situação de Dupla Subordinância ($A > B$, $C > B$); c) o indivíduo C pode interagir com o indivíduo dominante inicial A saindo vencedor ($C > A$), ocorrendo nesta situação um Domínio do Observador sobre o Dominante Inicial ($A > B$, $C > A$); d) ou pode suceder que o indivíduo inicialmente subordinado interaja com o indivíduo observador C dominando-o ($B > C$), ocorrendo neste caso um Domínio do Observador por parte do Subordinado Inicial ($A > B$, $B > C$).

Pode constatar-se que estas sequências de interações de dominância têm diferentes implicações e resultados finais, pois dois tipos de tríades podem ser identificados: as do tipo Transitivo, e as do tipo Intransitivo.

As do tipo Transitivo levam à emergência de hierarquias lineares, uma vez que não originam reversões nas relações de dominância entre os indivíduos da tríade, pois o estatuto de dominância do indivíduo A (dominante) nunca é alterado. Por seu lado, nas relações triádicas do tipo Intransitivo, pode suceder que o estatuto social do indivíduo inicialmente

dominante seja alterado consoante o tipo de sequência das interações estabelecidas entre os indivíduos da tríade.

Assim no modelo triádico de Chase, das quatro sequências triádicas possíveis de interações agonísticas, duas são do tipo transitivo e duas são do tipo intransitivo (tipo transitivo: Dupla Dominância e Dupla Subordinância; tipo intransitivo: Domínio do Observador sobre o Dominante Inicial e Domínio do Observador por parte do Subordinado Inicial).

Pode deste modo utilizar-se este conceito de transitividade, na determinação da linearidade ou quase linearidade das relações hierárquias formadas num grupo de animais. Basta para tal que se determine a proporção de cada uma das sequência de interações, e consequentemente de relações transitivas e intransitivas, e compará-las com os valores que seriam de esperar se as interações se sucedessem de modo aleatório.

Tal como é apresentado por Chase (1982, 1985), este modelo apresenta-se como uma hipótese nula, com a qual os valores experimentais podem ser comparados. Isto porque seria de esperar que cada uma das quatro sequências triádicas apresente 25% de probabilidade de ocorrer se as interações agonísticas entre os indivíduos ocorressem ao acaso.

Deste modo é possível avaliar a linearidade de uma hierarquia de dominância apenas por determinação do número de relações transitivas, e/ou intransitivas, ou da sua probabilidade de ocorrência. O que se torna igualmente visível é que para este modelo a formação de hierarquias em grupos sociais, sejam eles pequenos ou grandes, implica a existência de um padrão sequencial de interações agonísticas claramente longe de serem acontecimentos aleatórios.

Verificou-se que em alguns estudos já realizados, nos quais foi utilizado o método de análise proposto por Chase (1982,1985) na formação de hierarquias lineares, havia uma diferença significativa na proporção de relações transitivas, que era muito superior às intransitivas (e.g. galinhas, Chase, 1985; macaco resus, Barchas e Fisek, 1984; pardal-de-Harris, Chase e Rohwer, 1987). No entanto, Cloutier *et al.* (1996) trabalhando com tríades de galinhas, para além de conseguirem obter uma correlação entre as características individuais e o estatuto social dos indivíduos, concluem ainda que o resultado final da hierarquia estabelecida pode ser explicado por outros processos que não os apresentados por Chase no

seu modelo triádico, p.e. por observação dos indivíduos vizinhos que apresentem estatuto superior e inferior.

Também Nelissen (1990), num estudo realizado sobre o estabelecimento de hierarquias sociais em espécies de ciclídeos, e onde fez a utilização do modelo dinâmico triádico, obteve resultados que parecem apontar para conclusões não coincidentes com as propostas de Chase, apesar de terem sido encontradas mais concordâncias (ocorrência de sequências triádicas em valores superiores ao esperados aleatoriamente, nomeadamente duplas dominâncias e duplas subordinâncias) do que discordâncias (correlação entre características individuais e estatuto social adquirido) em relação ao modelo.

São diversos os trabalhos até hoje realizados em Cíclídeos sobre estrutura social, os quais se têm debruçado sobre a relação entre aspectos das características morfológicas, coloração, efeitos de experiência passada e efeitos de residência territorial e o estabelecimento de relações de dominância social (Barlow e Ballin, 1976; Figler e Einhorn, 1983; Nelissen e Andries, 1988; Wazlavek e Figler, 1989; Holder *et al.*, 1991; Oliveira e Almada, 1996a).

No presente trabalho pretende-se investigar quais são os mecanismos pelos quais, os machos de tilápia [*Oreochromis mossambicus* (Peters)], estabelecem relações de dominância, uma vez que em estudos anteriores estas foram detectadas (Oliveira e Almada, 1996a,b)

Para tal procedeu-se à formação de 18 grupos de quatro machos, no intuito de se analisar qual o processo que estava na base da formação da hierarquias de dominância que se iriam estabelecer. Pretendeu-se determinar se algum dos modelos acima expostos melhor explica a emergência das relações de dominância entre os indivíduos. São eles, o modelo correlacional e o modelo triádico. Ou seja, se é possível identificar características preditoras de dominância social, ou se esta emerge como resultado da dinâmica das interações entre os indivíduos do grupo.

2. METODOLOGIA

2.1. MATERIAL E MÉTODOS

Durante a realização do presente estudo, foram sempre tidas em linha de conta as recomendações da Association for the Study of Animal Behaviour no que respeita à utilização de animais para fins experimentais (ASAB, 1995). Nomeadamente no que respeita à marcação dos indivíduos, e à promoção de interações agonísticas entre os animais, susceptíveis de lhes causar ferimentos ou mesmo a morte.

Programas de estatística utilizados no decurso do presente estudo: Statistica, V.5 for Windows [StatSoft, Inc. (1995)], ACTUS (Estabrook e Estabrook, 1989) e ADERSIM (Almada, 1995).

2.1.1. Stock dos Indivíduos

Para o presente estudo foram utilizados 49 machos adultos de Tilápia, *O. mossambicus*. Os indivíduos, originários do Rio Incomati (Moçambique), foram trazidos para o aquário Vasco da Gama no início da década de 70. Desde 1991 existe no ISPA um stock de indivíduos desta espécie do qual foram obtidos os animais utilizados no presente estudo. Os indivíduos são mantidos em aquários de 120x40x60 cm em grupos mistos de fêmeas e de machos ($\pm 1:1$), num regime de fotoperíodo de 12D:12N, e a uma temperatura de $24\pm 2^\circ\text{C}$. Todos os aquários possuem um fundo coberto de areia (*c.a.* 7cm) e arejamento idêntico.

A alimentação (flocos para peixes tropicais) era fornecida a todos os indivíduos em cada dois dias, sendo a limpeza dos aquários feita sempre que este apresentavam excesso de excrementos, ou a água se apresentava menos límpida.

2.1.2. Aquários de Isolamento

Como meio de reduzir ou anular qualquer efeito de estímulos sociais prévios (efeito de experiência) susceptíveis de alterar tanto os comportamentos demonstrados, como os níveis endócrinos, os indivíduos foram isolados por um período de 8 dias em aquários de 50x30x25 cm, com um fundo de areia (*c.a.* 5 cm) mantendo-se a temperatura e fotoperíodo já referidos

anteriormente. Estes aquários eram isolados dos restantes que lhes estavam adjacentes por placas de linóleo pretas, colocadas em três dos seus quatro lados.

2.1.3. Aquários Experimentais

Estes aquários encontravam-se nas mesmas condições ambientais dos restantes, possuindo um fundo de areia (*c.a.* 7cm) e dimensões um pouco inferiores aos de stock (100x50x40 cm). Tal como os aquários de isolamento, também estes se encontravam isolados visualmente dos demais; neste caso foi utilizado em ambos os topos dos aquários manga plástica preta. Este isolamento entre aquários teve por objectivo o de não permitir aos indivíduos de cada aquário observarem os indivíduos nos outros aquários, por forma a não puderem interagir visualmente com estes.

2.1.4. Biometria

Para se determinar se haveria alguma correlação entre o estatuto social dos indivíduos e alguns dos seus caracteres morfológicos, foram medidas um conjunto de variáveis morfométricas (Tabela I), assim como o peso fresco do corpo não eviscerado. Estas variáveis foram seleccionadas, tendo-se em conta o trabalho de Oliveira e Almada (1995), que as identificaram como sexualmente dimórficas nesta espécie. Para além das medidas biométricas foi ainda calculado o Factor de condição (K) como modo de avaliação da condição física do indivíduo ($K = \text{Peso} / \text{CS}^3$).

Utilizou-se para as medidas de comprimento de corpo e barbatanas uma régua calibrada com uma resolução de 1mm, e para as medidas da mandíbula uma craveira Mytutoyo com uma resolução de 0,1mm.

Tabela I – Variáveis morfométricas que foram utilizadas durante o estudo.

Medida	Abreviatura	Método de medida
Comprimento total	CT	Margem anterior do lábio superior até à extremidade distal da barbatana caudal
Comprimento standard	CS	Margem anterior do lábio superior até à base da barbatana caudal
Altura da barbatana dorsal	AD	Comprimento do raio mais longo da 2ª barbatana dorsal
Altura da barbatana anal	AA	Comprimento do raio mais longo da 2ª barbatana anal
Espessura da pré-maxila	EPM	Espessura máxima do lábio superior
Espessura da mandíbula	EM	Espessura máxima do lábio inferior
Comprimento da pré-maxila	CPM	Margem anterior do lábio superior até à margem posterior da mandíbula

2.2. PROCEDIMENTO EXPERIMENTAL

2.2.1. Formação dos Grupos

Um total de 18 grupos de quatro machos de tilápias foram formados (distribuídos temporalmente em 3 grupos de 6 aquários). Todos os machos eram provenientes de grupos mistos, de onde foram escolhidos aleatoriamente. O número de diferentes machos utilizados neste estudo foi de 49. Houve machos que foram utilizados mais do que uma vez em diferentes grupos. Nesta situação, nunca dois machos se encontraram no mesmo grupo mais do que uma vez; e quando utilizado mais que uma vez o macho (ou machos) teve pelo menos um mês de intervalo entre testes, tendo permanecido durante esse tempo num grupo misto.

Os machos foram medidos para as variáveis biométricas antes da formação dos grupos, como forma de redução da manipulação dos indivíduos aquando da efectiva formação dos grupos, após o que se procedeu ao seu isolamento por um período de oito dias (dia -8). Os machos foram atribuídos a um determinado grupo de modo a que o coeficiente de variação intra-grupo para o tamanho corporal não fosse superior a 5%, como forma de standardizar o efeito do tamanho dos indivíduos nas interacções sociais entre os diferentes grupos.

Para a formação dos diversos grupos (dia 0), retiraram-se os machos dos aquários de isolamento, e de seguida cada um dos machos do grupo foi colocado numa caixa de esferovite com tampa (como forma de reduzir o contacto entre machos), tendo os quatro machos sido colocados no aquário experimental simultaneamente, a fim de se evitarem possíveis efeitos de residência, por parte de qualquer um dos machos colocados primeiro que os restantes.

A identificação de cada um dos membros do grupo foi feita recorrendo-se ao corte de um dos raios das barbatanas dos indivíduos (em três dos quatro membros do grupo). Utilizaram-se cortes nas barbatanas dorsal (região anterior e posterior) e anal.

2.2.2. Observações Comportamentais

As observações comportamentais foram feitas por amostragem dos comportamentos em registo contínuo (Martin e Bateson, 1994). Cada grupo foi observado em 2 períodos de quinze minutos por aquário por dia ao longo de seis dias consecutivos (segunda a sábado, dias 0-5). No dia da formação original dos grupos (dia 0), as observações tinham início não no momento de introdução dos indivíduos no aquário, mas sim quando se dava a primeira sequência de interações agonísticas.

Note-se que em dois dos dezoito grupos formados, as observações comportamentais apenas tiveram a duração de 4 dias num dos casos (grupo 15) e de 5 dias no outro (grupo 18), devido à excessiva agressividade sobre o indivíduo subordinado por parte dos restantes membros do grupo. Ao fim deste tempo os grupos foram desfeitos, tendo os indivíduos sido postos em aquários de isolamento para recuperação física.

A amostragem dos comportamentos consistiu no registo das interações agonísticas que ocorriam entre os membros do grupo. Este registo incluiu a identidade dos participantes na interacção, o tempo decorrido desde o início do período de amostragem, o tipo de acto agonístico, o indivíduo que iniciava o acto e a quem ele era dirigido, e qual o vencedor e o derrotado de cada interacção agonística (Chase, 1982; Oliveira, 1995). Esta classificação era feita tendo em conta o acto agonístico, e qual dos indivíduos se afastava ou fugia em virtude dele.

As interações agonísticas consideradas neste estudo são aquelas descritas e utilizadas por Oliveira (1995) para esta espécie: aproximação, arranque, investida, perseguição, toque, morder, exibição frontal ou lateral, diversos tipos de combates, postura de submissão, afastamento e fuga.

Todos os períodos de amostragem de comportamentos foram gravados, em gravador audio (Panasonic – microcassete recorder), e posteriormente transcritos para folhas de registo, admitindo-se um erro (*c.a.* 3s) no tempo real de acontecimento dos comportamentos aquando da transcrição.

2.3. ANÁLISE

2.3.1. FORMAÇÃO DE HIERARQUIAS DE DOMINÂNCIA

Para cada indivíduo do grupo, e para cada dia do estudo contabilizou-se a totalidade de vitórias e derrotas de cada encontro diádico em que este participou.

2.3.1.1. Índice de Dominância

Foi calculado um índice de dominância (ID) com o objectivo de se estimar o sucesso de cada membro do grupo por dia, no conjunto das interacções agonísticas em que tomou parte, no decurso dos 6 dias do estudo. Ou seja, para cada dia, e para cada indivíduo foi calculado um ID:

$$ID_i = V_i / (V_i + D_i)$$

V_i = número de vitórias do indivíduo i ; D_i = número de derrotas do indivíduo i

Este índice já utilizado por diversos autores (ver Oliveira, 1995) ordena os indivíduos numa escala de magnitudes de diferenças, que torna possível a separação dos membros de um grupo numa escala ordinal de dominância social. Oliveira (1995) verificou igualmente que, para a espécie em estudo, existe uma correlação positiva entre o índice de dominância e a posição hierárquica de cada indivíduo no grupo, o que permite a utilização deste índice como indicador da posição hierárquica de cada indivíduo ao longo do período de estudo.

2.3.1.2. Estatística de simulação

Com o objectivo de classificar diariamente o estatuto social de cada indivíduo no grupo como dominante, intermédio ou subordinado, utilizou-se uma análise de tabelas de contingência. No entanto, verifica-se que para valores esperados baixos (ou iguais a zero), as

técnicas clássicas são inválidas. Para resolver este problema, Estabrook e Estabrook (1989) desenvolveram um método de simulação estatístico denominado por ACTUS (Analysis of Contingency Tables Using Simulation).

Este método gera números aleatórios de modo a simular mil conjuntos de dados comparáveis, e cuja distribuição na tabela de contingência é aleatória. São contadas em seguida o número de tabelas simuladas que apresentam valores superiores e inferiores às entradas da tabela dos valores observados. A probabilidade de colocação de cada um dos casos nas tabelas de simulação respeita a proporcionalidade da frequência dos casos observados. Deste modo, este método simula, conta e compara dados de uma forma que avalia a probabilidade da distribuição observada se dever apenas ao acaso.

Com este procedimento, que possibilita a identificação de entradas demasiado elevadas e demasiado baixas, foi permitido identificar diariamente aqueles indivíduos que apresentavam valores significativamente elevados de vitórias (sendo classificados como dominantes), ou significativamente elevados de derrotas (sendo neste caso identificados como subordinados). Os indivíduos cujos valores não se apresentavam significativamente diferentes do esperado devido ao acaso ($p > 0.05$) foram classificados como tendo estatuto intermédio.

2.3.1.3. Relações de dominância

Como modo de se avaliar se ao longo do período de estudo houve de facto o estabelecimento de uma hierarquia social entre os indivíduos, procedeu-se à correlação das posições hierárquicas por eles obtidas dia a dia, com o último dia de estudo (correlação de Spearman; como $n=4$, teve de se recorrer à utilização de estatística não paramétrica) (Siegel e Castellan, 1988). Isto porque, quanto maior fosse o valor da correlação com o passar dos dias, mais estável eram as relações de dominância (i.e menos variações esta sofria com o tempo).

2.3.2. MODELO CORRELACIONAL

Como forma de se avaliar se haveria uma ou mais características morfológicas que pudessem ser utilizadas como preditores do estatuto social obtido pelos indivíduos após a formação dos grupos, assim como no fim do período de estudo, procedeu-se à correlação (correlação de Pearson, $N=72$) das variáveis morfológicas CS, AD, AA, CPM, EPM e EM (ver Tabela IV), do factor de condição K e do peso, com o índice de dominância do primeiro e

do último dia do estudo, assim como com o índice de dominância obtido para a globalidade dos dias de estudo (dias 1 a 6).

Utilizando as mesmas variáveis (exceptuando o peso do corpo, por esta estar significativamente correlacionado com o comprimento do corpo; $r=0.734$, $p<0.001$, $n=72$) e como tentativa de explicação da variância dos resultados obtidos para o ID dos indivíduos, procedeu-se à realização de uma análise de regressão múltipla.

Todas as variáveis utilizadas foram normalizadas, no interior do seu grupo, antes de correlacionadas (Zar,1984). Para se proceder à normalização dos valores das variáveis utilizadas, ao valor obtido para cada variável subtraíu-se o valor obtido para a média dos valores obtidos para os 4 indivíduos de cada grupo, após o qual se dividiu este valor pelo respectivo desvio padrão da amostra.

2.3.2.1. Morfologia *versus* Estatuto Social

Como forma de se determinar se o estatuto social de cada indivíduo, no sexto dia de estudo, poderia de algum modo estar relacionado com as características morfológicas que os indivíduos apresentavam, procedeu-se a uma análise de variância entre as características morfológicas e o estatuto social de cada indivíduo (dominante, intermédio ou subordinado). Para tal foi utilizado o teste não-paramétrico de variância Kruskal-Wallis (Siegel e Castellan, 1988; Zar, 1984), uma vez que havia uma grande discrepância no número total de indivíduos para cada uma das três classes de estatuto social.

2.3.3. MODELO TRIÁDICO

2.3.3.1. Tipos de Sequências de Interações Agonísticas

Para a análise triádica das interações entre indivíduos procedeu-se à análise das interações diádicas de um modo sequencial. Ou seja, no conjunto do registo de interações agonísticas, analisam-se as interações diádicas sucessivas; comparou-se a primeira interacção com a segunda, classificando-a segundo o tipo de sequência, e repetiu-se o processo durante todo o período de observação; note-se que a segunda interacção funciona depois como primeira na sequência seguinte (nunca distando estas temporalmente mais do que 25 ± 5 s) (Chase, 1982, 1985). Podem, segundo Chase (1982) distinguir-se quatro possíveis tipos de sequências (Figura 1).

- Dupla dominância; quando o indivíduo A inicia dois actos comportamentais consecutivos dirigidos a dois indivíduos receptores diferentes, designado por indivíduo B e C ($A > B, A > C$),
- Dupla subordinância; quando um mesmo indivíduo B recebe consecutivamente dois actos comportamentais de dois indivíduos diferentes, designados por A e C ($A > B, C > B$),
- Recepção pelo iniciador; quando um indivíduo A dirige um comportamento a B, e seguidamente recebe um comportamento dirigido pelo indivíduo C ($A > B, C > A$),
- Subordinado domina observador; quando o indivíduo A dirige um comportamento a B, e o indivíduo B por sua vez inicia um comportamento dirigido ao indivíduo C ($A > B, B > C$).

Para cada grupo, e para cada dia, calculou-se a percentagem de cada uma das sequências triádicas possíveis de interações agonísticas.

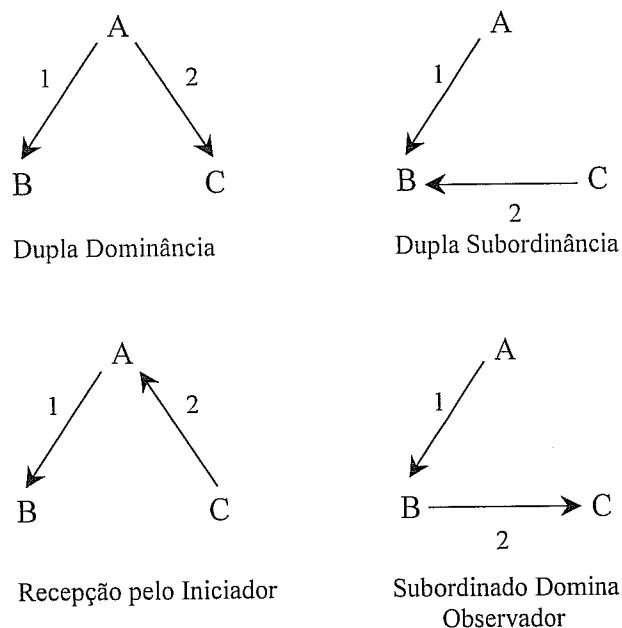


Figura 1 – Quatro possíveis tipos de sequências de interações que se podem estabelecer, entre indivíduos, na formação de relações de dominância dentro de uma tríade. As díades estão numeradas pela sua ordem de formação (adaptado de Chase, 1982).

2.3.3.2. Estatística de simulação

Também neste caso se recorreu à utilização de estatística de simulação com o objectivo de se determinar se existiriam classes de sequências agonísticas que se apresentavam com valores superiores ou inferiores àqueles que seria de esperar.

Para tal procedeu-se à utilização de um método semelhante ao já utilizado (ACTUS), mas que foi desenvolvido para a realização de simulações para o teste da máxima verosimilhança (χ^2 de aderência) - ADERSIM - (Almada e Oliveira, 1997). Para cada simulação (num total de 1000) é calculado um χ^2 de aderência entre os valores aleatórios simulados e os valores esperados; a significância do teste avalia-se comparando-se o χ^2 simulado, com o χ^2 calculado para os valores observados vs. os esperados.

3. RESULTADOS

Na tabela IIa estão registados os valores das variáveis morfológicas dos indivíduos, e na tabela IIb a sua posição hierárquica no primeiro e sexto dia do estudo, assim como para a totalidade dos dias de estudo, o seu índice de dominância para o primeiro e sexto dia e para a totalidade dos dias de estudo. São igualmente apresentados os resultados da classificação dos indivíduos segundo o seu estatuto social no grupo, por utilização da estatística de simulação.

3.1. Estabelecimento de Relações de Dominância

São apresentados nesta secção os resultados obtidos para os seis dias de estudo, em que se demonstra uma formação de hierarquização das relações de dominância entre os indivíduos dos diferentes grupos (1 a 18). Foram efectuadas correlações de Spearman entre a posição hierárquica dos indivíduos por dia e por grupo de cada um dos seis dias de estudo e o último dia (sexto) (Figura 2).

Verifica-se que, apesar de em alguns grupos haver oscilações na posição hierárquica dos indivíduos, o que leva à diminuição dos valores de correlação, a partir do segundo/terceiro dia de estudo estas têm tendência a estabilizar, estando os valores de correlação destes dias bem correlacionados com os valores do último dia (dia 6). Observa-se que a partir do segundo-terceiro dia o valor médio de correlação das posições hierárquicas entre os diferentes dias de estudo e o último é elevado, sendo na ordem dos 0,7, podendo nesta altura considerar-se que se inicia a estabilização das posições hierárquicas entre os indivíduos do grupo.

Pela utilização da estatística de simulação foi possível classificar, segundo o seu estatuto social, os diversos indivíduos no interior do grupo e para cada dia, em três classes de dominância: Dominante, Intermédio e Subordinado. Como se pode observar no gráfico da figura 3 existe uma diferença, que é significativa, do número de indivíduos para cada uma das classes de estatuto social, na globalidade dos dias.

Tabela II a - Valores obtidos para as variáveis morfológicas dos indivíduos (Para o significado das siglas das variáveis, ver Tab. I).

GRUPO	MACHO	PESO	CS	AD2	AA2	CPM	EPM	EM	K
1	9	87,5	14,8	3,7	3	2,365	0,535	0,37	0,026991
	11	92,2	14,5	3,7	3,2	2,675	0,57	0,41	0,030243
	13	101,7	14,3	3,8	3,2	2,57	0,61	0,39	0,034779
	14	85,5	14,4	3,7	3,5	2,485	0,75	0,39	0,028634
2	10	123,4	16	4,2	3,7	3,15	0,62	0,44	0,030127
	12	94,5	15,8	3,9	3	2,795	0,55	0,46	0,023959
	15	91,4	15	4,5	5,6	2,7	0,57	0,41	0,027081
	16	93,4	15	4	3,5	2,79	0,59	0,49	0,027674
3	1	44,4	12,5	3,3	3,2	1,825	0,41	0,335	0,022733
	6	37	11,5	2,9	2,3	1,885	0,475	0,32	0,024328
	8	44,6	12,6	3,5	2,5	1,98	0,42	0,33	0,022296
	24	36,7	11,4	3,3	2,6	1,545	0,37	0,28	0,024771
4	2	48,3	12,3	3,2	2,7	1,76	0,355	0,28	0,025956
	5	44,7	11,7	3,4	2,7	1,9	0,39	0,315	0,027909
	7	53,5	12,1	2,5	2,4	1,88	0,365	0,31	0,030199
	22	43,2	11,2	3,6	2,7	1,695	0,38	0,295	0,030749
5	3	38,3	11	3,3	2,5	1,985	0,385	0,28	0,028775
	4	43,7	11,8	3,7	3,3	1,79	0,375	0,28	0,026597
	19	35,9	10,8	3	2,7	1,735	0,325	0,305	0,028499
	23	42,1	11,4	3,4	2,6	1,96	0,42	0,335	0,028416
6	17	38,4	10,8	2,7	2,8	1,505	0,31	0,235	0,030483
	18	32,3	10	3,2	2,4	1,71	0,385	0,29	0,0323
	20	37,9	10,5	3,2	2,3	1,89	0,365	0,29	0,032739
	21	33,4	10,3	3,4	2,7	1,895	0,375	0,295	0,030566
7	25	83,79	14	2,8	1,9	1,65	0,5	0,305	0,030536
	42	55,5	12,4	3,3	3,1	2,05	0,555	0,34	0,029109
	44	59,22	12,2	3,6	3,1	1,725	0,405	0,285	0,032613
	26	48,94	11,7	2,8	2,2	1,735	0,42	0,31	0,030557
8	38	29,16	9,4	2,3	2,2	1,28	0,275	0	0,035108
	40	34,58	9,9	2,6	2,3	1,32	0,285	0,2	0,035638
	29	39,84	10,2	2,8	2	1,335	0,3	0,255	0,037542
	37	35,38	10,3	3,1	2,9	1,395	0,3	0,275	0,032378
9	28	41,93	10,8	2,4	2,2	1,285	0,36	0,26	0,033285
	36	38,79	10,8	2,9	2,4	1,47	0,38	0,295	0,030793
	35	34,7	10,3	3	2,4	1,61	0,365	0,27	0,031755
	39	34,64	10,3	2,6	2,3	1,47	0,35	0,255	0,031701

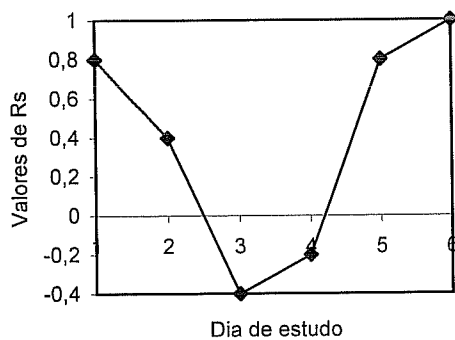
GRUPO	MACHO	PESO	CS	AD2	AA2	CPM	EPM	EM	K
10	41	55,18	12,1	3,2	2,7	1,695	0,365	0,24	0,031148
	43	55,8	12,1	3,1	2,3	1,905	0,425	0,32	0,031498
	30	40,84	11	3,3	2,2	1,705	0,375	0,3	0,030684
	32	42,69	11,1	3,5	2,9	1,86	0,345	0,26	0,031215
11	45	152,4	17,5	4,6	3,4	2,79	0,66	0,47	0,028436
	46	145,76	16,9	3,7	3,5	2,54	0,58	0,4	0,030198
	47	151,8	17,6	4,7	3,2	2,82	0,665	0,47	0,027844
	48	147,46	16,8	4,6	3,3	2,275	0,565	0,44	0,031099
12	27	42,84	10,9	3	2,5	1,535	0,325	0,285	0,03308
	31	39,2	10,9	2,5	3	1,895	0,43	0,28	0,03027
	33	38,54	10,8	3,4	2,6	1,745	0,345	0,31	0,030594
	34	40,24	10,8	3,1	2,8	1,42	0,365	0,27	0,031944
13	49	58	13	3,8	3,2	2,13	0,425	0,345	0,0264
	50	66,67	12,7	4,1	3,3	2,4	0,465	0,29	0,032548
	51	51,49	12,1	3,2	2,5	1,9	0,43	0,28	0,029065
	52	59,44	12,5	3,5	2,8	1,925	0,405	0,27	0,030433
14	53	38,5	11,4	4,5	2,9	2,2	0,51	0,475	0,025986
	54	48,91	11,7	3,3	2,6	1,82	0,42	0,3	0,030538
	55	44,61	11,2	2,7	2,1	1,855	0,38	0,27	0,031753
	56	42,37	11,2	3,3	2,8	1,985	0,42	0,285	0,030158
15	57	52,2	12	3,5	3	1,74	0,465	0,34	0,030208
	58	43,62	11,7	3,3	3,2	2,165	0,44	0,455	0,027235
	59	46,93	11,8	3,8	3	2,075	0,435	0,435	0,028563
	60	55,44	12,4	3,3	2,6	2,18	0,56	0,335	0,029078
16	61	41,57	10,8	3,3	2,7	1,77	0,38	0,28	0,033
	62	42,44	11,1	3,7	2,7	1,86	0,34	0,3	0,031032
	63	32,25	10,3	3,1	2,3	1,55	0,385	0,26	0,029513
	64	37,31	10,8	2,9	2,4	1,97	0,38	0,33	0,029618
17	65	49,11	12,1	4	3,2	2,23	0,45	0,315	0,027721
	66	59,02	10,6	4	2,9	2,2	0,445	0,33	0,049554
	67	63,88	12,8	3,9	3,1	2,26	0,465	0,33	0,03046
	68	62,22	12,5	4,1	3,3	2,07	0,41	0,485	0,031857
18	69	80	14,3	4,1	3,2	2,505	0,62	0,435	0,027358
	70	96,17	15,1	4,5	3,7	2,8	0,675	0,42	0,027932
	71	76,98	14,2	3,8	2,7	2,135	0,51	0,42	0,026885
	72	116,3	16,2	4,4	3,5	1,97	0,52	0,455	0,027355

Tabela II b - Posição hierárquica (R) no 1º, 6º dia e para a totalidade dos dias de estudo, índice de dominância (ID) no 1º, 6º dia e para a totalidade dos dias de estudo e estatuto social no final do estudo (6º dia) - 0, estatuto dominante; 1, estatuto intermédio; 2, estatuto subordinado. Indivíduos ordenados segundo os 18 grupos formados durante o estudo.

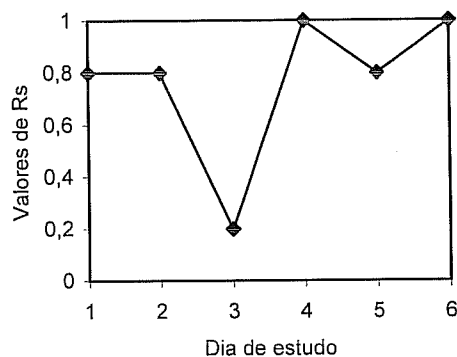
GRUPO	R dia 1	R dia 6	R dia 1-6	ID dia 1	ID dia 6	IDdia 1-6	Estatuto
1	1	2	1	0,792	0,909	0,939	2
	3	3	3	0,259	0,810	0,390	0
	2	1	2	0,347	0,939	0,604	2
	4	4	4	0,242	0,019	0,115	0
2	1	1	1	0,925	0,995	0,942	0
	3	2	2	0,259	0,551	0,384	2
	2	3	3	0,320	0,221	0,193	2
	4	4	4	0,026	0,119	0,164	2
3	2	1	1	0,381	0,916	0,774	0
	1	2	4	0,793	0,378	0,392	2
	3	3	2	0,250	0,362	0,517	2
	4	4	3	0,333	0,054	0,498	2
4	2	3	2	0,700	0,323	0,529	1
	3	2	3	0,177	0,426	0,379	2
	1	1	1	0,773	0,706	0,640	0
	4	4	4	0,029	0,261	0,297	2
5	4	3	2	0,333	0,205	0,322	2
	1	1	1	0,783	0,976	0,882	0
	3	2	3	0,362	0,400	0,311	2
	2	4	4	0,395	0,180	0,130	2
6	2	3	3	0,320	0,340	0,243	2
	4	2	2	0,263	0,408	0,340	2
	1	1	1	0,780	0,982	0,907	0
	3	4	4	0,303	0,263	0,213	2
7	1	1	1	0,880	1,000	0,966	0
	4	2	3	0,210	0,444	0,342	2
	2	4	4	0,272	0,042	0,121	2
	3	3	2	0,239	0,089	0,368	2
8	2	3	2	0,438	0,229	0,402	2
	1	1	1	0,929	0,949	0,955	0
	4	2	4	0,000	0,539	0,219	2
	3	4	3	0,000	0,192	0,390	2
9	2	3	3	0,604	0,295	0,302	2
	1	1	1	0,664	0,898	0,917	0
	4	2	2	0,093	0,535	0,330	2
	3	4	4	0,427	0,206	0,241	2

GRUPO	dia 1	dia 6	dia 1-6	dia 1	dia 6	dia 1-6	Estatuto
10	4	4	3	0,065	0,138	0,780	2
	3	3	4	0,194	0,250	0,269	2
	1	2	2	0,698	0,496	0,479	1
	2	1	1	0,599	0,942	0,701	0
11	4	1	1	0,292	0,984	0,951	0
	1	2	2	0,575	0,634	0,366	2
	3	3	3	0,474	0,074	0,151	2
	2	4	4	0,536	0,125	0,131	2
12	2	4	4	0,407	0,220	0,205	2
	1	3	3	0,957	0,245	0,250	2
	4	1	1	0,089	0,929	0,906	0
	3	2	2	0,356	0,468	0,334	2
13	1	1	1	0,727	0,984	0,955	0
	4	2	2	0,076	0,450	0,429	1
	3	3	4	0,204	0,269	0,173	2
	2	4	3	0,681	0,244	0,415	2
14	4	4	4	0,296	0,000	0,110	2
	3	3	2	0,411	0,180	0,299	2
	1	2	3	0,727	0,011	0,198	2
	2	1	1	0,493	1,000	0,964	0
15	2	4	4	0,198	0,004	0,105	2
	3	3	2	0,184	0,853	0,496	1
	4	1	3	0,174	0,988	0,486	1
	1	2	1	0,986	0,914	0,974	0
16	4	2	2	0,113	0,370	0,514	1
	1	1	1	0,738	0,995	0,944	0
	2	4	3	0,670	0,090	0,176	2
	3	3	2	0,313	0,102	0,152	2
17	4	4	4	0,060	0,149	0,041	2
	2	2	2	0,562	0,291	0,375	2
	3	1	1	0,369	1,000	0,925	0
	1	3	3	0,713	0,257	0,276	2
18	3	2	2	0,255	0,000	0,107	2
	2	3	3	0,286	0,000	0,084	2
	4	2	4	0,019	0,000	0,026	2
	1	1	1	0,984	1,000	0,982	0

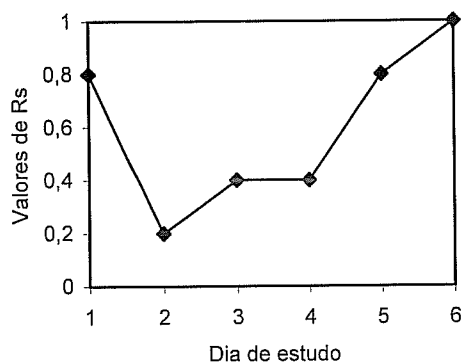
Grupo 1



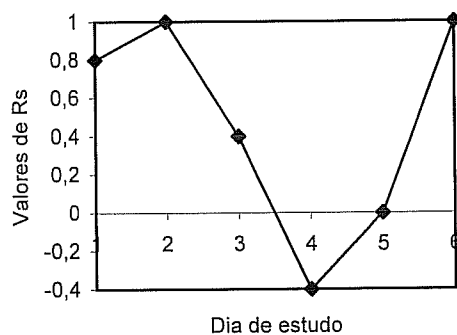
Grupo 2



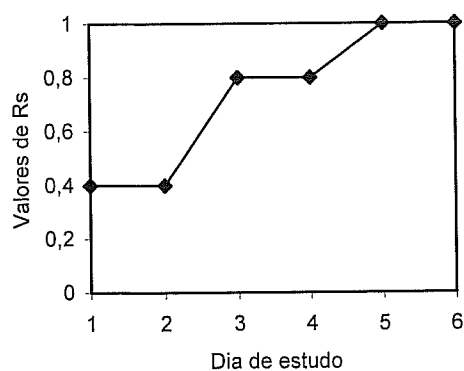
Grupo 3



Grupo 4



Grupo 5



Grupo 6

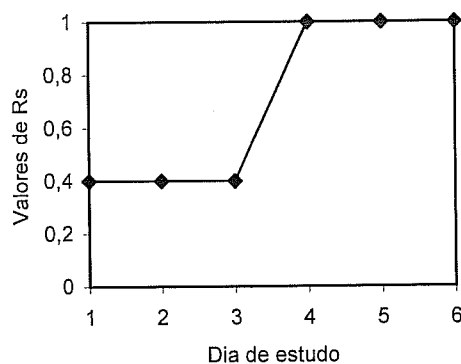
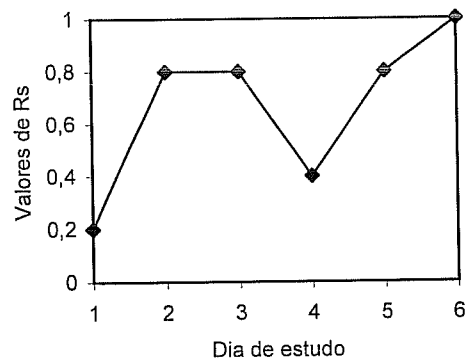
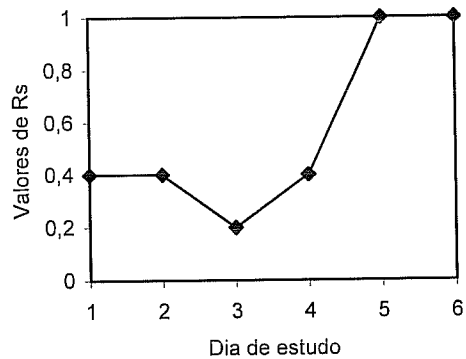


Figura 2 (2.1 - 2.19) - Índices de correlação de Spearman entre, as posições hierárquicas dos indivíduos (por grupo) em cada um dos seis dias de estudo, e o último dia (6) ($n=4$) - gráficos 1 a 18; o gráfico total (19) apresenta a mesma correlação, mas referente à totalidade dos indivíduos ($n=72$).

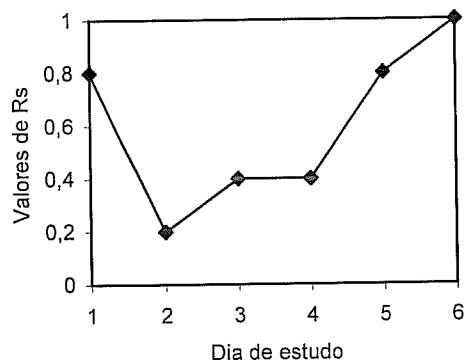
Grupo 7



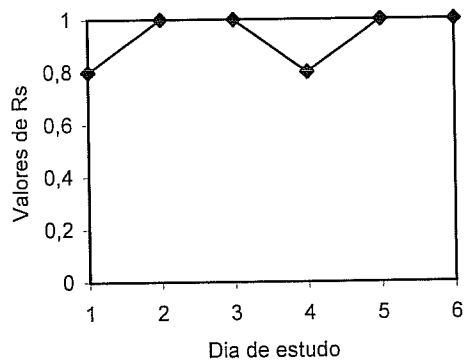
Grupo 8



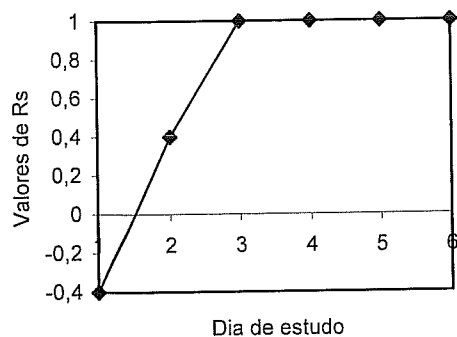
Grupo 9



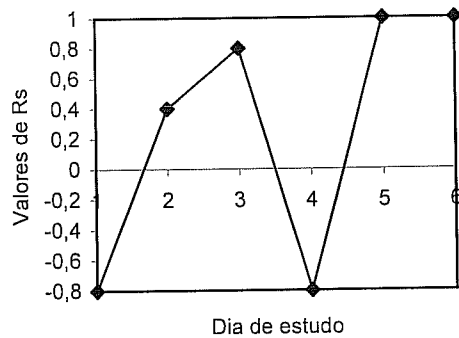
Grupo 10



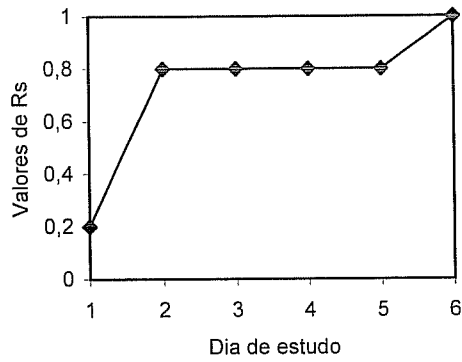
Grupo 11



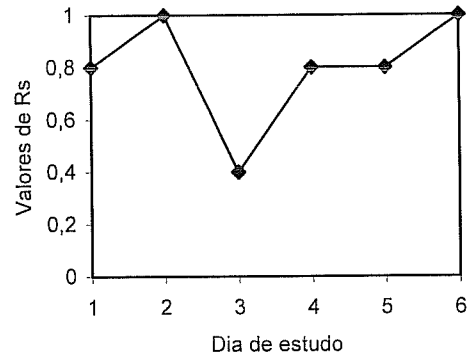
Grupo 12



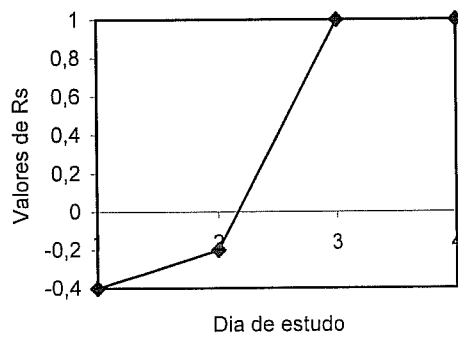
Grupo 13



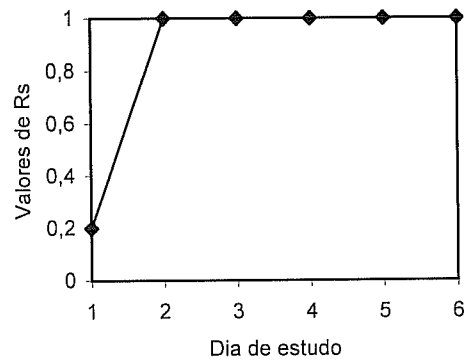
Grupo 14



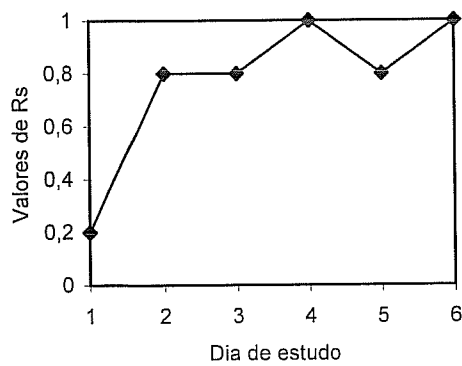
Grupo 15



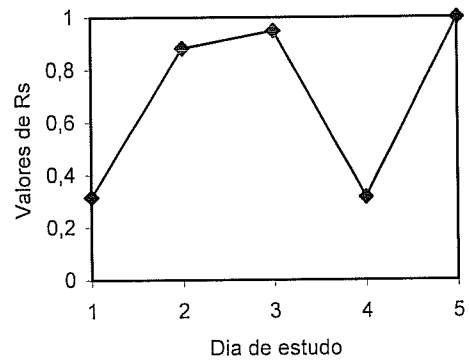
Grupo 16



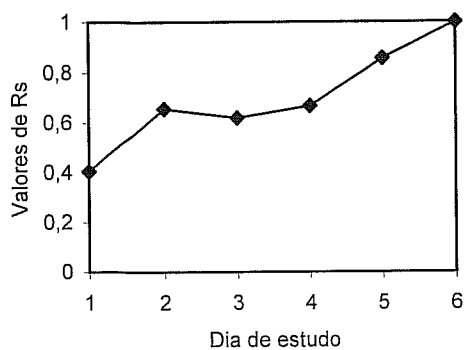
Grupo 17



Grupo 18



Total (19)



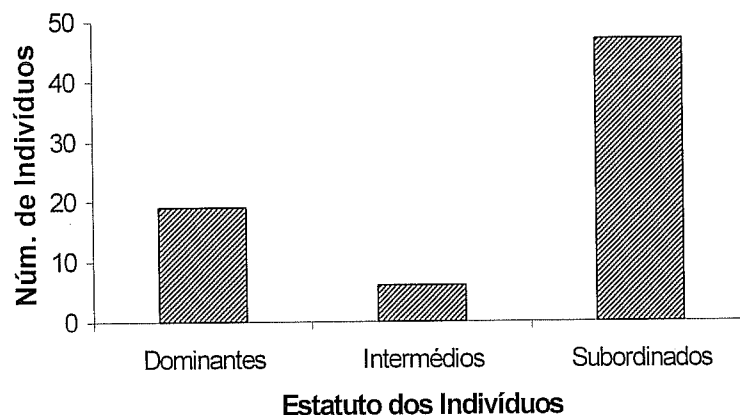


Figura 3 – Total do número de indivíduos apresentando estatuto social Dominante, Intermédio e Subordinado, obtido por utilização da estatística de simulação (ACTUS).

Estes valores indicam-nos que há de facto um maior número de indivíduos subordinados (um pouco mais do dobro), do que indivíduos dominantes indicando estes dados que nos diferentes grupos parece haver mais indivíduos com estatuto de dominados do que aquele que seria de esperar.

3.2. Modelo correlacional

De acordo com os resultados obtidos para as correlações entre as características morfológicas, peso e factor de condição do indivíduo e o ID dos indivíduos, a única variável biométrica preditora do estatuto social dos indivíduos é o comprimento do corpo (e o peso, embora estas duas variáveis estejam intimamente relacionadas) (Tabela IV).

Tabela IV - Valores de r e de p , para os índices de correlação de Pearson, entre as variáveis morfológicas, peso e factor de condição dos indivíduos e os índices de dominância dos dias 1, 6 e de 1 a 6 ($N=72$, valores marcados * são significativos a $p<0.05$). Para o significado das siglas das variáveis, ver Tab. I.

Variáveis	Peso	CS	AD	AA	CPM	EPM	EM	K
Dia 1	$r=0.2580^*$ $p=0.029^*$	$r=0.3216^*$ $p=0.006^*$	$r=-0.2205$ $p=0.063$	$r=-0.1597$ $p=0.180$	$r=-0.1323$ $p=0.268$	$r=-0.1091$ $p=0.362$	$r=-0.1205$ $p=0.313$	$r=0.0049$ $p=0.968$
Dia 6	$r=0.3258^*$ $p=0.005^*$	$r=0.3125^*$ $p=0.008^*$	$r=0.0457$ $p=0.703$	$r=0.0889$ $p=0.458$	$r=0.1974$ $p=0.096$	$r=-0.0390$ $p=0.745$	$r=0.2298$ $p=0.052$	$r=-0.1111$ $p=0.353$
Dia 1- 6	$r=0.3941^*$ $p=0.001^*$	$r=0.4128^*$ $p=0.000^*$	$r=0.0291$ $p=0.809$	$r=0.0561$ $p=0.640$	$r=0.0803$ $p=0.503$	$r=-0.0491$ $p=0.682$	$r=0.0919$ $p=0.443$	$r=-0.1040$ $p=0.385$

Da análise de regressão múltipla (tabela V), verifica-se que o comprimento do corpo é para todos os dias estudados um indicador do estatuto social. Também algumas medidas da boca se encontram, para alguns dos dias, associadas com o índice de dominância. No entanto, e apesar de se poderem tecer algumas considerações acerca de como emergem as relações de dominância ao longo dos dias, estes resultados podem ser tidos como pouco consistentes uma vez que apenas conseguem explicar cerca de 14% da variância dos resultados obtidos para o primeiro dia, e de 46% para o sexto dia de estudo.

Este resultado ao sexto dia no entanto, e tal como refere Neat (1998) pode de algum modo estar relacionado com a possibilidade da boca servir, não só como modo de avaliação das capacidades dos indivíduos adversários, como de uma característica morfológica com importância em interações agonísticas.

Tabela V – Valores de t e de p obtidos por análise de regressão múltipla, às variáveis morfológicas e factor de condição K, com os dias 1, 6 e de 1 a 6 (N=72). Para o significado das siglas das variáveis, ver Tab. I.

Variáveis	Dia 1		Dia 6		Dia 1 – 6	
	R ² ajustado =0.13916 F = 3.869, p<0.0069		R ² ajustado =0.4607 F = 4.036, p<0.0054		R ² ajustado =0.16402 F = 5.644, p<0.0016	
	t	p≤	T	p≤	t	p≤
CS	3.445	0.0001	2.721	0.0083	3.898	0.0002
AA	- 1.826	0.0723				
CPM			1.813	0.0743		
EPM			- 2.138	0.0361		

Morfologia *versus* Estatuto Social

Verificou-se que apenas o comprimento do corpo (e o peso) dos indivíduos pode ser tido como um preditor da dominância social. Com o teste de Kruskal-Wallis pretendeu-se determinar se de algum modo as características morfológicas estavam relacionadas com o estatuto social adquirido pelos indivíduos no último dia do estudo.

Das diversas variáveis morfológicas, mais uma vez apenas o comprimento do corpo e o peso dos indivíduos estão relacionados com o estatuto por estes adquirido (respectivamente, H=9.168, v=2, p<0.010, N=72, e H= 6.317, v=2, p<0.0001, N=72).

Para se determinar qual das classes de estatuto social que diferiam entre si e para estas duas variáveis, procedeu-se à realização de um teste de comparação múltipla de Dunn.

Assim para o comprimento do corpo verifica-se que apenas a classe de indivíduos com estatuto dominante difere significativamente da classe de indivíduos com estatuto subordinado ($Q=2.939$, $p<0.05$). No que diz respeito ao peso dos indivíduos verifica-se que os indivíduos dominantes apenas diferem significativamente dos indivíduos subordinados ($Q=2.510$, $p<0.05$).

Como forma de se controlar para a utilização do teste de comparação múltipla, este foi utilizado para testar as diferenças detectadas aquando do teste de KW entre o índice de dominância e o estatuto dos indivíduos ($H=36,279$, $v=2$, $p<0.0001$, $N=72$). Neste caso detectaram-se diferenças significativas entre as classes de indivíduos dominantes e subordinados ($Q=5.857$, $p<0.05$), e entre as classes de indivíduos intermédios e subordinados ($Q=2.440$, $p>0.05$).

3.3. Modelo Triádico

Dos resultados obtidos pela estatística de simulação aos valores das classes dos diferentes tipos de sequências de interações (Figura 4), pode-se concluir que as relações de dominância se formam segundo padrões algo diferentes daqueles que seria de esperar de acordo com o modelo de Chase (1982), para o estudo de hierarquias de dominância em grupos sociais.

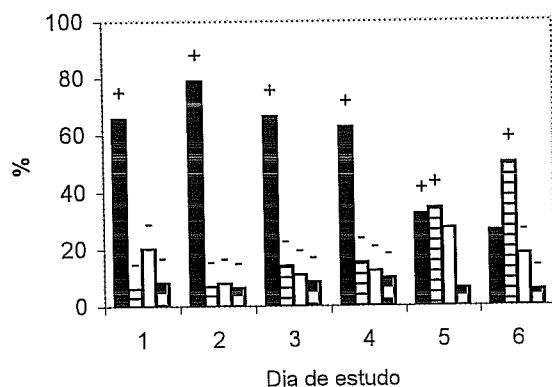
Isto porque, segundo este modelo, para se atingir a linearidade nas hierarquias sociais dos diferentes grupos, as sequências de interações agonísticas que garantem as relações de transitividade (dupla dominância e dupla subordinância) teriam de ser superiores ao que seria de esperar devido ao acaso. Neste estudo, o que se verifica é que as relações transitivas de dupla subordinância apresentam valores inferiores (e não superiores, tal prevê o modelo) ao que seria de esperar.

Ou seja, apenas um dos tipos de sequências de interações agonísticas garantindo transitividade (Dupla Dominância) apresenta valores acima do esperado, sendo que a outra apresenta valores inferiores aos esperados (Dupla Subordinância).

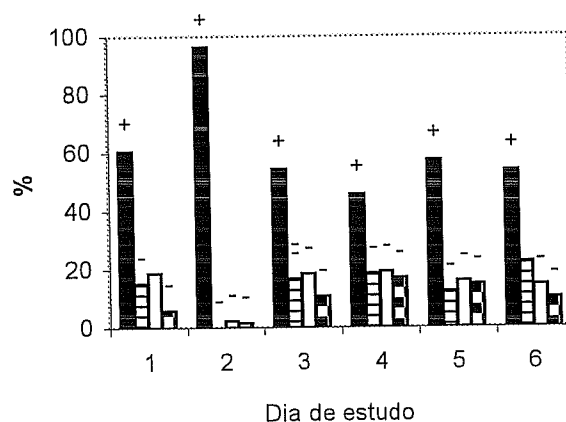
Este resultados parecem pois indicar que as relações de dominância social estabelecidas nos diferentes grupos não serão lineares, ou a tenderem para a linearidade, são do tipo

despótico, uma vez que um mesmo indivíduo terá tendência a dominar as interações triádicas que se estabelecem.

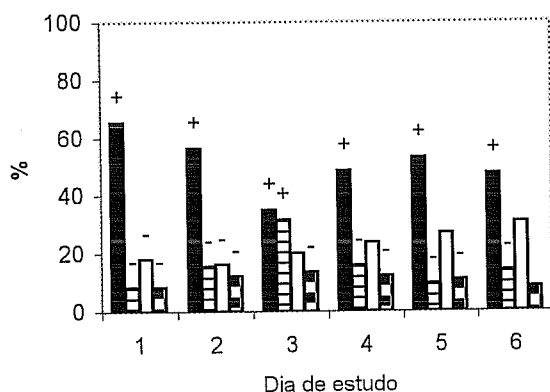
Grupo 1



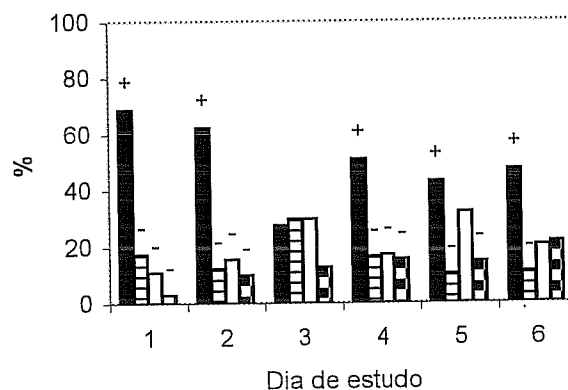
Grupo 2



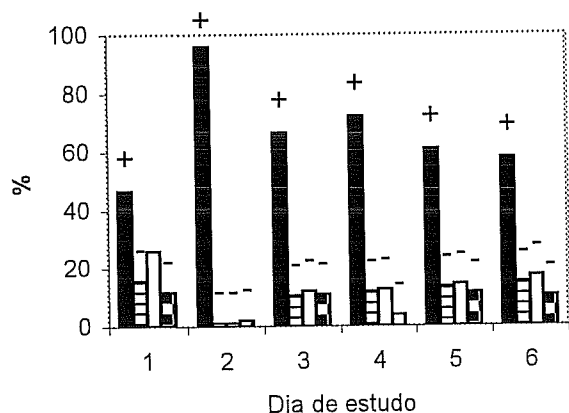
Grupo 3



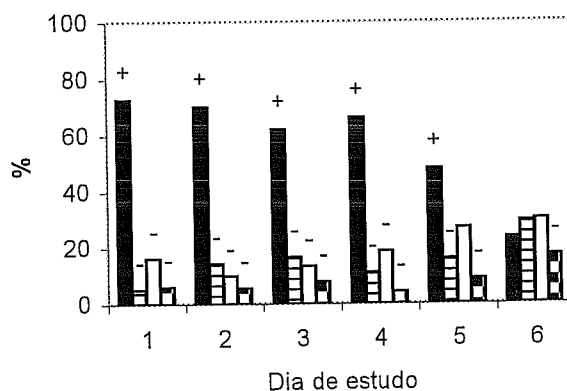
Grupo 4



Grupo 5



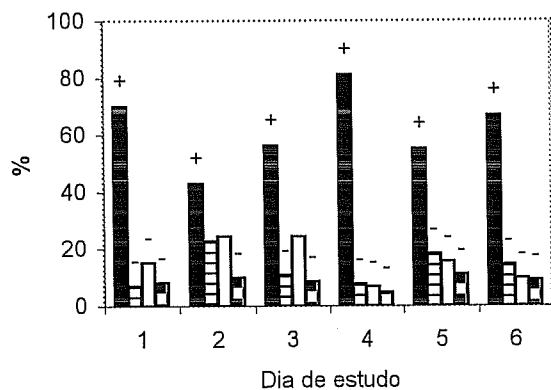
Grupo 6



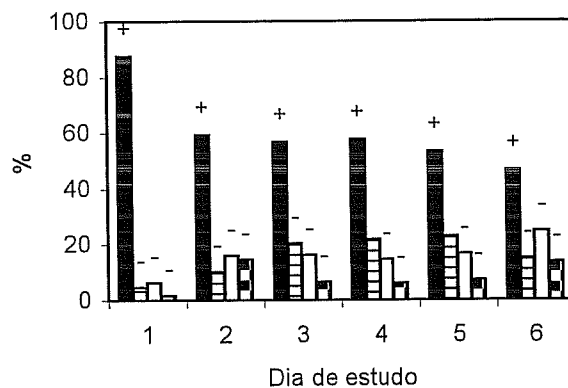
Legenda - Dupla Dominância; Dupla Subordinância; Recepção pelo Iniciador; Subordinado Domina Observador

Figura 4 (4.1 - 4.19) - Percentagem dos tipos de seqüências das interações agonísticas do modelo triádico, por grupo (1 a 18) e por dia de estudo. Os símbolos + e -, sobre as barras de cada gráfico, representam os valores significativamente altos e baixos (respectivamente) obtidos pelo método de estatística de simulação realizado. O gráfico 19, representa os valores cumulativos de cada um dos tipos de seqüências de interação ao longo do período de estudo.

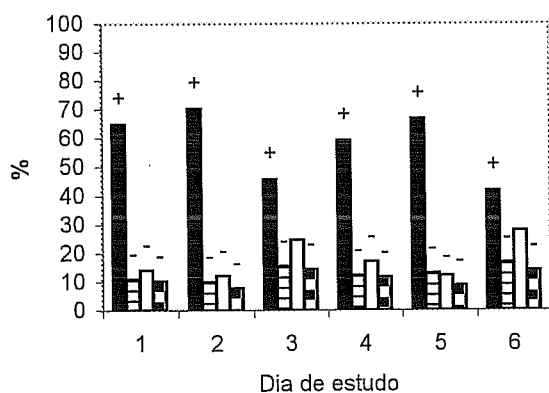
Grupo 7



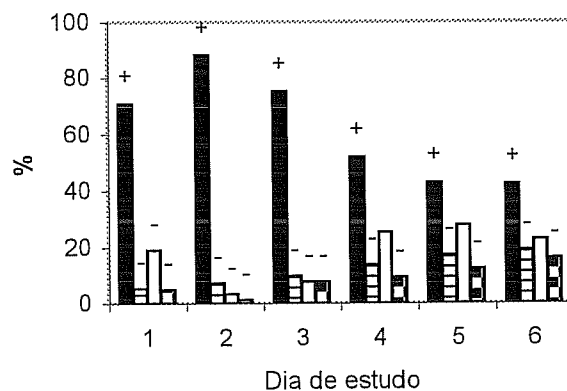
Grupo 8



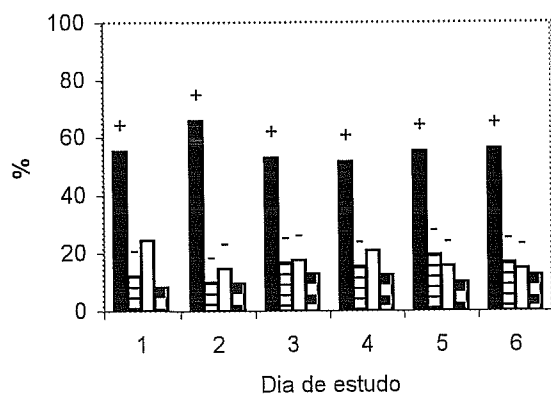
Grupo 9



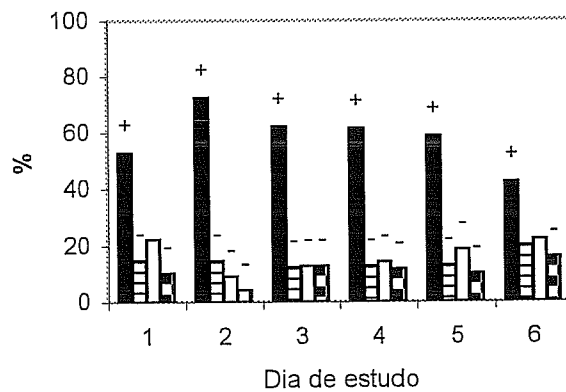
Grupo 10



Grupo 11

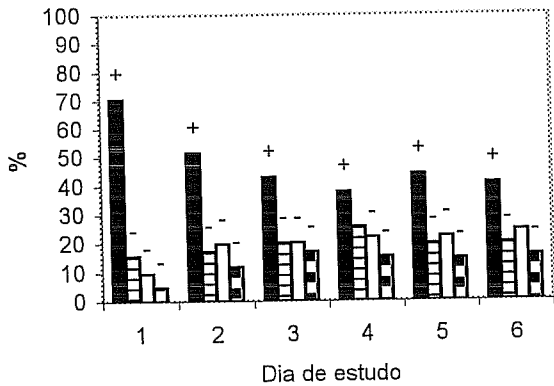


Grupo 12

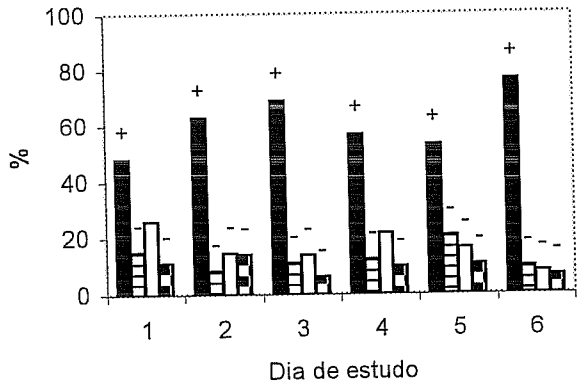


Legenda - ■ Dupla Dominância; ▨ Dupla Subordinância; □ Recepção pelo Iniciador; ▩ Subordinado Domina Observador

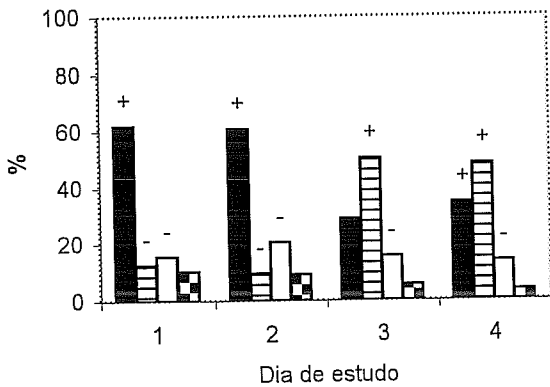
Grupo 13



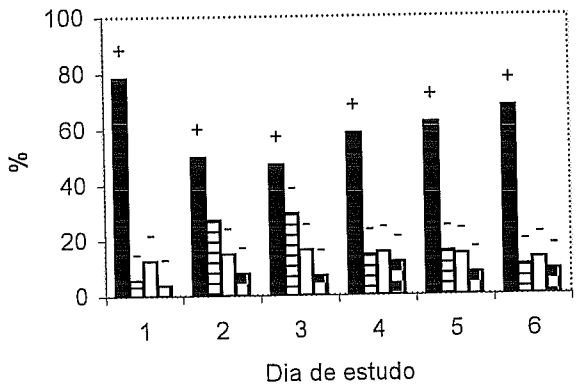
Grupo 14



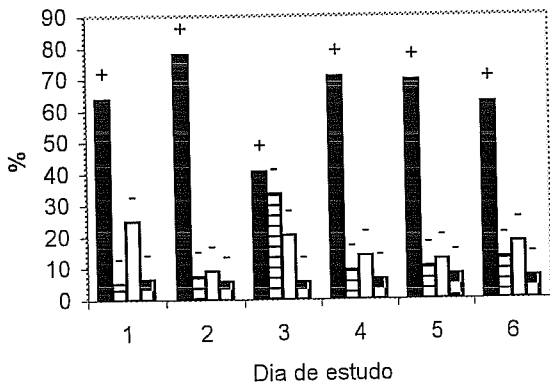
Grupo 15



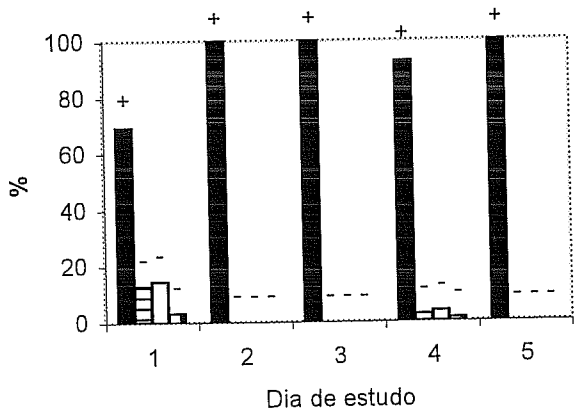
Grupo 16



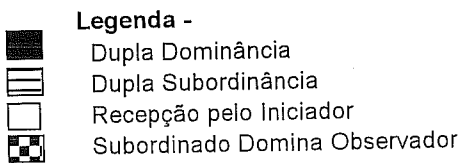
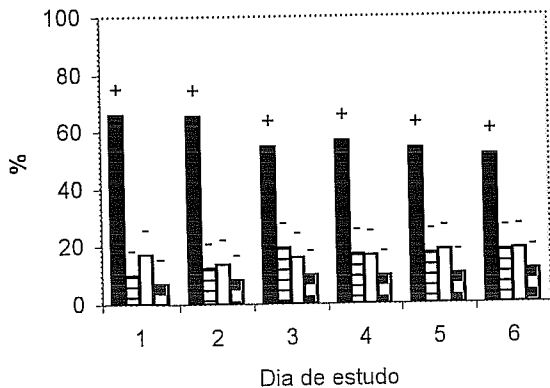
Grupo 17



Grupo 18



Total (19)



4. DISCUSSÃO

O presente estudo mostra que, à semelhança de trabalhos anteriores (Oliveira e Almada, 1996 a,b), foram estabelecidas relações hierárquicas de dominância nos 18 grupos de machos de *Oreochromis mossambicus*.

O tipo de hierarquia de dominância social que parece surgir pela análise dos resultados é do tipo despótico. Pela observação da figura 3, é possível verificar um reduzido número de indivíduos com estatuto social dominante quando comparado com o número de indivíduos com estatuto social subordinado (e em conjunto com os de estatuto intermédio). Tem-se que por grupo, apenas existe um indivíduo dominante, excepto no grupo 1 em que há dois indivíduos dominantes, havendo geralmente três indivíduos de estatuto subordinado (em 11 dos 18 grupos); quando havia um indivíduo de estatuto intermédio, dois indivíduos eram subordinados (em 6 dos 18 grupos).

Este facto pode ser explicado, tal como se observa nas figura 3, pelo maior número de interacções em que os indivíduos dominantes participam, e nomeadamente em que estes são os iniciadores e vencedores dessas interacções.

Esta mesma conclusão é confirmada pela análise de comparação múltipla que se realizou entre o índice de dominância e o estatuto social de cada indivíduo; nesta conclui-se que, indivíduos com elevado (ou médio) valor de ID, e como tal com maior número relativo de interacções ganhas, são aqueles que apresentam estatuto de dominantes (ou intermédios), comparativamente a indivíduos subordinados que apresentam baixos valores de ID.

Deste modo as interacções agonísticas estabelecidas entre os indivíduos do grupo são distribuídas assimetricamente, participando o indivíduo α num número muito superior de interacções. Pode afirmar-se que tendo tendência para serem lineares, as relações de dominância que se estabelecem nos diversos grupos são do tipo despótico. Este resultado é semelhante ao obtido por Oliveira (1995), sendo confirmado para algumas espécies de Teleósteos (Beaugrand *et al.*, 1984) e nomeadamente de Ciclídeos (Andries e Nelissen, 1990).

Nota-se porém que, contrariamente aos resultados obtidos por Oliveira (1995), em que o estabelecimento da hierarquia de dominância em grupos mistos se deu no primeiro dia após a formação dos grupos, mantendo-se estável ao longo do período de estudo, os resultados agora obtidos apenas permitem esta confirmação em 7 dos 18 grupos formados. Uma possível explicação para este facto pode dever-se a que no estudo anterior os grupos eram mistos (i.e.

continham fêmeas), o que não aconteceu no presente estudo, levando ao aumento do número de interações e disputas territoriais, pelo simples acontecimento de que não havendo fêmeas, se darem entre machos um maior número de confrontos agonísticos, sendo estes responsáveis pelas oscilações das posições hierárquicas dos indivíduos ao longo dos dias.

De entre as variáveis estudadas o único preditor do estatuto social dos indivíduos, é o comprimento standard. Das diversas correlações que foram efectuadas, somente esta variável parece ser um bom indicador do estatuto social adquirido pelos indivíduos. Também Nelissen (1990), em estudo sobre ciclídeos mostrou que diferenças individuais nas características morfológicas se correlacionavam bem com a posição hierárquica adquirida pelos indivíduos.

Apesar de se ter reduzido a variabilidade de tamanhos em cada um dos grupos (coeficiente de variação <5%), os resultados sugerem que o comprimento do corpo, e o peso do indivíduo (uma vez que estes estão correlacionados entre si), são de grande importância no que respeita à capacidade de vitória aquando de uma interacção agonística com outro indivíduo. Esta variável já tinha sido igualmente posta em evidência, como preditor de dominância para Cíclídeos, por Figler *et al.* (1988) e por Oliveira (1995).

Também quando se analisa a relação existente entre características morfológicas e estatuto social apenas estas duas variáveis se mostram significativas. Note-se no entanto que, para ambas só se obtiveram diferenças significativas entre os indivíduos de estatuto social dominante e subordinado. Estes dados indicam que os indivíduos dominantes e subordinados são de facto diferentes entre si no que respeita a características morfológicas, e que estas são responsáveis pelo estatuto social por eles adquirido.

O comprimento da boca (CPM) e a espessura do lábio superior (EPM), parecem também desempenhar um papel importante na predição de dominância ao sexto dia de estudo, podendo estas variáveis explicar em parte o estatuto social dos indivíduos. Este facto poderá estar relacionado com a importância que a mandíbula tem em combates entre indivíduos, nomeadamente em combates de bocas e pendulares, e mordeduras. No entanto, Oliveira e Almada (1998b) mostraram que estes combates de boca (interacções do tipo simétrico) ocorrem sobretudo no início do estabelecimento dos grupos.

Este facto poderá estar relacionado com a baixa frequência destes comportamentos durante a realização deste estudo. Uma possível explicação para apenas ser significativa esta correlação a partir do sexto dia (quando as hierarquias já estão estabelecidas), pode ter a ver

com o tipo de interacção agonística que levou ao estabelecimento das relações de dominância entre os indivíduos, p.e. perseguições, mordeduras e exibições laterais e combates circulares.

Neat (1998), em estudos com *Tilapia zillii*, verificou que as características morfológicas da boca são importantes no que respeita ao avaliar das capacidades competitivas dos adversários, uma vez que as dimensões da boca estão directamente correlacionadas com a dimensão do corpo, o mesmo podendo suceder com *O. mossambicus*. No entanto, esta avaliação competitiva na tilápia pode ser feita durante as exibições e ou durante os combates circulares.

Turner e Huntingford (1986) mostraram que, as exibições laterais e os batimentos caudais, com ou sem toque, entre indivíduos, poderão ser um bom preditor comportamental do estatuto social da tilápia moçambicana. Apesar de no presente estudo apenas características morfológicas terem sido analisadas, também poderão existir características comportamentais possíveis preditores do estatuto social dentro de um grupo.

Os resultados agora obtidos permitem igualmente evidenciar quais os tipos de interacções que se estabelecem do seio dos grupos, e que são responsáveis pela formação das relações de dominância observadas. A análise do tipo de sequências de interacções mostra que estas são em maior número do que seria de esperar devido ao acaso, no que respeita à dupla dominância. Tem-se então que, um indivíduo que inicia uma interacção e dela sai vencedor, ao iniciar a segunda interacção tem uma probabilidade elevada de ser também ele o vencedor. Por seu lado, um indivíduo que sai derrotado de uma interacção agonística, em regra, não inicia qualquer tipo de resposta agonística, quer dirigida ao indivíduo vencedor da interacção, quer em direcção a um terceiro que esteja por perto, não sendo igualmente alvo de agressividade por indivíduos terceiros.

Verifica-se que, apesar de na globalidade dos dias de estudo e para todos os indivíduos, a estabilização das relações de dominância se fazer de modo crescente e a partir do terceiro dia, existem grupos em que se observam inversões nas posições hierárquicas (e portanto, uma redução no valor do coeficiente de correlação), não implicando no entanto tal facto que o processo dinâmico de como das interacções agonísticas se estabelecem seja alterado (grupos 1, 2, 4, 7, 12, 18; ver figuras 2 e 3); ou seja, apesar de haver alteração na posição hierárquica de alguns indivíduos ao longo do período de estudo, os processos dinâmicos pelos quais as interacções agonísticas se estabelecem é mantido.

Relativamente aos mecanismos do estabelecimento das relações de dominância, nem todas as predições do modelo de Chase (1982) se verificam, no que respeita à dinâmica das interacções agonísticas. Isto porque contrariamente ao que é proposto por este modelo, não se observa um valor acima do esperado para a frequência de sequências de interacções que conduzem a tríades do tipo transitivo, e que são a dupla dominância e a dupla subordinância.

Pode afirmar-se que a análise triádica realizada aos encontros entre indivíduos veio de algum maneira ajudar a esclarecer o modo como se processam as sequências de interacções. Se se tornou evidente que havia um menor número de indivíduos α relativamente a indivíduos ω , foi clarificado o processo pelo qual estes estatutos são adquiridos entre os membros do grupo por sequências de duplas dominâncias.

Apesar dos pressupostos de Chase não se verificarem na totalidade, ele mesmo afirma (Chase, 1982) que, havendo pequenas diferenças entre os indivíduos (como tal parece suceder no presente estudo), o resultado de interacções de duplas dominâncias serem significativamente elevadas pode dever-se às vitórias e derrotas sucessivas, por parte de indivíduos dominantes e subordinados respectivamente, sendo estas capazes de modelar a estrutura hierárquica final por processos de continuação.

No entanto não se pode afirmar que os machos de tilápia utilizem mecanismos durante o estabelecimento de hierarquias de dominância semelhantes aos descritos por Chase, uma vez que dos dois tipos de sequências de interacções agonísticas transitivas que levam ao aparecimento de hierarquias lineares, apenas um deles (dupla dominância) foi detectado em valores superiores àqueles que seria de esperar. Também porque uma verdadeira hierarquia linear não foi encontrada, e porque se demonstrou que em vez disso esta espécie tende a formar relações de dominância do tipo despóticas durante o período de reprodução, e especialmente durante a aquisição territorial.

Uma linearidade ou quase linearidade na hierarquia seria de esperar, uma vez que tal como afirma Appleby (1983), para grupos pequenos ($N < 6$) existe grande probabilidade de se dar o estabelecimento de hierarquias de dominância do tipo linear com uma probabilidade estatística significativa, devido apenas ao acaso (cerca de 75%).

Por outro lado este tipo de relação despótica que se estabelece entre os indivíduos poderá ser o resultado de pressões selectivas, que mantendo elevados os níveis de

agressividade dos indivíduos, possibilitam-lhes a manutenção do espaço territorial já conquistado, assim como o alargamento do mesmo.

Recorde-se que o estabelecimento territorial destes indivíduos se faz numa situação particular de agregação de machos (“leks”) onde seria de esperar que as disputas territoriais e as interações agonísticas entre indivíduos vizinhos fossem elevadas. Mas tal não parece ser o caso, pois tal como refere Oliveira (1995), os vizinhos hierárquicos (e que possivelmente são aqueles indivíduos que na natureza poderão a ser vizinhos territoriais) interagem menos do que seria de esperar.

Uma possível explicação para este facto pode dever-se a que, no início da época reprodutiva e quando se iniciam as interações agonísticas com vista ao futuro estabelecimento dos territórios (e que em muito se assemelha à presente situação experimental de formação de grupos de indivíduos), as interações agonísticas que originam a separação dos indivíduos por estatuto social sejam do tipo despótico uma vez que os indivíduos terão a necessidade de afastar o melhor e mais rapidamente possível aqueles indivíduos que logo à partida se lhes tornam subordinados.

Isto porque uma vez estabelecido um território, o macho permanece nele a tempo inteiro, não saindo dele para se alimentar. Deste modo, quanto menor fôr o número de machos com que ele terá de interagir, maiores serão as suas reservas energéticas.

Com o passar do tempo, a hierarquia estabelecida poderá tender para uma hierarquia do tipo linear e semi-despótica (tal como detectada por Oliveira, 1995), onde indivíduos vizinhos e com semelhantes capacidades competitivas tenderiam a confrontar-se em menor número, com o objectivo da redução das consequências negativas que tal lhes acarretaria.

O presente estudo sugere que na formação de hierarquias de dominância em tilápia diversos factores parecem estar envolvidos. Os dados apresentados indicam que não deverá ser um dos modelos em exclusivo que possibilita a explicação da emergência das relações ou hierarquias que se estabelecem entre os indivíduos. Ou seja nenhum dos modelos é melhor do que o outro quando se pretende identificar as causas do seu estabelecimento e da sua dinâmica.

No presente caso, o tamanho relativo dos indivíduos (comprimento ou peso do corpo) e as sequências de interações de duplas dominâncias, parecem ser os dois factores responsáveis pelo estabelecimento, e manutenção do estatuto social adquirido pelos

indivíduos. Neste caso e como afirmam Beaugrand e Cotnoir (1996), poderão, ou deverão, ser propriedade intrínsecas aos próprios indivíduos que determinam o potencial de vitória ou derrota dos mesmos, quer sejam estas do tipo morfológico ou motivacional (p.e. a experiência anterior de vitória).

Ou seja, ambos os modelos parecem contribuir para o estabelecimento das relações de dominância social, podendo cada um dos factores ser mais ou menos importante durante esse estabelecimento, dependendo da fase em que o processo se encontra, admitindo-se que por exemplo no início da formação dos grupos o tamanho relativo dos indivíduos poderá, ou deverá, ser de grande importância na aquisição do estatuto social, e que posteriormente o modo dinâmico como os indivíduos interagem entre si seja o responsável pela manutenção desse estatuto.

Não se tendo rejeitado à partida o modelo correlacional, pois pelo menos uma característica morfológica tem efeitos na dominância social em grupos de tilápia, os pressupostos do modelo triádico de Chase parecem igualmente não se integrarem na totalidade os resultados agora apresentados.

No entanto, parece que no estabelecimento de hierarquias de dominância e mais ainda na sua manutenção, as sequências de tríades e os processos nelas envolvidos devem ter um papel importante.

Em diversos trabalhos (ver Landau, 1951; Chase, 1974) em que se pretendeu estudar a importância das características morfológicas no estabelecimento de hierarquias, estas não se mostraram como boas predictoras e mesmo responsáveis pela aquisição de estatuto social por parte dos indivíduos.

Por outro lado, alguns estudos (ver p.e. Chase, 1980; Barchas e Mendoza, 1984) em que se aplicaram os pressupostos do modelo de Chase para justificar não só a emergência de hierarquias mas igualmente a sua linearidade, estes foram verificados.

Parece pois, e tal como no presente estudo se verificou, que as espécies animais que apresentam comportamentos sociais utilizam diferentes modos de estabelecimento de hierarquias entre si, podendo em algumas a avaliação das capacidades competitivas dos

indivíduos adversários ser mais importante e podendo as duplas dominâncias servir de pistas para a avaliação dessa capacidade competitiva do indivíduo duplo dominante por parte de terceiros.

Tal como já igualmente se disse, o estabelecimento de hierarquias em grupos animais pode apresentar diferentes fases, apresentando cada uma das fases diferentes processos de decisão no que respeita ao modo de estabelecimento das estruturas hierárquicas.

5. Considerações Finais

Parece então que os mecanismos de estabelecimento de hierarquias de dominância em ciclídeos, e possivelmente em espécies animais que possuam interações agonísticas não controladas por processos envolvendo operações cognitivas complexas, necessitem de maior estudo.

O dados são escassos talvez porque ainda haja um baixo número de espécies analisadas, e porque também o número de estudos utilizando a análise dos processos que levam ao estabelecimento de dominância social seja reduzido.

Há igualmente que ter em conta que poderão de facto existir factores, ou propriedades, intrínsecas aos indivíduos que lhes aumentem a probabilidade de se tornarem em indivíduos vencedores.

Porém é necessário não só analisar o modo de formação de pequenos grupos, mas também a formação de grupos maiores, e verificar se os pressupostos que se formulam para uns se mantêm para os outros. É importante verificar portanto, e à semelhança do que afirmava Chase, se conjuntos de tríades de indivíduos constituem de facto pequenas peças de um grande puzzle que é o grupo.

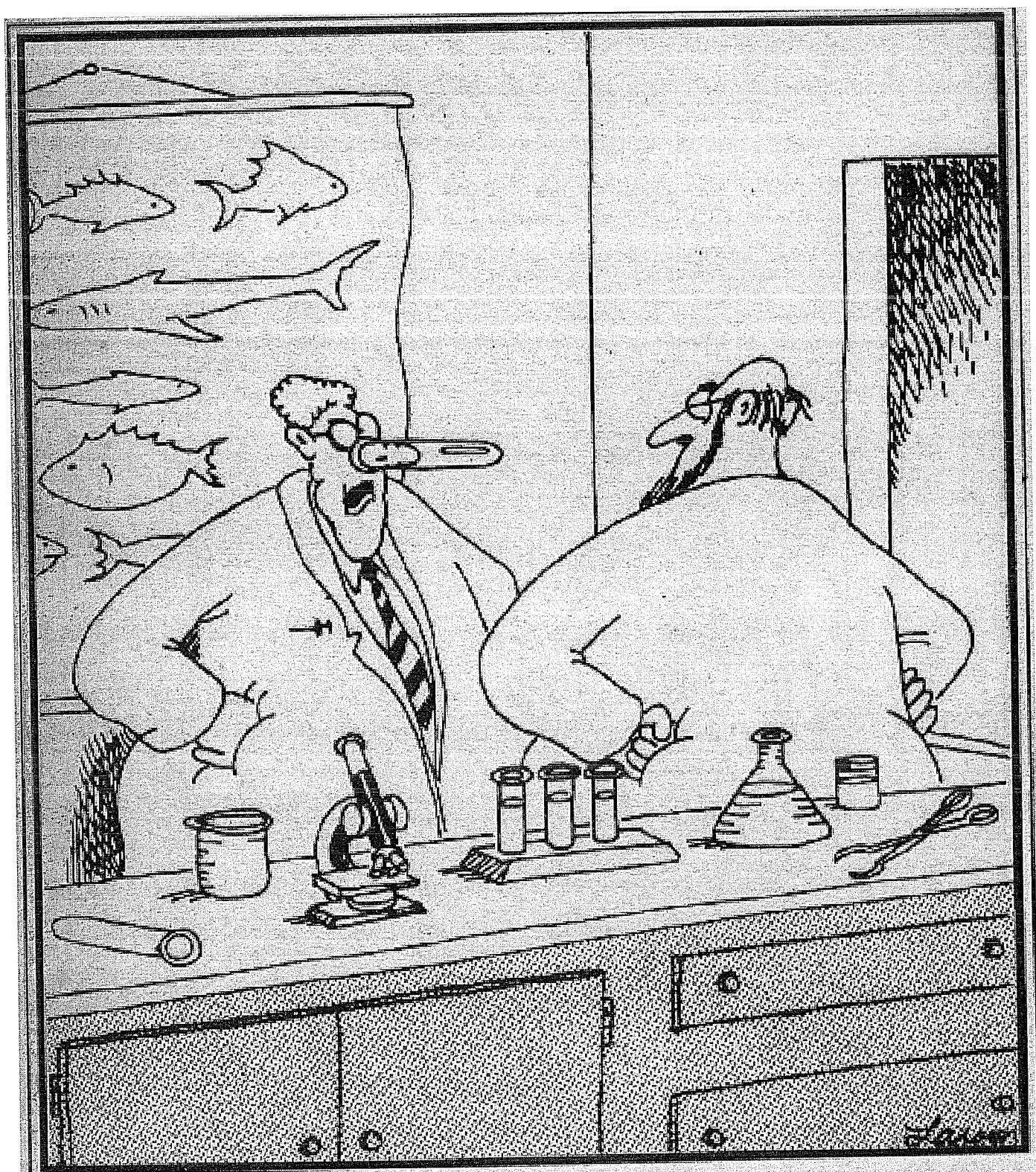
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almada, VC. (1995). ADERSIM: Programa de computador para a aplicação de estatística de simulação a testes de aderência. ISPA, Lisboa.
- Almada, V. e Oliveira, R. (1997). Sobre o uso de estatística de simulação em estudos de comportamento. *Análise Psicológica*, 1 (XV), 97-109.
- Andries, S. e Nelissen, M.H.J. (1990). A study of the dominance hierarchy in four Mbuna-species: *Melanochromis johanni*, *M. auratus*, *Pseudotropheus «ornatus»* and *P. lombardoi* (Teleostei: Cichlidae). *Belg. J. Zool.*, 120 (2), 165-193.
- Appleby, M.C. (1983). The probability of linearity in hierarchies. *Anim. Behav.*, 31, 600-608.
- A.S.A.B. (1995). Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching. *Anim. Behav.*, 49, 277-282.
- Barchas, P.R. e Fisek, M.H. (1984). Hierarchical differentiation in newly formed groups of rhesus and humans. In P.R.Barchas (ed.), *Social hierarchies – essays towards a sociophysiological perspective*. Westport, Connecticut: Greenwood Press.
- Barchas, P.R. e Mendoza, S.P. (1984). Emergent hierarchical relationships in rhesus macaques: an application of Chase's model. In P.R.Barchas (ed.), *Social hierarchies – essays towards a sociophysiological perspective*. Westport, Connecticut: Greenwood Press.
- Barlow, G.W. e Ballin, P.J. (1976). Predicting and assessing dominance from size and coloration in the polychromatic midas cichlid. *Anim. Behav.*, 24, 793-813.
- Barnard, C.J. e Burk, T. (1979). Dominance hierarchies and the evolution of "individual recognition". *J. Theor. Biol.*, 81, 65-73.
- Bernstein, I.S. (1981). Dominance: the baby and the bathwater. *The Behavioral and Brain Sciences*, 4, 419-457.
- Beaugrand, J.P. (1997). Resolution of agonistic conflicts in dyads of acquainted green swordtails (*Xiphophorus helleri*): a game with perfect information. *Behav. Process.*, 41, 79-96.
- Beaugrand, J.P., Caron, J. e Comeau, L. (1984). Social organization of small heterosexual groups of swordtails (*Xiphophorus helleri*, Pisces, Poeciliidae) under conditions of captivity. *Behaviour*, 91, 24-60.
- Beaugrand, J.P. e Zayan, R. (1985). An experimental model of aggressive dominance in *Xiphophorus helleri* (Pisces, Poeciliidae). *Behav. Process.*, 10, 1-52.
- Beaugrand, J.P. e Cotnoir, P.A. (1996). The role of individual differences in the formation of triadic dominance orders of male green swordtail fish (*Xiphophorus helleri*). *Behav. Process.*, 38 (196), 287-296.
- Bradbury, J.W. e Gibson, R.M. (1983). Leks and mate choice. In P.Bateson (Ed.), *Mate Choice*, pp. 109-38. Cambridge: Cambridge Univ. Press.

- Bruton, M.N. e Bolt, R.E. (1975). Aspects of the biology of *Tilapia mossambica* Peters (Pisces: Cichlidae) in a natural freshwater lake (Lake Sibaya, South Africa). *Journal of Fish Biology*, 7, 423-446.
- Chase, I.D. (1974). Models of hierarchy formation in animal societies. *Behavioral Sciences*, 19, 374-382.
- Chase, I.D. (1980). Social process and hierarchy formation in small groups: a comparative perspective. *American Sociological Review*, 45, 905-924.
- Chase, I.D. (1982). Dynamics of hierarchy formation: the sequential development of dominance relationships. *Behaviour*, 80, 218-240.
- Chase, I.D. (1985). The sequential analysis of aggressive acts during hierarchy formation: an application of the 'jigsaw puzzle' approach. *Anim. Behav.*, 33, 86-100.
- Chase, I.D. e Rohwer, S. (1987). Two methods for quantifying the development of dominance hierarchies in large groups with applications to Harris' sparrows. *Anim. Behav.*, 35(4), 1113-1128.
- Cloutier, S., Beaugrand, J.P. e Laguë, P.C. (1996). The role of individual differences and patterns of resolution in the formation of dominance orders in domestic hen triads. *Behav. Process.*, 28, 227-239.
- Drews, C. (1993). The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 125 (3-4), 283-313.
- Drummond, H. e Canales, C. (1998). Dominance between booby nestlings involves winner and loser effects. *Anim. Behav.*, 55, 1669-1676.
- Estabrook, C.B. e Estabrook, G.F. (1989). ACTUS: a solution to the problem of small samples in the analysis of two-way contingency tables. *Historical Methods*, 22, 5-8.
- Fernö, A. (1987). Aggressive behaviour between territorial cichlids (*Astatotilapia burtoni*) in relation to rank and territorial stability. *Behaviour*, 103-4, 241-258.
- Figler, M.H. e Einhorn, D.M. (1983). The territorial prior residence effect in convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum* Günther): temporal aspects of establishment and retention, and proximate mechanisms. *Behaviour*, 85 (1-2), 157-183.
- Figler, M.H., Wazlavsek, B.E e Chaves, L.M (1988). Territorial prior residence effect versus intruder size advantage in convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum* Günther). *Bull. Psychon. Soc.*, 26, 469-470.
- Francis, R.C. (1988). On the relationship between aggression and social dominance. *Ethology*, 78, 223-237.
- Hoguë, M.E., Beaugrand, J.P. e Laguë, P.C. (1996). Coherent use of information by hens observing their former dominant defeating of being defeated by a stranger. *Behav. Process.*, 38, 241-252.

- Holder, J.L., Barlow, G.W. e Francis, R.C. (1991). Differences in aggressiveness in the Midas cichlid fish (*Cichlasoma citrinellum*) in relation to sex, reproductive state and the individual. *Ethology*, 88, 297-306.
- Landau, H.G. (1951). On dominance relations and the structure of animal societies: II. Some effects of possible social factors. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 13, 245-262.
- Landau, H.G. (1968). Models of social structure. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 30, 215-224.
- Martin, F., Beaugrand, J.P. e Laguë, P.C. (1997). The role of recent experience on hen's agonistic behaviour during dyadic conflict resolution. *Behav. Process.*, 41, 159-170
- Martin, P. e Bateson, P. (1994). *Measuring behaviour – an introduction guide*, 2nd Ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- McGregor, P.K. (1993). Signalling in territorial systems: a context for individual identification, ranging and eavesdropping. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 340, 237-244.
- McGregor, P.K., Dabelsteen, T. e Holland, J. (1997). Eavesdropping in a territorial songbird communication network: preliminary results. *Bioacoustic*, 8, 253-254
- McKaye, K.R. (1991). Sexual selection and the evolution of cichlid fishes of lake Malawi, Africa. In M.H.A. Keenleyside (Ed.), *Cichlid fishes: behaviour, ecology and evolution*, pp. 241-257. London: Chapman and Hall.
- McKaye, K.R., Louda, S.M. e Stauffer Jr., J.R. (1990). Bower size and male reproductive success in a cichlid fish lek. *Am. Nat.*, 135, 597-613.
- Neat, F.C. (1998). Mouth morphology, testes size and body size in male *Tilapia zillii*: implications for fighting and assessment. *Journal of Fish Biology*, 53, 890-892.
- Neat, F.C., Taylor, A.C. e Huntingford, F.A. (1998). Fighting and assessment in male cichlid fish: the effects of asymmetries in gonadal state and body size. *Anim. Behav.*, 55, 883-891.
- Nelissen, M.H.J. (1990). The dynamics of dominance relationships in a cichlid fish applied to the "jigsaw puzzle" approach. *Belg. J. Zool.*, 120 (1), 50.
- Nelissen, M.H.J. e Andries, S. (1988). Does previous experience affect the ranking of cichlid fish in a dominance hierarchy?. *Annls Soc. R. zool. Belg.*, 118(1), 41-50.
- Oliveira, R. (1995). Etologia social e endocrinologia comportamental da tilápia *Oreochromis mossambicus* (Teleostei, Cichlidae). Tese de doutoramento. Lisboa: Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.
- Oliveira, R. e Almada, V. (1995). Sexual dimorphism and allometry of external morphology in *Oreochromis mossambicus*. *Journal of Fish Biology*, 46, 1055-1064.
- Oliveira, R. e Almada, V. (1996a). Dominance hierarchies and social structure in captive groups of the Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* (Teleostei Cichlidae). *Ethology, Ecology & Evolution*, 8, 39-55.

- Oliveira, R. e Almada, V. (1996b). On the (in)stability of dominance hierarchies in the cichlid fish *Oreochromis mossambicus* (1996). *Aggressive Behavior*, 22, 37-45.
- Oliveira, R., McGregor, P. e Latruffe, C. (1998a). Know thine enemy: fighting fish gather information from observing conspecific interactions. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265, 1045-1049.
- Oliveira, R. e Almada, V. (1998b). Dynamics of social interactions during group formation in males of the cichlid fish *Oreochromis mossambicus*. *acta etologica*, 1 (1-2), 57-70.
- Parker, G.A. (1974). The assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *J. Theor. Biol.*, 47, 223-243.
- Richards, S.M. (1974). The concept of dominance and methods of assessment. *Anim. Behav.*, 22, 914-930.
- Rowell, T.E. (1974). The concept of social dominance. *Behavioral Biology*, 11, 131-154.
- Siegel, S. e Castellan Jr., N.J. (1988). *Nonparametric statistics*, 2nd Ed. New York: McGraw-Hill.
- Tinbergen, N. (1993). *Social behaviour in animals*, 2nd Ed. London: Chapman and Hall.
- Turner, G.F. e Huntingford, F.A. (1986). A problem for game theory analysis: assessment and intention in male mouthbrooder contest. *Anim. Behav.*, 34, 961-970.
- Trewavas, E. (1983). *Tilapiine fishes of the genera Sarotherodon, Oreochromis and Danakilia*. Trustees of the British Museum (Natural History). 583pp.
- Trivers, R.L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.*, 46, 35-57
- Walters, e Seyfarth, R.M. (1986). Conflict and Cooperation. In B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham and T.T. Struhsaker (eds). *Primate Societies*. Chicago: Chicago Univ. Press.
- Wazlavsek, B.E. e Figler, M.H. (1989). Territorial prior residence, size asymmetry, and escalation of aggression in convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum* Günter). *Aggressive Behavior*, 15, 235-244.
- Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology – the new synthesis*. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press.
- Zar, J.H. (1984). *Biostatistical analysis*, 2nd Ed. New Jersey: Prentice-Hall.



"Just pull it off and apologize, Cromwell ... or we'll go out in the hall and establish this pecking order once and for all!"