

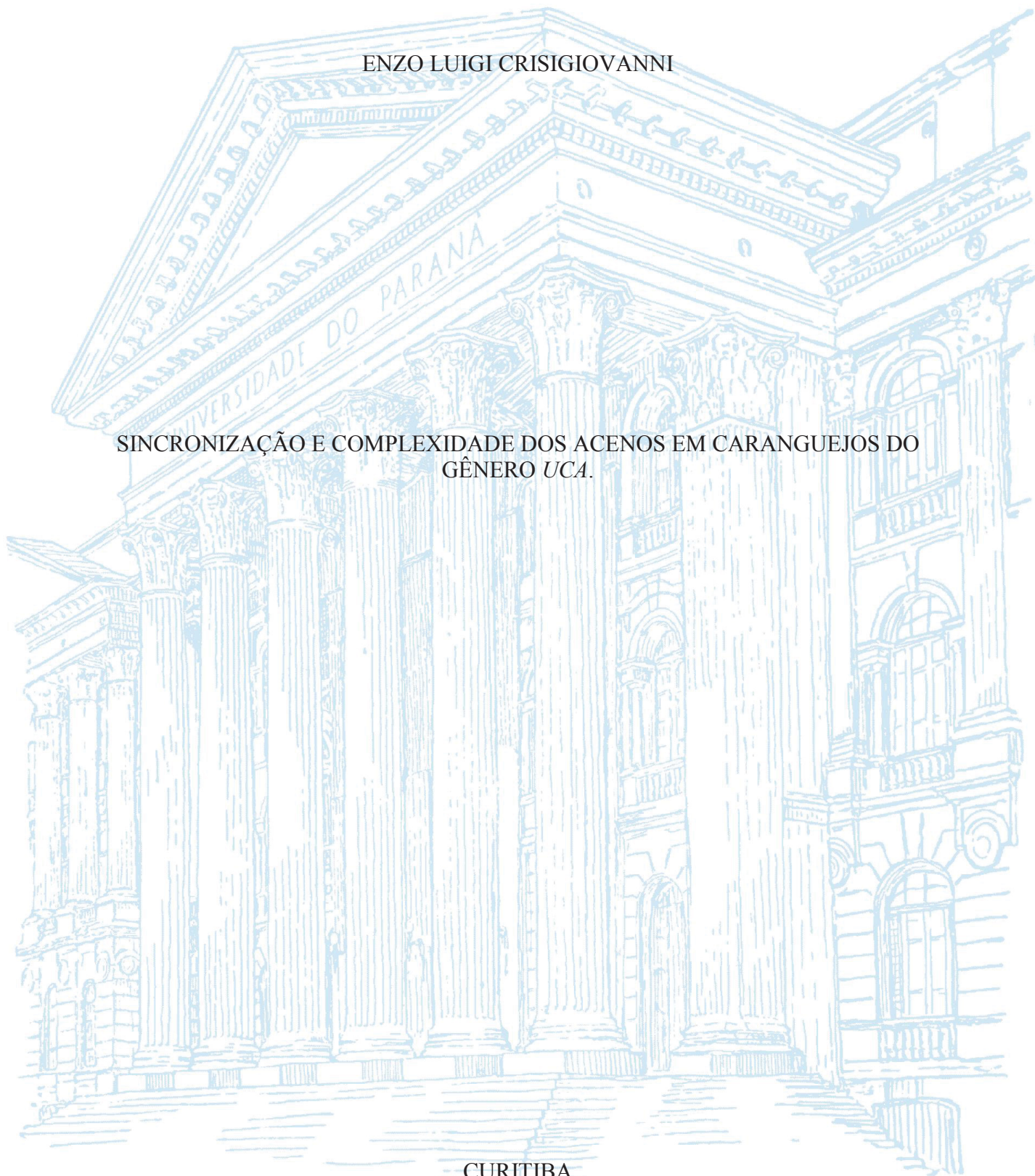
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

ENZO LUIGI CRISIGIOVANNI

SINCRONIZAÇÃO E COMPLEXIDADE DOS ACENOS EM CARANGUEJOS DO
GÊNERO *UCA*.

CURITIBA

2018



ENZO LUIGI CRISIGIOVANNI

SINCRONIZAÇÃO E COMPLEXIDADE DOS ACENOS EM CARANGUEJOS DO
GÊNERO *UCA*.

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Conservação, no Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Natureza, Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof^a. Dra. Sabrina Borges Lino Araujo

Coorientadora: Dr^a. Daniela Malgarini Perez

CURITIBA

2018

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.
Biblioteca de Ciências Biológicas.
(Telma Terezinha Stresser de Assis –CRB/9-944)

Crisigiovanni, Enzo Luigi

Sincronização e complexidade dos acenos em caranguejos do gênero
Uca. / Enzo Luigi Crisigiovanni. – Curitiba, 2018.
166 p.: il. ; 30cm.

Orientadora: Sabrina Borges Lino Araujo

Coorientadora: Daniela Malgarini Perez

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de
Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Conservação.

1. Caranguejo. 2. Comportamento. I. Título. II. Araujo, Sabrina Borges
Lino. III. Perez, Daniela Malgarini. IV. Universidade Federal do Paraná.
Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Conservação.

CDD (20. ed.) 595.3842



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da Dissertação de Mestrado de **ENZO LUIGI CRISIGIOVANNI** intitulada: **Sincronização e complexidade dos acenos em caranguejos do gênero *Uca***, após terem inquirido o aluno e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de mestre está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

Curitiba, 28 de Fevereiro de 2018.

SABRINA BORGES LINO ARAÚJO
Presidente da Banca Examinadora (UFPR)

CAROLINA REIGADA MONTOYA
Avaliador Externo (UFSCAR)

LILIAN TONELLI MANICA
Avaliador Interno (UFPR)



Dedico esse trabalho a minha mãe Eliete e ao meu pai Luiz Carlos, que sempre me deram forças para continuar nos momentos em que tive dúvidas sobre minha capacidade. À minha namorada Clara, por sempre estar ao meu lado e me apoiar. Enfim à toda minha família, amigos e colegas que cooperaram na construção do mesmo.

AGRADECIMENTOS

Agradecer em ordem é difícil, pois todas as ajudas dadas sendo elas grandes ou pequenas, têm o mesmo valor.

Primeiramente gostaria de agradecer à minha orientadora Sabrina Araújo, por ter acreditado na minha capacidade de enfrentar um mestrado e por ter me acolhido em um momento de muitas dúvidas e conflitos. Me ajudado não somente nas dúvidas da pesquisa, mas também em lições tiradas para toda a vida. Meu muito obrigado, sem ela nada disso teria se tornado real.

Em seguida, gostaria de agradecer à minha coorientadora pela ajuda e todo conhecimento que foi agregado no trabalho. Por várias vezes ter acordado muito cedo para discutir comigo. E por fazer a distância parecer pequena pelo seu comprometimento. Com certeza o trabalho também não teria saído sem sua ajuda.

Gostaria de agradecer, em especial aos professores Luiz Fernando Fávaro (Zão) e André Adrian Padial, por intercederem por mim no programa e me ajudarem em momentos de tomada de decisões.

Aproveitando o gancho, gostaria de agradecer a todos os professores e alunos do programa, que o tornam melhor. Obrigado pelo conhecimento que me proporcionaram.

Ao Laboratório de Ecologia e Evolução de Interações (LEEI) por todas as reuniões e discussões. Aos meus colegas de laboratório Angie, Elvira, Marcelo, Simone e aos demais colegas da Pós-graduação.

Agradeço aos meus amigos, que carrego desde pequeno Jorge e Matheus e a todos os meus amigos pelos momentos de risada e descontração, também ao meu primo Victor pelos conselhos e apoio.

Minha namorada, pela presença essencial em minha vida e por ter ajudado muito a elaboração do trabalho (colocando a mão na massa). Aos meus pais por sempre me apoiarem, incentivarem e por terem me dado essa oportunidade. Às minhas avós e a None pelas orações. E finalmente a Deus pela vida.

Enzo Luigi Crisigiovanni

“Quem deseja ver o arco-íris precisa aprender a gostar da chuva”

Paulo Coelho, Aleph 2011

RESUMO GERAL

O comportamento sincrônico é observado em diversos sistemas biológicos presentes na natureza. Em mecanismos de vocalização, luminescência, movimentação, entre outros. Este fenômeno envolve diversas questões morfológicas e comportamentais das espécies que sincronizam. Muito vem sendo os esforços a fim de compreender os mecanismos por trás da sincronia, contudo ainda é pouco o conhecimento que se têm a respeito. Os machos das espécies de caranguejos chama-maré (Decapoda: Ocypodidae) são exemplares de sinais sincrônicos visuais. Estes possuem uma das garras cinco vezes maior do que a outra a qual costumam movimentar, na forma de aceno como sinal de corte. Os acenos são característicos de cada espécie e apresentam uma grande diversidade de formatos. Algumas espécies sincronizam com os demais machos a sua volta. Essas espécies fazem parte de uma pequena parcela do total de espécies existentes. Apesar de podermos observar em campo a presença ou ausência do comportamento, pouco se sabe sobre o real número de espécies que o apresentam, já que isto envolve uma minuciosa investigação de cada espécie separadamente. Existem várias abordagens para a explicação do comportamento sincrônico. A mais aceita é o efeito de precedência que consiste na tentativa do indivíduo de liderar o movimento efetuando o aceno antecipadamente, sinal preferido pela fêmea. Além disso, acredita-se que o sincronismo é dificultado com o aumento nas variações intraespecíficas e intraindividuais do movimento. Neste trabalho utilizamos dados de filmagem de 32 espécies de caranguejos distribuídas ao longo do globo a fim de estudar o comportamento sincrônico. Trabalhos anteriores confirmaram que quatro destas espécies atingem o sincronismo naturalmente. Dada a diversidade de formatos de aceno, quais características do aceno resultam no sincronismo destas quatro espécies? O que podemos esperar das demais espécies? Neste trabalho, nós primeiro realizamos um algoritmo que simula o efeito da precedência utilizando as séries temporais reais das 32 espécies, de modo a simular dois indivíduos na competição pela liderança. O modelo nos permitiu calcular uma probabilidade dessas espécies apresentarem sincronia e ranqueá-las. Paralelamente, classificamos a variação interespecífica, através da quantificação da complexidade dos acenos de cada espécie. Para tal, utilizamos a Análise de Quantificação de Recorrência (RQA) a qual extrai medidas levando em conta tanto componentes espaciais e temporais dos acenos. Estas medidas foram sumarizadas em uma Análise de Componentes Principais (PCA) para uma definição mais completa de complexidade. Por fim, comparamos se a capacidade de sincronia obtida pelo modelo está correlacionada às medidas da RQA dos acenos de cada espécie assim como aos dois principais eixos da PCA. Demonstramos uma boa aplicabilidade da metodologia para extrair dados de complexidade dos acenos. Verificamos que as quatro espécies que apresentam sincronia em condições naturais possuem alta probabilidade de sincronia no nosso modelo. Além disso, algumas espécies apresentaram um valor muito pequeno de sincronia, evidência de que o efeito da precedência não é o único mecanismo por trás do sincronismo. De fato, encontramos correlação entre alguns valores da RQA e a capacidade de sincronia encontrada pelo modelo, mostrando como a complexidade de sinais pode interferir em fenômenos organizados como a sincronia de acenos em caranguejos chama-maré.

Palavras-Chave: Comportamento coletivo. Diversidade de sinais. Variação interespecífica de sinais. Modelagem matemática. Efeito da precedência.

GENERAL ABSTRACT

Synchronous behavior is observed in several biological systems, as in mechanisms of vocalization, luminescence, movement, among others. This phenomenon involves several morphological and behavioral questions of the species that synchronize. Much effort has been made to understand the mechanisms behind synchronization, but there is still little knowledge of it. The males of the fiddler crab species (Decapoda: Ocypodidae) are exemplars of visual synchronous signals. One of the claws is five times greater than the other, which they usually signal with waving movements for courtship. The waves are characteristic of each species presenting a great diversity of formats. Some species synchronize with the other males around them. These species are small part of the total of existing species and although it is easy to observe synchronous waving in the field, little is known about the actual number of species that present it, since this involves a thorough investigation of each species separately. There are several approaches to explaining synchronous behavior. The most accepted is the precedence effect that consists in the individual's attempt to lead the movement by waving in advance, a signal preferred by the female. In this work we used recordings of 32 species of fiddler crabs from distinct parts of the globe in order to study the synchronous behavior. It is known from previous works that four of the studied species naturally present synchronous waves, while there is no empirical studies for the remaining ones. Given the diversity of wave patterns, which are the wave factors that would lead to the synchronicity of these four species? What can we wait about the other species? There is a hypothesis about the mechanisms favoring synchrony in these crabs. It suggests that timing is hampered by the increase in intraspecific and intraindividual variations of movement. In this way, we first proposed to classify these variations, in addition to the interspecific variation, with the purpose of quantifying the complexity of the 32 species. For this, we use the Recurrence Quantification Analysis (RQA) which extracts measures from the spatial and temporal components of the waves, these measures were summarized in a Principal Component Analysis PCA for a more complete definition of complexity. Next, we perform an algorithm that simulates the precedence effect using the real wave series in order to simulate two crabs in the competition for leadership. The model allowed us to calculate a probability of these crabs synchronizing and further ranking them. Finally, we compare if the synchrony capacity obtained by the model is correlated to the RQA measurements of the waves of each species. We demonstrate a good applicability of the methodology to extract data of waves complexity. We verified that the four species that present synchrony under natural conditions have a high probability of synchrony in our model. In addition, some species presented a very small value of synchrony, evidence that the precedence effect is not the only mechanism behind the synchrony. In fact, we found a correlation between most RQA values and the synchrony capacity found by the model, showing how the complexity of signals can interfere in organized phenomena such as the synchrony of waves in fiddler crabs.

Keywords: Collective behavior. Diversity of signs. Interspecific variation of signals. Mathematical modeling. Precedence effect.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1.	DIMORFISMO SEXUAL EM CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ	17
FIGURA 2.	ENCONTRO AGONÍSTICO ENTRE MACHOS DE CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ <i>AUSTRUCA MJOEBERGI</i> .	17
FIGURA 3.	TRÊS PRIMEIROS MOMENTOS DO SINAL DE COMUNICAÇÃO COM A GARRA AVANTAJADA EM <i>AUSTRUCA MJOEBERGI</i>	18
FIGURA 4.	DIVERSIDADE ESPÉCIE-ESPECÍFICA DE ACENOS DE CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ REPRESENTADOS PELAS ESPÉCIES, DA ESQUERDA PARA A DIREITA, <i>AUSTRUCA MJOEBERGI</i> , <i>UCA MARACOANI</i> E <i>LEPTUCA URUGUAYENSIS</i>	27
FIGURA 5.	DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E DATA DE AMOSTRAGEM DAS ESPÉCIES DE CHAMA-MARÉ INCLUÍDAS NO PRESENTE TRABALHO	30
FIGURA 6.	REPRESENTAÇÃO DA DIGITALIZAÇÃO DO MOVIMENTO DE ACENO EM DOIS MOMENTOS	32
FIGURA 7.	EXEMPLO DA NORMALIZAÇÃO APLICADA	34
FIGURA 8.	ACENOS DE DOIS INDIVÍDUOS <i>LEPTUCA LEPTODACTYLA</i>	35
FIGURA 9.	FLUXOGRAMA QUE REPRESENTA A LÓGICA DO ALGORITMO DE DECISÕES TOMADAS ATÉ QUE UM DOS CARANGUEJOS COMPLETE 100 ACENOS	37
FIGURA 10.	SÉRIE TEMPORAL SENOIDAL COM 3792 PONTOS	39
FIGURA 11.	CURVA DA RELAÇÃO ENTRE OS VALORES DE RAIOS E O DETERMINISMO	43
FIGURA 12.	INTERVALO ENTRE OS VALORES MÁXIMOS E MÍNIMOS DAS PORCENTAGENS DE SINCRONIA DA SIMULAÇÃO (DENTRE AS 5 REPETIÇÕES)	45
FIGURA 13.	MATRIZ DE RECORRÊNCIA E FORMATO DE UM ACENO DE UM INDIVÍDUO DE CADA UMA DAS 32 ESPÉCIES	46

FIGURA 14.	ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS, ORDENANDO AS ESPÉCIES DE ACORDO COM AS MÉTRICAS OBTIDAS NA RQA	48
FIGURA 15.	REGRESSÕES ENTRE AS COMPONENTES PRINCIPAIS E A PROBABILIDADE DE SINCRONIA COM SUAS EQUAÇÕES DE AJUSTE NO TOPO	50

LISTA DE TABELAS

TABELA 1.	NOMES E DEFINIÇÕES DAS MÉTRICAS EXTRAÍDAS DA RQA	40
TABELA 2.	<i>LOADINGS</i> DAS MÉTRICAS, DESVIO PADRÃO, PROPORÇÃO DE VARIÂNCIA E AUTOVALORES, ENCONTRADOS PARA AS DUAS PRIMEIRAS COMPONENTES DA PCA	49
TABELA 3.	VALORES DE <i>ESTIMATE</i> , ERRO PADRÃO, t E p PARA O INTERCEPTO E CADA VARIÁVEL DA PCA	50

LISTA DE EQUAÇÕES

EQUAÇÃO 1.	NORMALIZAÇÃO DA ALTURA	33
EQUAÇÃO 2.	NOVOS INTERVALOS TEMPORAIS, PARA A INSERÇÃO DE PONTOS NAS SÉRIES TEMPORAIS (NORMALIZAÇÃO TEMPORAL)	34
EQUAÇÃO 3.	CÁLCULO DA NOVA ALTURA DOS PONTOS INSERIDOS (NORMALIZAÇÃO TEMPORAL)	34
EQUAÇÃO 4.	FUNÇÃO OBJETIVO DO MODELO E SUAS RESTRIÇÕES.	36

LISTA DE ABREVIACOES

DET – Determinismo (RQA)

DIV – Divergncia (RQA)

ENT – Entropia de Shannon (RQA)

$L_{\text{mx}}$ – Comprimento da maior linha diagonal (RQA)

LAM – Laminaridade (RQA)

PCA – *Principal component analysis* (Anlise de componentes principais)

REC – Porcentagem de pontos recorrncia (RQA)

RQA – *Recurrence quantification analysis* (Anlise de quantificao de recorrncia)

RP – *Recurrence plots* (Matrizes de recorrncia)

$V_{\text{mx}}$ – Comprimento da maior linha vertical (RQA)

SUMÁRIO

1. PREFÁCIO	16
2. CAPÍTULO ÚNICO	22
3. RESUMO	23
4. ABSTRACT	24
5. INTRODUÇÃO	25
6. MATERIAIS E MÉTODOS	29
6.1 Espécies e local de estudo	29
6.2 Filmagem	30
6.2.1 <i>Caracterização do aceno</i>	30
6.2.2 <i>Digitalização</i>	31
6.3 Normalização de altura	32
6.4 Normalização do tempo	33
6.5 Modelo de sincronismo	35
6.5.1 <i>Sincronia</i>	37
6.6 Análise de Quantificação de Recorrência (RQA)	38
6.7 Determinação do raio	41
6.8 Análises estatísticas	42
7. RESULTADOS	43
8. DISCUSSÃO	51
9. CONSIDERAÇÕES FINAIS	55
10. AGRADECIMENTOS	56
11. REFERÊNCIAS	57
12. ANEXO I	64
13. ANEXO II	70

1. PREFÁCIO

Os caranguejos chama-maré (Decapoda: Ocypodidae) são crustáceos de pequeno porte e de hábitos semi-terrestres comuns em zonas costeiras e entre marés, estuários e baías de clima tropical, subtropical e temperado quente (Crane, 1975; Christy & Salmon, 1984; Pope, 2000; Masunari, 2006 a). Apesar de uma maior ocorrência em climas com a temperatura mais elevada, esses crustáceos possuem uma distribuição cosmopolita, sendo de fácil avistamento, coleta e manipulação (Rosenberg, 2001). A última classificação do grupo constatou mais de 100 espécies descritas, compreendidas em 13 gêneros: *Afruca*, *Austruca*, *Cranuca*, *Gelasimus*, *Leptuca*, *Minuca*, *Ocypode*, *Paraleptuca*, *Petruca*, *Tubuca*, *Uca*, *Ucides* e *Xeruca* (Shih *et al.*, 2016).

Estes animais vivem em grupo (Pope, 2005) onde a maioria dos indivíduos possui um território que não excede 1m² ao redor de suas tocas e concentram as suas atividades diárias (Zeil & Hemmi, 2006). Estas tocas desempenham um papel importante para a sobrevivência, servindo de abrigo contra a desidratação, predadores, durante a maré alta e para a reprodução (Crane, 1975). A reprodução destes animais depende do regime de marés onde a cópula ocorre no período de maré baixa. Os ovos, por sua vez, devem eclodir e larvas pelágicas serem liberadas para o oceano no período de maré de sizígia em que a água cobre toda a área intertidal (Christy, 1982). Deste modo, as fêmeas possuem limitações temporais para reprodução, incubação e liberação de seus ovos (Kerr *et al.*, 2014; Reaney & Backwell, 2007).

Os caranguejos chama-maré são conhecidos por apresentarem um acentuado dimorfismo sexual, começando pelas diferenças nas colorações das carapaças, na maioria das espécies (Figura 1). Estudos recentes demonstraram que esta diferença também é evidenciada nas reflexões de ondas nas faixas ultravioleta. (Detto & Backwell, 2009; How *et al.*, 2015). Contudo a diferenciação mais contrastante é a morfológica onde uma das garras dos machos podem ter até cinco vezes o tamanho da outra (Rosenberg, 2002) (Figura 1). Esta estrutura exagerada é utilizada como

uma arma durante disputas por território (Figura 2). No entanto, mais curiosamente, esta estrutura avantajada é excessivamente empregada como um sinal de comunicação (Crane, 1975), no qual o macho realiza um sinal visual de aceno composto por movimentos verticais e horizontais padronizados e característicos de cada espécie (How *et al.*, 2009; Perez *et al.*, 2012) (Figura 3).

FIGURA 1. DIMORFISMO SEXUAL EM CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ



(A) Fêmeas apresentam duas garras menores (imagem de *Tubuca capricornis*) (B) Machos apresentam uma garra menor e uma garra maior (imagem de *Gelasimus vomeris*). Foto: Daniela M. Perez.

FIGURA 2. ENCONTRO AGONÍSTICO ENTRE MACHOS DE CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ *AUSTRUCA MJOEBERGI*.



Foto: Daniela M. Perez.

FIGURA 3. TRÊS PRIMEIROS MOMENTOS DO SINAL DE COMUNICAÇÃO COM A GARRA AVANTAJADA EM *AUSTRUCA MJOEBERGI*



(A) início (B) garra no movimento de subida (C) garra no ápice do movimento. Foto: Daniela M. Perez.

Os acenos podem ser empregados em diversos contextos sociais como cortejo e territorialidade. Estes sinais podem ser estimulados na presença de: (i) machos intrusos que estão em busca de toca; (ii) machos vizinhos que estão apenas forrageando; (iii) fêmeas em busca de parceiros; (iv) fêmeas intrusas em busca de toca, que por sua vez podem acabar copulando (v); fêmeas vizinhas que apenas forrageiam (Pope, 2005). Dessa maneira o contexto social em que o caranguejo está inserido tem o poder de exercer alterações temporais e estruturais no comportamento de aceno (Rorato et al., 2017; Perez & Backwell, no prelo).

O grau de intensidade e elaboração interespecífica do comportamento de aceno também está sob seleção (DeRivera & Vehrencamp, 2001; How, Zeil & Hemmi, 2009; Rorato *et al.*, 2017; Perez & Backwell, 2017). As espécies de caranguejos chama-maré se dividem em duas principais categorias que diferem neste nível de seleção (Crane, 1975; How *et al.*, 2009; Perez *et al.*, 2012). Na primeira, a fêmea sai em busca de machos para copular e escolhe seu parceiro de acordo com a demanda de machos disponíveis (Pope, 2005). Nesse caso, existe uma maior pressão seletiva (DeRivera & Vehrencamp, 2001). Estas espécies apresentam acenos circulares e mais elaborados (Crane, 1975; How *et al.*, 2009) e várias evidências apontam preferências das fêmeas por elementos particulares destes sinais de corte, como liderança e velocidade de movimento (Oliveira & Custódio, 1998; Backwell, Jennions, Christy, & Passmore, 1999; Murai & Backwell, 2006; Perez & Backwell, 2017). A segunda, os machos deixam seus

territórios e saem a procura das fêmeas para copular. Neste caso, as fêmeas possuem seus territórios e a seleção sexual é mais amena, sendo o comportamento de aceno raramente voltado para corte e mais presente durante disputas territoriais. Nestes casos a pressão seletiva atua na direção da fêmea (Salmon & Zucker, 1988).

Para melhor entendimento sobre a transmissão do aceno como um sinal visual dos caranguejos, é importante um mínimo embasamento sobre sua ecologia visual e adaptações para zonas entre-marés (Land & Layne, 1995; Zeil & Al-Mutairi, 1996). Esses animais possuem um campo de visão panorâmica (360 graus), porém suas estruturas oculares, não permitem a eles uma boa formação e processamento de imagens e formatos. Essa falta de resolução comparada com sua alta amplitude de visão é compensada com a eficaz detecção de movimento (Zeil, Nalbach, & Nalbach, 1986). Existe apenas uma pequena faixa de nitidez que se concentra em uma linha horizontal do campo de resolução visual situada próxima a linha do horizonte. Essa faixa é de pequena angulação de maneira que o campo geral de visão desses caranguejos pode ser classificado em dois hemisférios separados por essa interface de resolução. Supõe-se que essa faixa de boa resolução seja utilizada para o contexto social, como exemplo no reconhecimento de coespecíficos (Detto, Backwell, Hemmi, & Zeil, 2006).

Ao analisar a percepção visual destes animais perante os acenos, evidencia-se que os acenos teriam evoluído como uma armadilha sensorial (Zeil *et al.*, 1986; Christy, 1995; Oliveira & Custodio, 1998; Burford, McGregor, & Oliveira, 2000). Assim como na presença de predadores, o aceno costuma passar pela a linha do horizonte (de boa resolução) do receptor do sinal visual de forma a instigar um estado de alerta e chamar sua atenção. Com especial atenção no contexto de corte em espécies, as quais existe uma influência acentuada da seleção sexual, o macho ao acenar demonstra sua localização (Perez, Christy, & Backwell, 2016) e sua qualidade (Backwell *et al.*, 1999). Dessa forma algumas espécies desenvolveram alta precisão na capacidade de produção e detecção de acenos ao ponto que fêmeas escolhem machos que lideram os sinais (Kahn *et al.*, 2014). Consequentemente, este cenário gera alta competição entre machos por liderança. Esse processo competitivo é explicado como um mecanismo que faz com que os

indivíduos tendam a liderarem os acenos no grupo. Chegando em seu limite de produção, acenos em sincronia são atingidos (Greenfield, Tourtellot, & Snedden, 1997). O sincronismo seria um epifenômeno, ou seja, uma consequência e não causa principal chamado de efeito da precedência (Greenfield *et al.*, 1997; Greenfield & Roizen, 1993).

A investigação do fenômeno de sincronia por si só é um grande desafio. Acompanhar e comprovar o sincronismo em uma espécie em questão exige um extenso trabalho de observação e manipulação de contextos sociais (Rorato, Araujo, Perez, & Pie, 2017). A questão evolutiva da sincronia se torna mais enigmática pois temos poucos estudos que comprovaram a sincronia, uma pequena parcela de cinco espécies: *Leptuca leptodactyla*, *L. saltitanta*, *Austruca mjoeberji*, *A. annulipes* e *A. perplexa*, da cerca de 106 espécies do grupo. Além disso, as espécies que apresentam o comportamento sincrônico não co-ocorrem. Dessa forma, uma vez que existe uma grande diversidade de acenos particulares de cada espécie, muitas questões podem ser formuladas sobre o porquê de somente algumas sincronizarem e quais mecanismos podem estar agindo por trás deste fenômeno. Poderíamos prever a sincronia de acordo com o formato espécie-específico do aceno? O efeito da precedência seria um mecanismo suficiente para acarretar o sincronismo?

A modelagem matemática e simulação computacional vem sendo bem sucedida no entendimento, não somente de processos ecológicos do comportamento de grupo, mas de diversas outras áreas, como na biologia evolutiva (Grimm *et al.*, 2010; Sumpter, 2006). A formulação de modelos permite a obtenção de resultados pela união do conhecimento teórico com o empírico, de maneira rápida e eficaz. Estes promovem o teste de hipóteses pela fácil manipulação de seus parâmetros, que por sua vez, muitas vezes são resumidos e representados por um simples termo matemático (Levins, 1966). A aplicação de modelagem para o entendimento dos mecanismos que agem por trás do comportamento sincrônico em caranguejos chama-maré foi introduzido recentemente por um modelo totalmente teórico de espaço explícito, o qual simulava questões como o do tamanho do grupo com a complexidade do aceno (Araujo, Rorato, Perez, & Pie, 2013). Contudo, ainda é

necessário o aprofundamento destas questões, visto a grande diversidade de acenos e de comportamentos de grupo entre as espécies.

O presente trabalho pretende demonstrar alguns mecanismos que podem influenciar no fenômeno da sincronia nesses caranguejos e tentar responder algumas das questões apresentadas anteriormente, embasado na diversidade de acenos. Dessa maneira realizamos os seguintes procedimentos. 1) Caracterizamos as complexidades espaciais e temporais dos acenos utilizando métodos de análises de sistemas dinâmicos com as séries temporais reais de 32 espécie de caranguejos 2) Elaboramos um modelo que simula o efeito da precedência utilizando séries de acenos para obter uma probabilidade de sincronia para cada espécie 3) Verificamos as relações entre a porcentagem de sincronia encontrada no modelo e os valores de complexidade obtidos, a fim de entender as relações entre a complexidade do comportamento e o sincronismo. Estes procedimentos foram realizados com o intuito de encontrar os principais mecanismos do comportamento sincrônico a fim de compreender como somente uma parcela de espécies apresenta o comportamento em condições naturais.

2. CAPÍTULO ÚNICO

SINCRONISMO E COMPLEXIDADE DE ACENOS EM CARANGUEJOS
“CHAMA-MARÉ”

3. RESUMO

O comportamento sincrônico é observado em diversos sistemas biológicos. Em sinais de cortejo o sincronismo foi evidenciado em mecanismos de vocalização, luminescência, entre outros. Os machos de algumas espécies de caranguejos chama-maré (Decapoda: Ocypodidae), são um exemplares de sinais de movimentos sincronismos conspícuos para o cortejo. Estes possuem uma garra cinco vezes maior do que a outra a qual costumam movimentar na forma de acenos como sinais de corte e defesa de território, estes acenos são padronizados e espécie-específicos. Poucos são os estudos empíricos acerca da evidência de sincronismo dos acenos destas espécies. Uma possível explicação para o sincronismo neste gênero é o efeito de precedência: tentativa do indivíduo de liderar o aceno, sinal interpretado como atraente para a fêmea. Estudos apontam que a variação intraespecífica e intraindividual no formato dos acenos esteja por trás dos mecanismos que favorecem tal sincronismo nestas espécies. Neste trabalho utilizamos dados de filmagem dos acenos de 32 espécies de caranguejos, das quais quatro fazem parte do grupo que sincroniza. Elaboramos um algoritmo que simula o efeito da precedência e gera medidas de probabilidade de sincronia, simulando dois indivíduos da mesma espécie acenando. Em seguida, classificamos o aceno das espécies de acordo com sua complexidade morfológica, para tal utilizamos a Análise de Quantificação de Recorrência (RQA) da qual extraímos oito medidas que em conjunto formam a complexidade. Pudemos evidenciar pelo modelo que o efeito de precedência não é o único mecanismo responsável pelo sincronismo das espécies. As correlações entre os resultados da modelagem para cada espécie com as medidas extraídas da RQA suportam a hipótese de que com o aumento das variações intraespecíficas e intraindividuais dos acenos desfavorecem o sincronismo.

Palavras-Chave: Formato dos acenos. Variação intraespecífica e intraindividual. Efeito da precedência. RQA. Modelagem matemática.

4. ABSTRACT

Synchronous behavior is observed in several biological systems. As courtship signals this is found in mechanisms of vocalization, luminescence, among others. The males of the fiddler crab species (Decapoda: Ocypodidae) are a unique example of conspicuous courtship signals. They have a claw five times bigger than the other, which usually moves in the form of waves like for courtship and defense of territory, these waves are standardized and species-specific. There are few empirical studies on the timing evidence of the waves of these species. One possible explanation for synchrony is the precedence effect: the individual's attempt to lead the wave, which are appealing to the female. Studies indicate that the intraspecific and intraindividual variation in the waveform influence on the synchrony in these species. In this work we use data of filming the wave of 32 species of crabs, of which four present wave synchrony. We first developed an algorithm that simulates the precedence effect and generates measures of probability of synchrony for each species by simulating two individuals of the same species waving together. Following, we classify the wave morphological complexity of each species by using the Recurrence Quantification Analysis (RQA) from which we extracted eight measures that together represent wave complexity. We were able to show that the precedence effect is not the only mechanism responsible for synchrony emergence. The correlations between the probability of synchrony of each species and the measurements taken from the RQA generally support the hypothesis that higher wave complexity and intraspecific and intraindividual variations lower the ability of a species to present synchrony.

Keywords: Shape of waves. Intraspecific and intraindividual variation. Precedence effect. RQA. Mathematical modeling.

5. INTRODUÇÃO

Atualmente, está em ascensão o interesse na pesquisa acerca do comportamento sincrônico em grupos, envolvendo diversas áreas como a biologia, engenharia, matemática e física (Sugden, 1989; Couzin, 2007). Na natureza, o comportamento sincrônico é relatado nos mais diversos níveis, desde organização ao nível molecular, como o de compostos surfactantes em interfaces sólidas e líquidas (Gaub & Manne, 1997), ao nível celular, como na organização de proteínas e lipídios no tecido de suas membranas (Singer 1974; Liu *et al.*, 2000), até ao nível de organismos, como formigas que sincronizam seus turnos de atividade e descanso para aumentarem a produtividade da colônia (Cole, 1992). A sincronia pode ser definida como um estado ou condição em que dois ou mais eventos em um instante de tempo entram em sintonia, podendo estes, estar relacionados entre si, ou não (Marwan, Carmen Romano, Thiel, & Kurths, 2007). O que permite a existência do ato de sincronizar, seria a capacidade com que sujeitos ao sincronismo se alinham para desempenhar a ação ou movimento de maneira coordenada (Sumpter, 2006). Como exemplo, podemos citar o nado sincronizado de peixes ou o voo de um grupo de aves (“flocks”). O conjunto de indivíduos coordenados reagem de maneira que se um indivíduo realiza um movimento rápido de esquiva, os vizinhos mais próximos o acompanham instintivamente, causando um efeito em cadeia ou “onda” (Couzin, 2009).

A sincronia ao nível de organismos está ligada ao tamanho do grupo e às variações dos indivíduos que compõe o grupo. Estes são importantes aspectos que permitem a formação da sincronia, uma vez que deve haver um sacrifício da individualidade para permitir o alinhamento com os demais indivíduos do grupo (Herbert-Read, 2013). Dessa forma, grupos maiores consequentemente precisam uma maior abdicção de padrões individuais para o alinhamento. Então, o sincronismo é desfavorecido com o aumento do grupo, bem como maior variação nos padrões individuais (Hoare, Couzin, Godin, & Krause, 2004; Araujo, Rorato, Perez, & Pie, 2013). Um bom exemplo, análogo aos comportamentos humanos

pode ser visto em algumas culturas do leste europeu, onde a plateia alinha os sons emitidos pelas palmas resultando em sincronia (Neda, 2000a; Neda, 2000b). Este processo se dá pelo aumento ou atraso nos períodos das palmas individuais para o alinhamento com o grupo, sinal que é interpretado como símbolo de apreciação. Porém, no momento em que as palmas estão sincronizadas a emissão sonora do conjunto se torna menor. Dessa forma a plateia tenta aumentar a frequência das palmas. Como consequência, o sincronismo é perdido, já que com padrões mais complexos (maior frequência de aplausos) maior dificuldade em sincronizar (Neda, 2000a). Portanto, a larga variação individual na capacidade de aplaudir em maiores frequências impede o alinhamento entre indivíduos.

O fenômeno sincrônico se torna ainda mais intrigante quando este vem atrelado ao comportamento de corte. Como cortejo esse é observado em diversos grupos filogenéticos, como em vagalumes (Buck, 1988), gafanhotos (Greenfield & Roizen, 1993) peixes (Partridge, 1982) e nos chama-maré (Backwell et al., 1998). Teorias sobre a origem e significado adaptativo do comportamento sincrônico em grupos são formuladas a partir das mais diversas abordagens (Herbert-read, 2017; Ravignani, Bowling, & Fitch, 2014). Sobre a adaptação desses sinais de corte duas principais hipóteses são válidas. A primeira hipótese foca na cooperação como causa deste fenômeno, associando o sincronismo como estratégia para atrair as fêmeas para o grupo sendo que todos os machos são beneficiados (Antonioni & Cardillo, 2017; Greenfield, 2008). Sob esta hipótese, cortejos em sincronia também podem atenuar as chances de um macho ser atacado por predadores durante a corte, seguindo a linha de raciocínio do “Rebanho egoísta” (Hamilton, 1971; Reaney, Sims, Sims, Jennions, & Backwell, 2008; Rorato, Araujo, Perez, & Pie, 2017). A segunda hipótese, a hipótese da precedência, foca na competição como fator que favorece o sincronismo, em que machos disputam para tomar a liderança dos sinais de corte e aumentar as chances em atrair fêmeas (Greenfield, 1994). Esse processo competitivo é explicado como um mecanismo que faz com que os indivíduos tendam a sinalizar cada vez mais rápido. Chegando em seu limite, o sincronismo é atingido em grupos de indivíduos vizinhos. Nesta hipótese, o sincronismo seria atingido espontaneamente pelo próprio ato competitivo, sendo um epifenômeno, e

consequência do alinhamento entre os indivíduos (Greenfield & Roizen, 1993). A hipótese competitiva é a mais aceita para a explicação do sincronismo em chama-maré entre pesquisadores, devido aos sistemas de acasalamentos dos mesmos (Reaney *et al.*, 2008).

Acredita-se que machos de caranguejos chama-maré entram em sincronia através da competição por liderança e atração de fêmeas (Pope, 2005; Backwell, Jennions, Wada, Murai, & Christy, 2006). Estes organismos representam o único caso confirmado em que a sincronia de sinais de corte se dá através do movimento de uma parte do corpo e sob a luz refletida (Backwell, Jennions, Passmore, & Christy, 1998). Machos apresentam uma de suas garras que pode chegar a ter até cinco vezes o tamanho da outra (Rosenberg, 2002). Durante a corte, machos acenam com a garra avantajada podendo entrar em sincronia com machos vizinhos. Os acenos são compostos por movimentos verticais e horizontais, padronizados e característicos de cada espécie (Figura 4). Portanto, existe uma particularidade no formato do aceno como sendo uma assinatura ao nível interespecífico caracterizando uma ampla diversidade de formatos nos sinais entre espécies de caranguejos chama-maré (Crane 1975; Rosenberg 2001, How *et al.*, 2009; Perez, Rosenberg, & Pie, 2012).

FIGURA 4. DIVERSIDADE ESPÉCIE-ESPECÍFICA DE ACENOS DE CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ REPRESENTADOS PELAS ESPÉCIES, DA ESQUERDA PARA A DIREITA, *AUSTRUCA MJOEBERGI*, *UCA MARACOANI* E *LEPTUCA URUGUAYENSIS*.



Foto: Daniela M. Perez.

Devido sua diversidade de sinais, caranguejos chama-maré são modelos ideais para a investigação de como diferentes padrões comportamentais permitem o surgimento de fenômenos sincrônicos. Até o momento a presença de sincronia foi

confirmada em somente cinco de aproximadamente 106 espécies descritas no grupo: *Austruca annulipes*, *A. mjoerberji*, *A. perplexa*, *Leptuca leptodactyla* e *L. saltitanta*. Coincidentemente, o nível de seleção sexual nessas espécies é considerado elevado levantando a hipótese de que a competição pela atração de fêmeas poderia ter moldado estes sinais visuais levando as espécies ao comportamento sincrônico (Backwell, Jennions, Passmore, & Christy, 1998; Reaney *et al.*, 2008; Kahn, Holman, & Backwell, 2014; Rorato *et al.*, 2017).

Apesar destes sinais serem estereotipados ao nível interespecífico, os caranguejos chama-maré também possuem variações individuais em seus acenos (Jordão, Curto, & Oliveira, 2007). Essas variações podem estar ligadas ao contexto social em que o caranguejo está inserido e estímulos ambientais que o mesmo recebe em determinados momentos (Pope, 2005; Perez & Backwell, no prelo). Como mencionado anteriormente, variações comportamentais ao nível de indivíduos interferem negativamente em sistemas sincronizados (Couzin, 2007; Herrbert-Read, 2013). De fato, em caranguejos chama-maré, o aumento de indivíduos no grupo interfere negativamente no sincronismo (Araujo, Rorato, Perez, & Pie, 2013), sugerindo que em grupos maiores, maior seria a dificuldade de alinhamento entre indivíduos, devido a suposta alta variação interindividual (Rorato *et al.*, 2017).

Desta forma, sugerimos que os padrões e variações dos acenos em chama-marés podem alterar a capacidade de emergência do sincronismo. No presente trabalho, nós propomos pela primeira vez investigar como tais variações no formato do aceno afetam seus sistemas sincrônicos. Para isso, utilizamos séries temporais de acenos de aproximadamente um terço das espécies conhecidas desses caranguejos, filmadas em regiões conhecidas pela alta diversidade de espécies (Crane, 1975), sendo que quatro dessas espécies apresentam o sincronismo comprovadamente. Elaboramos um modelo que simula o efeito da precedência, embasado nas séries reais obtidas, e fornece uma probabilidade de sincronia para cada simulação e uma porcentagem de sincronia para cada espécie. Juntamente, aplicamos nestas séries a análise de quantificação de recorrência (RQA) (Zbilut, 1992), com o intuito de mensurarmos a variação intraespecífica e intraindividual da morfologia dos acenos. A análise nos permitiu a extração de 8 métricas, que juntas

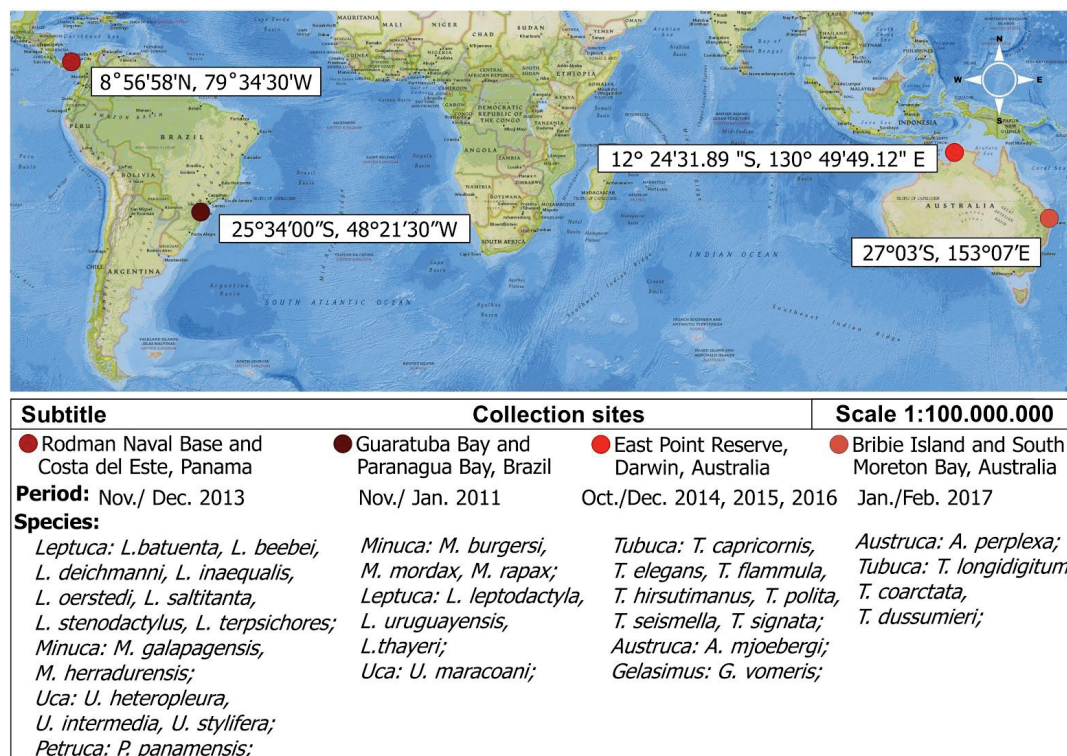
assumimos como sendo a complexidade espacial e temporal dos acenos. Buscamos como os diferentes padrões de complexidade encontrados em cada espécie se relacionam em uma Análise de Componentes Principais (PCA). Por fim, encontramos relações entre a porcentagem de sincronia de cada espécie e as métricas de complexidade de seus acenos. A partir dessa abordagem, temos como fundamental objetivo do trabalho encontrar mecanismos detrás do comportamento sincrônico (em uma abordagem competitiva com foco no efeito da precedência), atrelando-os à complexidade do aceno.

6. MATERIAIS E MÉTODOS

6.1 Espécies e local de estudo

Os caranguejos chama-maré são comuns em estuários de zonas tropicais, subtropicais e temperadas (Crane 1975, Christy & Salmon, 1984). Obtivemos um banco de dados da representação dos acenos de 32 espécies, o que equivale a aproximadamente um terço de todas as espécies conhecidas (Shih *et al.*, 2016). A lista de espécies e locais de coleta estão indicados na figura 5 (QGIS 2.18 Team Developer, 2017).

FIGURA 5. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E DATA DE AMOSTRAGEM DAS ESPÉCIES DE CHAMA-MARÉ INCLUÍDAS NO PRESENTE TRABALHO.



6.2 Filmagem

Todas as filmagens foram realizadas durante períodos de maior atividade reprodutiva. Foram registrados 10 exhibições de acenos de cinco machos ativos de cada espécie. Com uma câmera de vídeo (Panasonic SDR-H40 ou JVC GZ-EX355BAA) colocada diretamente acima do caranguejo por um tripé de 90cm de altura e um espelho (40x20cm) colocado próximo a sua toca formando um ângulo de 50 graus com o solo. O espelho refletiu uma imagem horizontal do animal para a câmera, fornecendo informações sobre a dimensão y (altura do aceno) do indivíduo acenando. Todos os animais foram filmados em terrenos mais planos para evitar problemas de trigonometria na digitalização dos acenos.

6.2.1 Caracterização do aceno

Algumas espécies apresentam movimentos únicos bem definidos, enquanto outras, movimentos de elevações subsequentes que formam uma série de pequenos

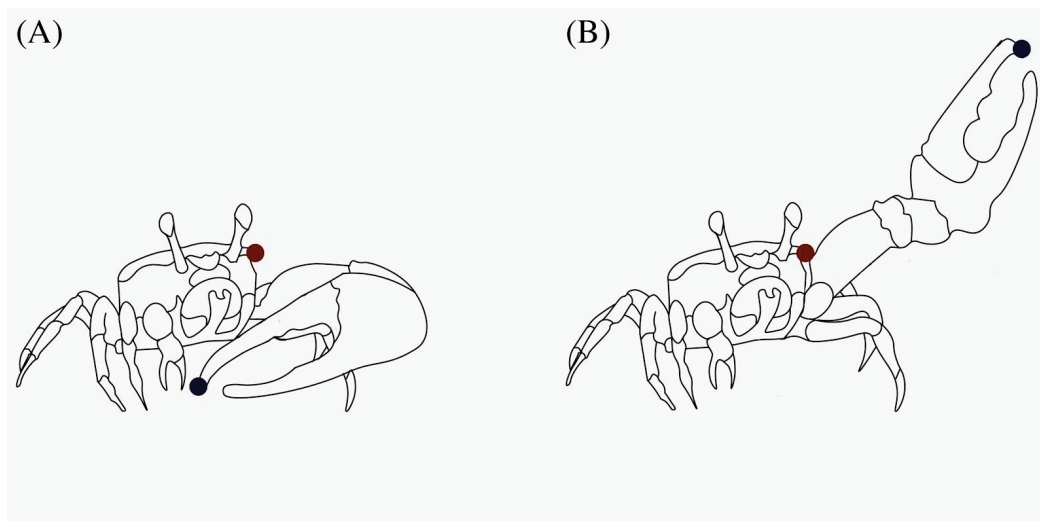
acenos. A caracterização do aceno de cada espécie foi baseada na literatura e observações de campo (Crane, 1975). Um aceno é considerado a exibição com a garra principal para qualquer período de atividade contínua com a garra e postura elevada do corpo durante o display (Crane, 1957). Além disso, observamos se os acenos são segregados por intervalos mais longos em comparação com os intervalos entre as elevações em série.

6.2.2 Digitalização

Os acenos filmados foram analisadas imagem a imagem em uma frequência de 30 imagens por segundo usando o software VIDEOPOINT (Vernier Software) e Digilite criado em MATLAB (The MathWorks, Inc., Natlick, MA, EUA) por Jan Hemmi e Robert Parker. Para tal, foram marcados dois pontos (coordenadas das imagens) de referência, um na lateral da carapaça da maior garra e outro na ponta da garra, esses pontos foram mantidos durante toda a série de imagens do aceno (Figura 6), obtendo assim o deslocamento vertical (eixo y) da garra. É importante ressaltar que o número de imagens de um aceno pode variar de acordo com a duração do movimento. Portanto, daqui em diante, usaremos o termo *pontos* como o número de imagens que um aceno possui.

Alguns indivíduos filmados mudaram suas orientações durante a exibição do aceno gerando distorções na trajetória capturada. Registramos este deslocamento angular e corrigimos quaisquer distorções para cada ponto gravado usando matrizes de rotação seguindo a metodologia de Monteiro & Reis (1999).

FIGURA 6. REPRESENTAÇÃO DA DIGITALIZAÇÃO DO MOVIMENTO DE ACENO EM DOIS MOMENTOS



(A) em repouso e (B) durante o momento de maior amplitude. Pontos em azul seguem a movimentação da garra no tempo enquanto pontos em vermelho na carapaça estabelecem uma referência para o movimento da garra em relação ao corpo. Fonte: Daniela M. Perez

6.3 Normalização de altura

Realizamos uma normalização na altura nos dados brutos das séries temporais como premissa da análise de caracterização da complexidade dos acenos posteriormente empregada (seções 5 e 6). Cada aceno foi normalizado separadamente, sendo que o vale e o cume (ponto mais baixo e mais alto dos acenos) de cada aceno é igual a -1 e 1, respectivamente. Essa normalização padroniza a altura do aceno.

As transformações procederam-se da seguinte maneira: Para cada aceno de um indivíduo foram encontrados o máximo (y_{Max}) e o mínimo (y_{Min}) da altura (relativa ao eixo y). O valor de uma altura de aceno (y_i) foi normalizado para \bar{y}_i seguindo o seguinte cálculo:

$$\bar{y}_i = \frac{2y_i - y_{M\acute{a}x} - y_{M\acute{i}n}}{y_{M\acute{a}x} - y_{M\acute{i}n}} \quad (1)$$

onde i é o i -ésimo valor de y , $y = \{y_1, y_2, \dots, y_i, \dots, y_N\}$. Observe que se $y_i = y_{M\acute{a}x}$ teremos que $\bar{y}_i = 1$, assim como se $y_i = y_{M\acute{i}n}$ teremos $\bar{y}_i = -1$. Qualquer outro valor de y resultará em $-1 < \bar{y}_i < 1$.

6.4 Normalização do tempo

Reconhecemos que os componentes temporais dos acenos filmados podem ter sofrido influência do ambiente e estado motivacional dos indivíduos durante a filmagem (Doherty, 1982; Jordão *et al.*, 2007). Desta forma, variações temporais decorrentes deste fator foram neutralizadas com a abordagem de normalização temporal, sem que fosse alterado o formato do aceno. Os formatos dos acenos de uma espécie, no entanto, são mais consistentes e estereotipados, apresentando padrões que são claramente distintos entre espécies (Crane, 1957; Jordão *et al.*, 2007, How *et al.*, 2009). Desta forma, ainda esperamos encontrar significantes variações inter e intraespecíficas nos acenos. Normalizamos as séries temporais de todos os indivíduos e espécies de forma que todos tivessem um mesmo número de pontos. Após as normalizações, nossas interpretações serão relativas ao formato/desenho do acenos.

Para realizar a normalização temporal foi necessário encontrar qual a maior série temporal dentre todos os indivíduos e espécies (n_{max}) e em seguida acrescentar pontos para todas as demais séries deixando-as com o mesmo comprimento (Figura 7).

Para a inserção de pontos em cada série temporal recalculamos todos os pontos mantendo o intervalo temporal entre eles. Os novos intervalos temporais foram calculados da seguinte forma:

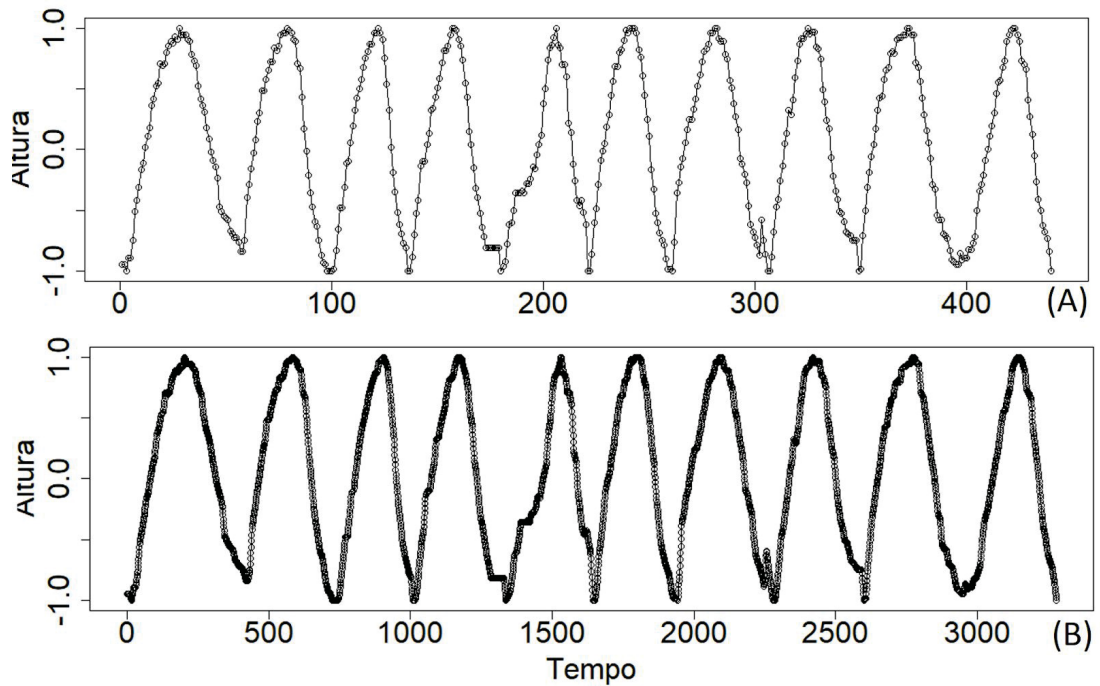
$$\Delta t = \frac{n-1}{n_{max}-1}, \quad (2)$$

sendo n o número de acenos da série considerada. Posteriormente recalculamos os novos valores de altura (\hat{y}):

$$\hat{y}_j = \bar{y}_i + (\bar{y}_{i+1} - \bar{y}_i)(t_j - t_i), \quad (3)$$

sendo \hat{y}_j o j -ésimo valor da normalização calculado para o tempo $t_j = (j - 1)\Delta t$, \bar{y}_i equivale ao i -ésimo valor da série normalizada na altura (eq.1) $i = \text{floor}(t_j)$ sendo que a função *floor* resulta na parte inteira de t_j . A figura 7 ilustra duas séries temporais de um mesmo indivíduo antes e depois da normalização temporal. (Para a análise das séries temporais normalizadas de todas as espécies vide o material suplementar no ANEXO II)

FIGURA 7. EXEMPLO DA NORMALIZAÇÃO APLICADA.

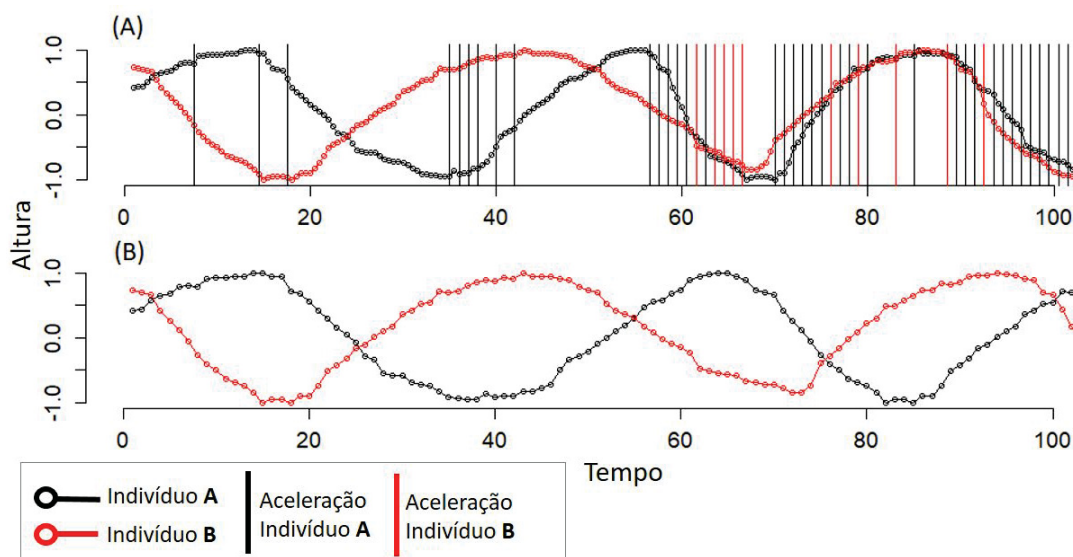


(A) Série temporal de um indivíduo da *Leptuca leptodactyla*, série somente com a normalização da altura, \bar{y} (eq.1). (B) Série com a normalização da altura e tempo, \hat{y} (eq.2).

6.5 Modelo de sincronismo

Para simular o efeito da precedência utilizamos como ferramenta a modelagem matemática. Elaboramos um algoritmo que utiliza as séries temporais dos 10 acenos de cada espécie. Diferente do modelo proposto por Araújo (2013), este foca no efeito da precedência, portanto utiliza séries temporais reais e simula a competição entre apenas dois indivíduos sem explicitar a posição espacial dos indivíduos. Partimos do princípio de que indivíduos que estão “atrasados” poderiam dobrar a sua velocidade em um instante de tempo. Contudo esse aumento na velocidade só é condição quando os dois indivíduos estão no mesmo sentido do aceno (ambos no movimento de subida ou descida). Quando em alternância (um no movimento de subida e outro no de descida), assumimos que não existe um líder. O mesmo acontece se eles estiverem no mesmo instante do aceno, ou seja ambos estariam simultaneamente em liderança (Figura 8).

FIGURA 8. ACENOS DE DOIS INDIVÍDUOS *LEPTUCA LEPTODACTYLA*.



(A) Considerando o efeito da precedência, onde as barras pretas e vermelhas representam os momentos em que o caranguejo A e o caranguejo B aumentam sua velocidade para alcançar a liderança, respectivamente. (B) Sem o efeito de precedência. Observe que tanto (A) quanto (B) começam na mesma condição inicial, porém em (A) é possível ver o sincronismo se formar.

Como para cada espécie temos filmagem de cinco indivíduos (indivíduos A, B, C, D e E, por exemplo), pudemos analisar o sincronismo entre 10 pares distintos (AB, AC, AD, AE, BC, BD, BE, CD, CE e DE). Para cada par sorteamos de forma uniforme dois pontos (i e j) dentre os n_{max} pontos para a simulação começar. A cada iteração t temos as seguintes condições para dois indivíduos A e B quaisquer:

$$\begin{aligned} t' &= t + 1 \\ \widehat{y}_A(t') &= \widehat{y}_{A i'} \\ \widehat{y}_B(t') &= \widehat{y}_{B j'} \end{aligned} \tag{4}$$

$$\begin{aligned} i' &= i + 1 && \text{se nenhum dos indivíduos acelera o aceno} \\ j' &= j + 1 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} i' &= i + 2 && \text{se A acelera o aceno} \\ j' &= j + 1 \end{aligned}$$

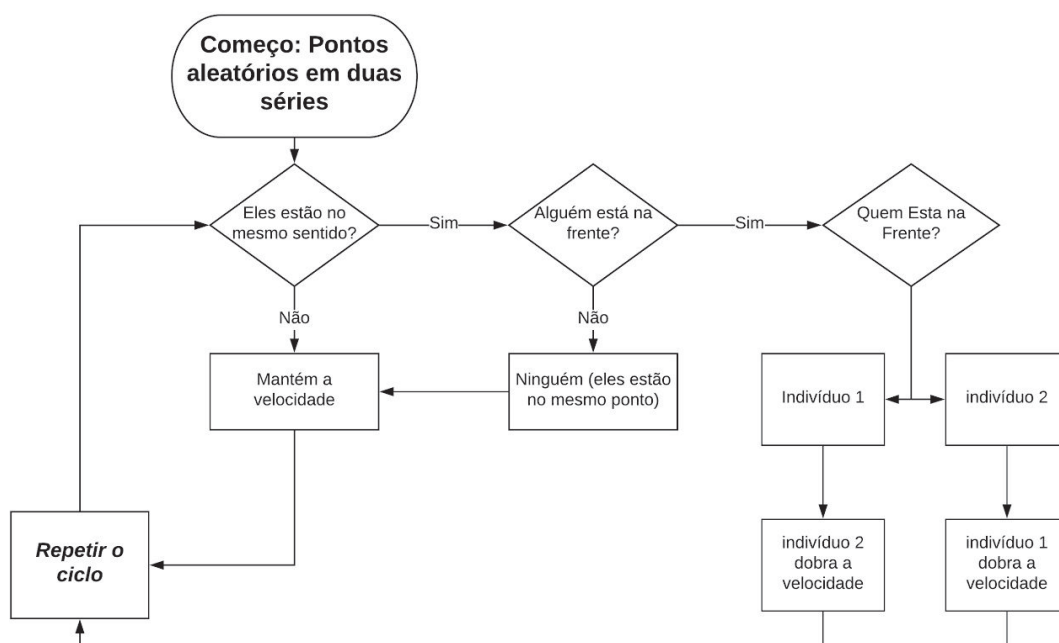
$$\begin{aligned} i' &= i + 1 && \text{se B acelera o aceno} \\ j' &= j + 2 \end{aligned}$$

a cada nova iteração temos que $t=t'$, $i=i'$ e $j=j'$. Sempre que i' e j' ultrapassam o valor n_{max} temos que $i' = i' - n_{max}$ e $j' = j' - n_{max}$ respectivamente. Isto significa que o modelo pode ser iteragido durante o tempo que desejarmos, já que quando o último ponto da série de 10 acenos é atingido, a série é recomeçada. O fluxograma da sequência de eventos desta simulação está representado na figura 9. Este processo foi repetido até que um dos indivíduos chegasse ao centésimo aceno. Para cada uma das 10 combinações de pares de indivíduos, repetimos a simulação 30 vezes (onde os valores iniciais de i e j foram variados). Para verificar se existiria diferença na capacidade de sincronizar com o passar do tempo salvamos os valores de sincronia para os vinte primeiros e os vinte últimos acenos.

Simultaneamente avaliamos a probabilidade do sincronismo acontecer ao acaso, onde o efeito da precedência seria nulo, ou seja não existiria aceleração. Este modelo nulo foi realizado para as mesmas condições iniciais e com o mesmo número de repetições do modelo com o efeito da precedência. Porém, como nesta versão não existe nenhuma interação entre indivíduos (o tempo não exerce nenhum

papel sobre a sincronia), salvamos os valores de sincronia dos vinte primeiros acenos apenas.

FIGURA 9. FLUXOGRAMA QUE REPRESENTA A LÓGICA DO ALGORITMO DE DECISÕES TOMADAS ATÉ QUE UM DOS CARANGUEJOS COMPLETE 100 ACENOS.



Cada simulação é iniciada em um ponto aleatório da série de 10 acenos do dois indivíduos e é repetida 30 vezes.

6.5.1 Sincronia

Quantificamos a sincronia de forma equivalente aos métodos empregados anteriormente (Reaney *et al.*, 2008; Rorato *et al.*, 2017). Para cada série analisada registramos os instantes de tempo onde os acenos passaram pelo ápice (valores iguais a 1). Em seguida, calculamos a defasagem temporal entre os ápices dos dois indivíduos. Esta defasagem foi transformada em uma defasagem angular e então submetemos estes valores ao teste de *Rayleigh*, o qual verifica a homogeneidade das defasagens e identifica se as defasagens estão concentradas em torno de um único valor (Zar, 1999). Esta análise é feita para cada simulação e seu resultado é binário “existe sincronização” ou “não existe sincronização” com uma confiabilidade $p = 0.05$. Para cada espécie, tivemos 10 combinações de pares de indivíduos e 30 repetições, o que gerou 300 simulações de sincronização.

Por fim, calculamos a “porcentagem de sincronia”, isto é a porcentagem de simulações em que existiu sincronização. Esta porcentagem de sincronia foi calculada para os vinte primeiros e para os vinte últimos, de um total de 100 acenos dados em uma simulação com o efeito da precedência, com o intuito de verificar se existiria influência do tempo decorrido com a sincronia. Esse cálculo também foi realizado sem o efeito da precedência, para verificar se a sincronia poderia ser um fruto do acaso. Por fim, para verificar a variabilidade dos resultados, repetimos o cálculo da porcentagem de sincronia cinco vezes (cada uma delas contendo 300 simulações, como mencionado acima) obtendo sua média e variância. Este modelo foi desenvolvido utilizando a linguagem computacional FORTRAN compilada por G95 - Project.

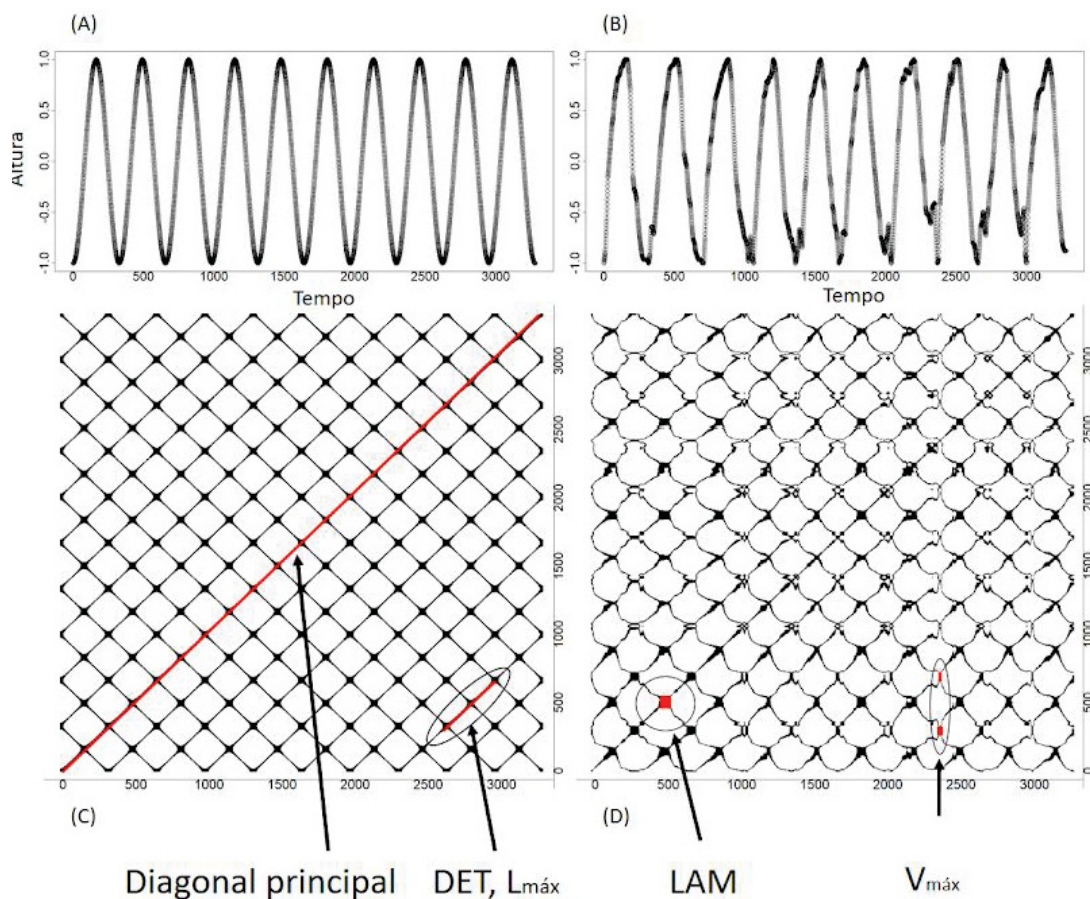
6.6 Análise de Quantificação de Recorrência (RQA)

A caracterização da complexidade dos acenos foi feita a partir da matriz de recorrência, em inglês "Recurrence Plot" (RP). A matriz de recorrência RP corresponde a uma matriz quadrada de tamanho $n_{max} \times n_{max}$ (lembrando que n_{max} corresponde ao número de pontos da série temporal normalizada ou a maior série temporal) onde cada elemento $R_{i,j}$ desta matriz pode assumir o valor 0 (zero) ou 1 (um). O elemento $R_{i,j} = 1$ se $|\hat{y}_i - \hat{y}_j| \leq r$, sendo \hat{y}_i e \hat{y}_j dois pontos da coordenada y da série normalizada na altura e no tempo, e r um parâmetro que controla a distância máxima entre pontos que serão considerados recorrentes. Se a condição não é satisfeita, $R_{i,j} = 0$. Naturalmente, se r for suficientemente grande, teremos todos os elementos da matriz iguais a 1, portanto a escolha do valor de r deve ser feita com algum critério (detalhado a seguir na seção 7). Os pontos da diagonal principal sempre são recorrentes uma vez que na diagonal principal temos $i = j$ e portanto $\hat{y}_i = \hat{y}_j$ independente do valor de r . Outra peculiaridade da matriz é o espelhamento, ou seja, o triângulo superior à diagonal principal é idêntico ao inferior, pois $|\hat{y}_i - \hat{y}_j| = |\hat{y}_j - \hat{y}_i|$ (Figura 10).

A fim de melhor compreender a matriz de recorrência, a figura 10 compara uma hipotética série temporal com uma série temporal real, ambas com a mesma quantidade de pontos (igual a $n_{max} = 3279$) e raio ($r = 0,16$). A primeira (Figura

10A), é uma matriz produzida a partir de uma série temporal senoidal que representa dez acenos simétricos, $y_i = \text{sen}(ki - \frac{\pi}{2})$, o que implica em $k = 20\pi/n_{max}$. Nota-se que esta figura possui um padrão regular, o que é resultado da periodicidade da função seno. As linhas diagonais representam que os acenos seguem exatamente a mesma sequência de pontos, o que por sua vez indica perfeita similaridade entre acenos e conseqüentemente baixa complexidade. A segunda (Figura 10B) é uma matriz da série temporal real de um indivíduo da espécie *Leptuca leptodactyla*. Pode-se claramente observar a diferença em relação a padrões de pontos recorrentes.

FIGURA 10. SÉRIE TEMPORAL SENOIDAL COM 3792 PONTOS



(A) e série temporal normalizada de um indivíduo da espécie *Leptuca leptodactyla* (3792 pontos) (B). Matrizes de recorrência da série senoidal (C) e de um indivíduo da espécie *L. leptodactyla* (D). Exemplos de algumas das métricas utilizadas, diagonal principal, DET, L_{Max} , LAM e V_{Max} .

A matriz de recorrência gera métricas de complexidade temporal ou métricas de recorrência. Estas medidas estão disponíveis no pacote R *Nonlinear*

Time Series Analysis versão 0.2.3 (Garcia & Sawitzki, 2015) e uma breve descrição destas métricas é dada na tabela 1 inspirada em Zbilut & Webber (2006) (Para análise das matrizes de recorrência de todas as espécies vide o material suplementar no ANEXO II).

TABELA 1. NOMES E DEFINIÇÕES E INTERPRETAÇÃO DAS MÉTRICAS EXTRAÍDAS DA RQA.

Métricas	Definição	Formato do aceno
Raio (r)	Parâmetro que controla a distância máxima entre pontos que serão considerados recorrentes (Similar a um intervalo de confiança)	-
Recorrência (REC)	Porcentagem de pontos recorrentes entre os acenos na matriz RP , $REC = \left(\frac{1}{N^2}\right) \sum_{i,j=1}^N R_{i,j}$	Indicativo sobre a variabilidade do aceno ao longo do tempo: Se $REC=1$, não existe variação, se $REC=0$ nenhum valor de altura é repetido.
Determinismo (DET)	Porcentagem de pontos recorrentes na matriz do gráfico que formam linhas diagonais. $\left(\sum_{l=l_{min}}^N lP(l)\right) / \left(\sum_{l=1}^N lP(l)\right)$, onde $P(l)$ é o histograma das linhas diagonais	Indica a periodicidade dos acenos;
Entropia (ENTR)	Entropia de Shannon da distribuição dos comprimentos das linhas diagonais. $ENT = - \sum_{l=l_{min}}^N p(l) \ln p(l)$	Sinaliza a presença de variabilidade de trechos periódicos;
L_{Max}	Tamanho da maior linha diagonal, $L_{max} = \max(\{l_i, i = 1 \dots N\})$	Indica do tamanho do maior trecho periódico dos acenos;
Divergência (DIV)	Inverso do comprimento da maior linha diagonal da matriz de recorrência L_{max} , excluindo o valor da diagonal principal, $DIV = 1/L_{max}$	Seu valor é o inverso do L_{max} ,
Laminaridade (LAM)	Porcentagem de pontos recorrentes que formam linhas verticais $\left(\sum_{v=v_{min}}^N vP(v)\right) / \left(\sum_{v=1}^N vP(v)\right)$	Indica a presença de pontos quase-estacionários (intervalos temporais com

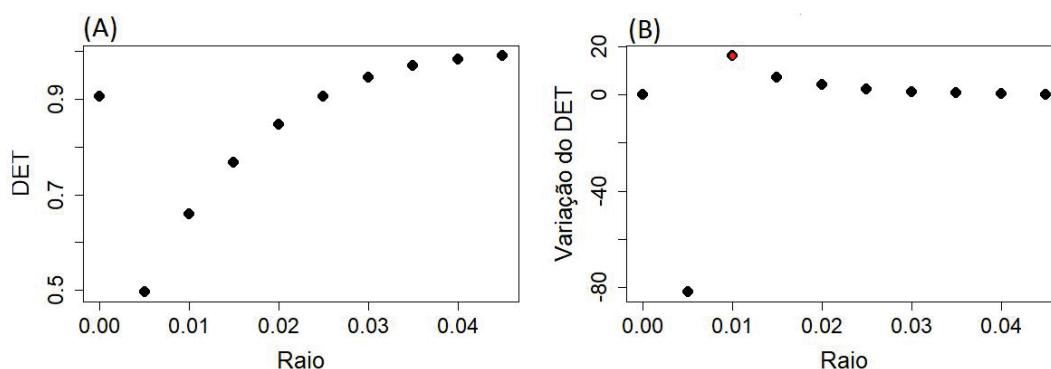
pouca variação de amplitude);

V_{Max}	Tamanho da maior linha vertical, $V_{max} = \max(\{V_{l; v = 1 \dots N_v}\})$	Indica a maior extensão de pontos quase-estacionários.
-----------	--	--

6.7 Determinação do raio

Antes de realizarmos as métricas de recorrência, precisamos escolher um valor de raio apropriado para cada indivíduo de cada espécie. Como já mencionado, o raio é fundamental para a criação da matriz de recorrência, pois ele está diretamente relacionado com o número de pontos que irão recorrer. Uma forma que tem sido utilizada para determiná-lo é considerar o valor de raio que resulta em uma maior variação do determinismo (Budzinski, Boaretto, Prado, & Lopes, 2017) (Figura 11). Para isso fizemos com que o raio variasse em unidades de 0,005 em função do determinismo, de 0 (zero), onde o número de pontos recorrentes é minimizado até o valor onde a série é considerada perfeitamente periódica (DET=1) (Figura 11A). Em seguida, para determinar o valor ideal de raio, realizamos a derivada da curva e identificamos seu ponto de inflexão (menor valor de raio para maior variação de determinismo). O raio ótimo para o primeiro indivíduo da espécie *L. leptodactyla* é representado pelo ponto em vermelho (Figura 11B) (Para análise do ponto de inflexão de todas as espécies vide o material suplementar no ANEXO II).

FIGURA 11. CURVA DA RELAÇÃO ENTRE OS VALORES DE RAIOS E O DETERMINISMO



(A) sem transformação; (B) Derivada dos valores da relação entre raio e determinismo ($\Delta DET/\Delta r$). Ponto de inflexão está indicado em vermelho com o valor do raio ótimo para o primeiro indivíduo da espécie *Leptuca leptodactyla*.

6.8 Análises estatísticas

Utilizamos a Análise de Componentes Principais (PCA) na análise de nossas séries temporais para verificar se cinco das oito métricas de recorrência (Tabela 1) podem ser simplificadas à um número reduzido de variáveis. Foram escolhidas cinco pois algumas delas apresentam alta dependência e covariância. Como aplicado anteriormente, este método provou ser útil em combinação com a RQA (Zbilut, Giuliani & Webber Jr, 1997). Como critério de escolha do número de componentes, utilizamos o método “Broken Stick”, o qual compara a variação encontrada com a esperada ao acaso. Além disso, a PCA permite avaliar agrupamentos entre estas variáveis.

Realizamos o teste de normalidade de *Shapiro-Wilk* dos dados de porcentagem de sincronia e das componentes geradas pela PCA, para aplicação em uma regressão linear em que a variável “porcentagem de sincronia” seria explicada pelas componentes principais. Pela não aderência dos valores de porcentagem de sincronia à curva normal utilizamos uma regressão linear múltipla (*Multiple Linear Regression*), esperamos que quanto maior variação intraespecífica, menor seja a chance dos indivíduos sincronizarem devido a maior variabilidade de acenos entre

os indivíduos. Realizamos também, correlações de *Pearson* das variáveis separadamente com os valores de porcentagem de sincronia. Das variáveis obtidas, oito correspondem as métricas de recorrência, duas aos escores do primeiro e segundo eixo da PCA e as demais variáveis correspondem à variância de cada variável. Estes resultados não fazem parte de nossa discussão, porém deixamos eles presentes no material suplementar (ANEXO II).

Todas as normalizações e análises (RQA, PCA, Regressão linear múltipla, *Pearson* e o teste de normalidade de *Shapiro-Wilk*) foram realizadas pelo R versão 3.3.3 (R Core Development Team, 2017) com o suporte dos pacotes *nonlinearTseries* (Garcia & Sawitzki, 2015), *stats* (R Core Development Team, 2017) e *nortest* (Gross & Ligges, 2015) respectivamente.

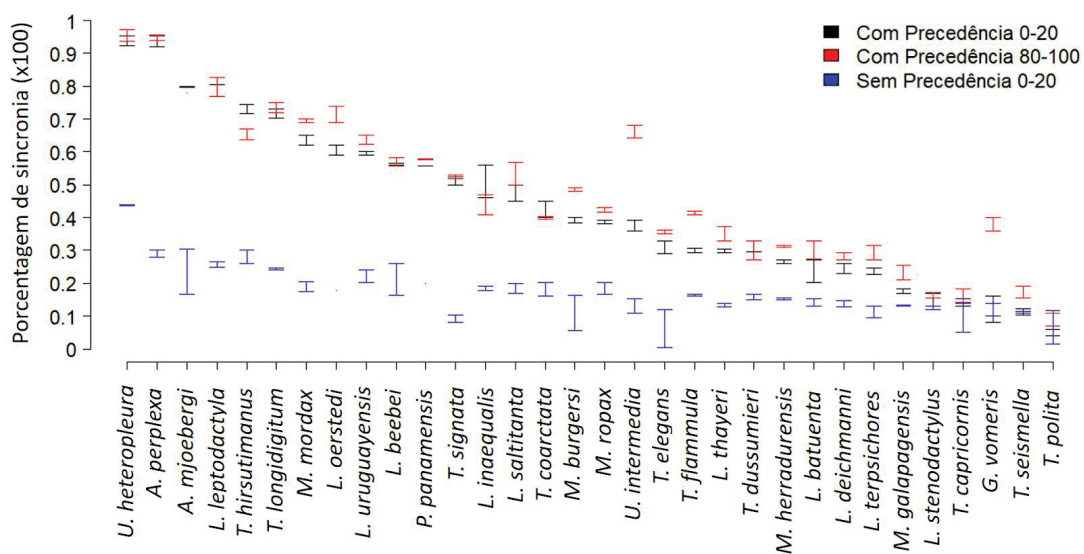
7. RESULTADOS

Os resultados da simulação para o modelo nulo (sem efeito de precedência) mostraram que a probabilidade de sincronismo ao acaso ficou em torno de 20% para praticamente todas as espécies. A exceção foi *Uca heteropleura*, que apresentou valores próximos a 45% (Figura 12). Quando o efeito da precedência é considerado, existe um aumento na probabilidade de sincronismo para a maioria das espécies (tanto para o caso que considera os 20 primeiros quanto para o caso dos 20 últimos acenos). As exceções são *Leptuca stenodactylus*, *Tubuca capricornis* e *T. polita* em que o efeito da precedência não alterou a probabilidade de sincronismo. A probabilidade de sincronismo para os casos com precedência variou entre as espécies; ao ranquear os valores de sincronismo em ordem decrescente, vimos um decréscimo contínuo que vai desde valores próximos a 100% até em torno de 15% (Figura 12). Ainda para o caso com efeito da precedência, observamos que o sincronismo foi atingido de forma rápida, uma vez que o valor encontrado para os vinte primeiros acenos foi semelhante, ou levemente menor do que os dos 20 últimos, salvo para a espécie *Tubuca hisutimanus*, em que o sincronismo foi mais intenso para os 20 primeiros acenos (Figura 12). Um aspecto importante de nossos resultados é que os valores de sincronia, com o efeito

da precedência, deram acima de 75% para três das quatro espécies que sincronizam comprovadamente em condições naturais, ocupando as quatro primeiras colocações do ranque (*Austruca mjoebergi*, *Austruca perplexa* e *Leptuca leptodactyla*). No entanto, a quarta espécie que sincroniza, *L. saltitanta*, apresentou uma porcentagem de sincronia de aproximadamente 50% (Figura 12).

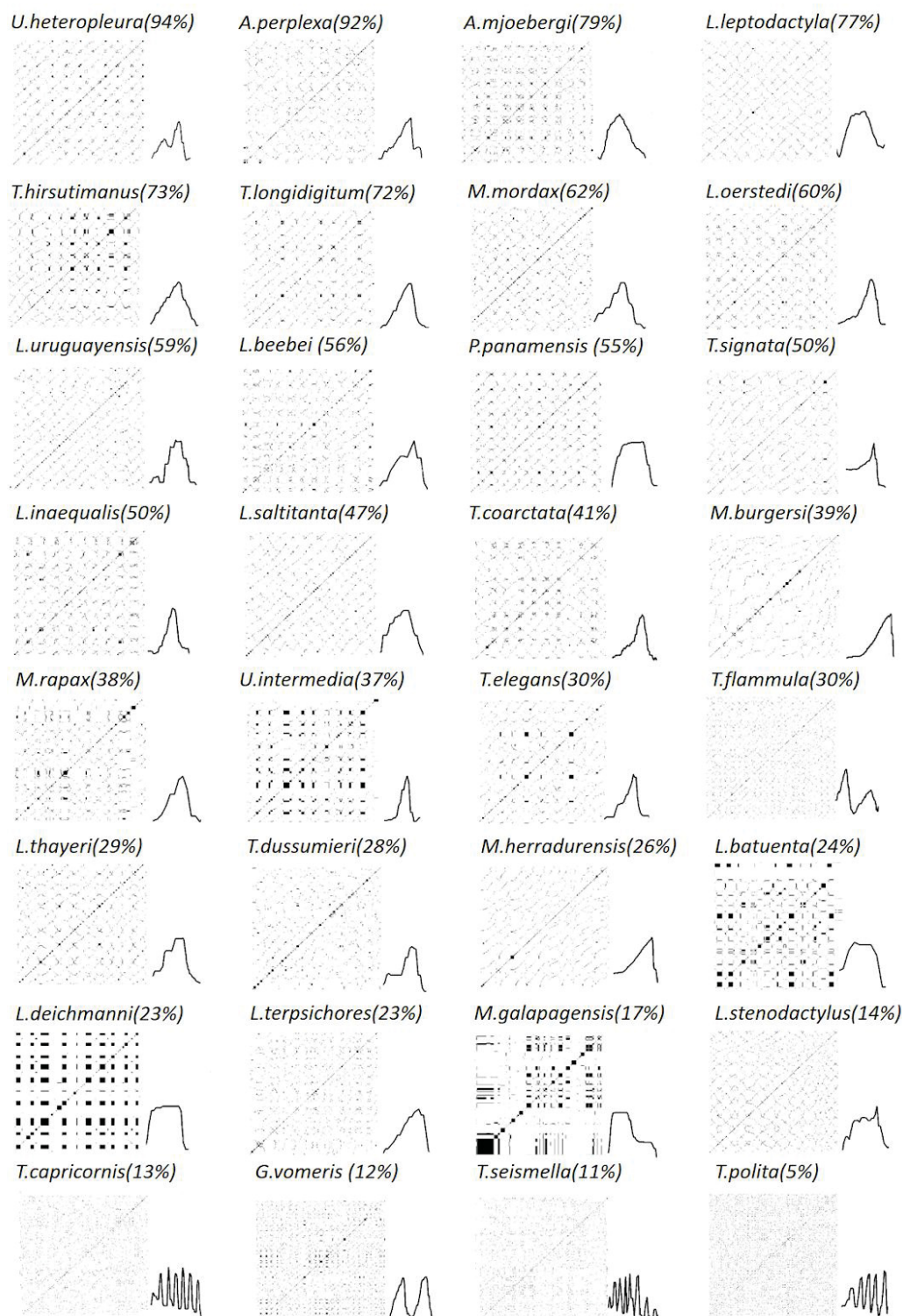
Os dados de cada um dos 5 indivíduos das 32 espécies resultaram em 160 matrizes de recorrência e 8 métricas de recorrência (listadas na Tabela 1) para cada matriz, totalizando 40 medidas por espécie (Anexo I). As espécies que possuem valores acima de 50% de probabilidade de sincronia geralmente possuem um aceno mais padronizado, um mapa de recorrência semelhante ao formato senoidal, apresentando também uma periodicidade melhor definida (comparar recorrência senoidal da Figura 10C com o das espécies Figura 13). As espécies que apresentam intervalos temporais com pouca variação de amplitude (padrão quase estacionário) durante o aceno (exemplo: *L. deichmanni* e *Minuca galapagensis*), formam manchas no gráfico de recorrência em um padrão laminar. E, as espécies que possuem acenos múltiplos subsequentes (*Gelasimus vomeris*, *Tabuca capricornis*, *T. polita* e *T. seismella*), apresentam pontos difusos no gráfico de recorrência (Figura 13). Estes dois últimos formatos de acenos são os que apresentam valores mais baixos de sincronia (menores que 20%) (Figura 12). Apesar desta aparente relação do sincronismo com a simplicidade do aceno, existem exceções, como as espécies *Austruca perplexa* e *Uca heteropleura*, que ocuparam as primeiras colocações do ranque e apresentam uma “quebra” clara no formato do aceno com dois picos bem definidos. Por outro lado, *L. terpsichores* apresenta um formato regular aparentemente, mas acabou ocupando uma das últimas posições do ranque.

FIGURA 12. INTERVALO ENTRE OS VALORES MÁXIMOS E MÍNIMOS DAS PORCENTAGENS DE SINCRONIA DA SIMULAÇÃO (DENTRE AS 5 REPETIÇÕES).



Barras em preto e em vermelho mostram o caso em que o modelo considera o efeito da precedência, enquanto que as barras em azul indicam os casos em que a sincronização aconteceria ao acaso. As barras em preto e azul referem-se aos 20 primeiros acenos enquanto que as barras vermelhas aos últimos 20 (de 80 a 100 acenos). As espécies estão ranqueadas em ordem decrescente de sincronismo para o caso com precedência e 20 primeiros acenos (barras pretas).

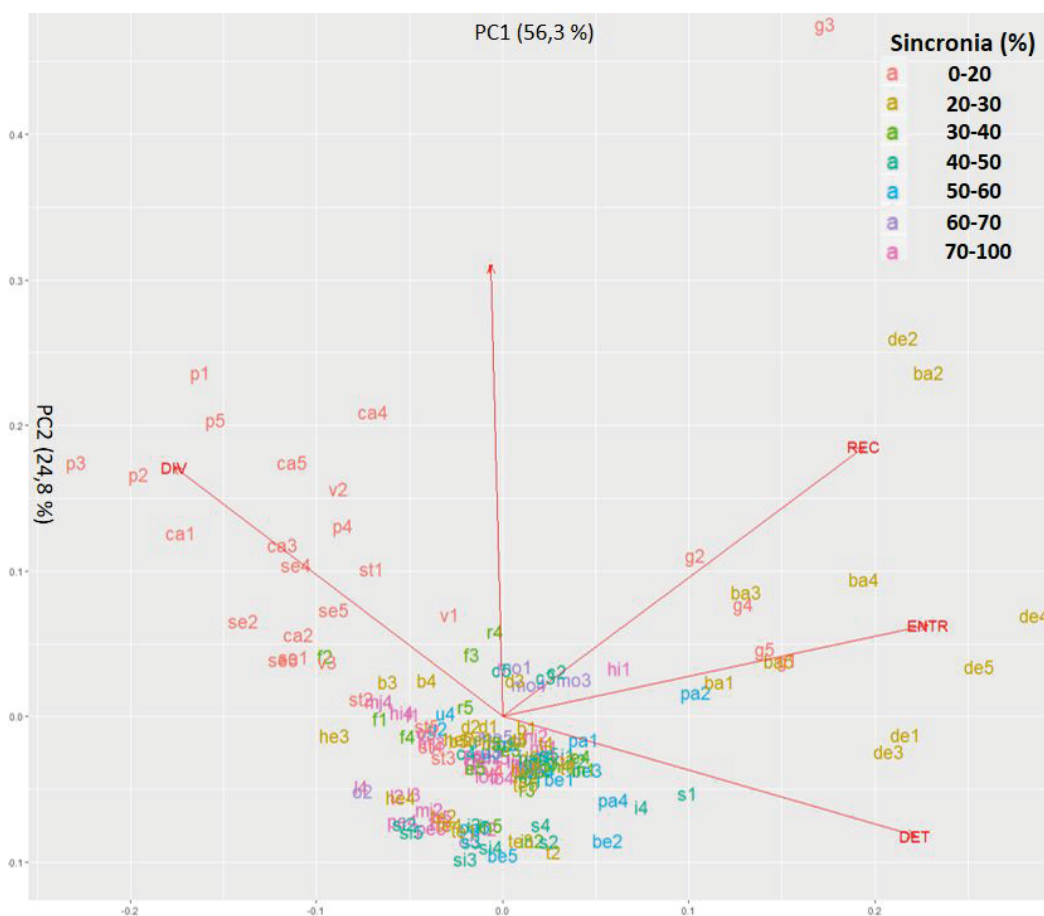
FIGURA 13. MATRIZ DE RECORRÊNCIA E FORMATO DE UM ACENO DE UM INDIVÍDUO DE CADA UMA DAS 32 ESPÉCIES.



O número entre parênteses ao lado do nome da espécie representa a média da porcentagem de sincronia de cada espécie considerando os 20 primeiros acenos na simulação (mesmo valor da média dos pontos que geraram as barras pretas da Figura 12). As espécies estão listadas em ordem decrescente de sincronia.

As métricas extraídas da RQA (Anexo I) foram selecionadas e sumarizadas pela PCA. Nota-se que as espécies que apresentam acenos subsequentes (*Gelasimus vomeris*, *Tabuca capricornis*, *T. polita* e *T. seismella*), bem como algumas das espécies que apresentam padrões quase estacionários (*Leptuca batuenta*, *L. deichmanni* e *Minuca galapagensis*) se distanciaram com maior clareza das demais espécies pela formação de grupos distintos e perceptíveis (Figura 14). Essa distinção das espécies segundo o formato de seus acenos está clara no eixo principal da ordenação, PC1, o qual representa a maior variação dos dados. Para o PC1 as métricas ENTR, DET e REC se correlacionaram positivamente (*Loadings*: 0.554, 0.537, 0.470, respectivamente) ao passo que a DIV se destacou dos demais com uma correlação negativa (*Loadings*: -0.428)(Tabela 2) o que dá indícios de que a primeira variável gerada pela ordenação está mais atrelada a periodicidade dos acenos. Com relação a variação dos dados com o PC2, nota-se que também existiu uma separação desses mesmos grupos que se formaram na PC1, porém de maneira visual mais linear e gradual. Quando comparado com a probabilidade de sincronia, as espécies citadas acima apresentaram valores maiores de probabilidade de sincronia, recebendo valores negativos na PC2, assim como espécies que apresentam o aceno mais regular receberam valores negativos na PC2. Para este eixo, as métricas que se mostraram mais correlacionadas foram o *r*. REC e DIV (*Loadings*: 0.750, 0.450, 0.415, respectivamente). (Tabela 2) o que indica maior associação com a regularidade no formato dos acenos.

FIGURA 14. ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS, ORDENANDO AS ESPÉCIES DE ACORDO COM AS MÉTRICAS SELECIONADAS E OBTIDAS NA RQA.



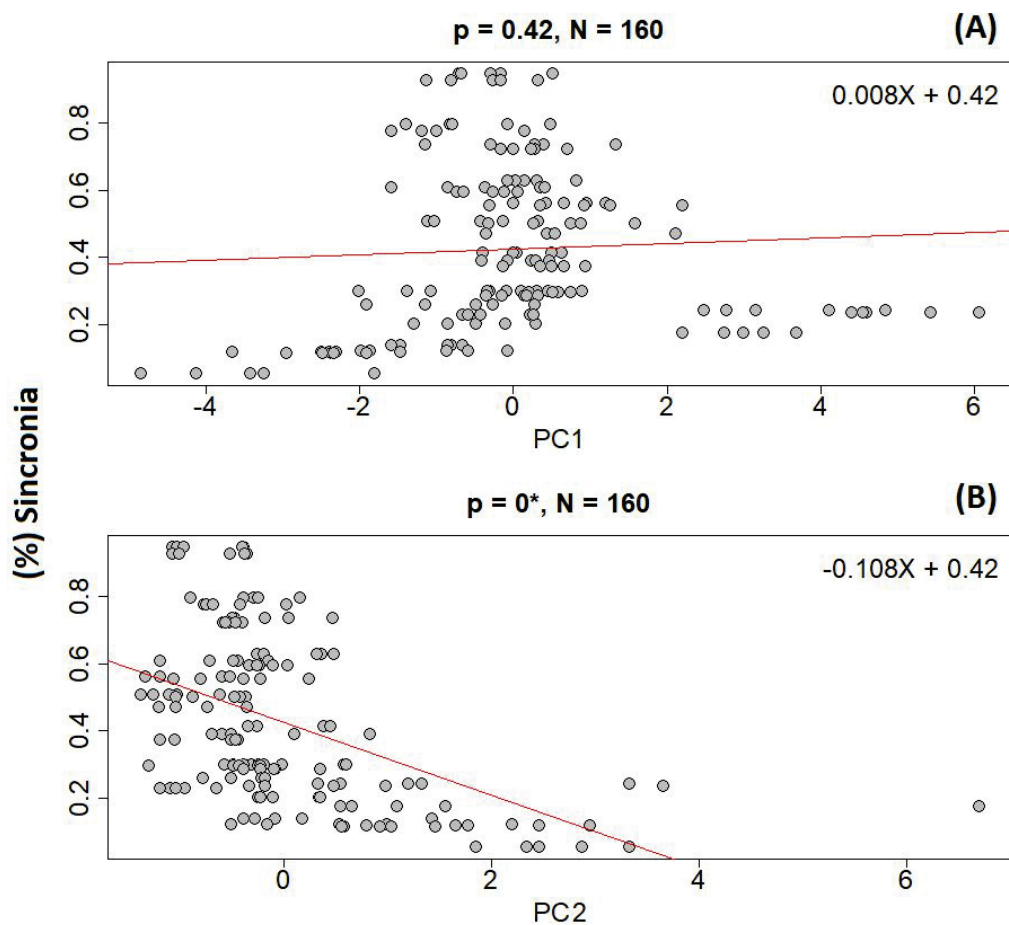
As espécies estão representadas em alfanumérico, sendo letras as iniciais de cada espécie e número, o número de cada indivíduo: *Uca heteropleura* (h); *Austuca perplexa* (he); *A. mjoebergi* (mj); *Leptuca leptodactyla* (l); *Tubuca hirsutimanus* (hi); *T. longidigitum* (lo); *Minuca mordax* (m); *L. oerstedii* (o); *L. uruguayensis* (u); *L. beebei* (be); *Petruca panamensis* (p); *T. signata* (si); *L. inaequalis* (in); *L. saltitanta* (s); *T. coarctata* (c); *M. burgersi* (b); *M. ropax* (r); *U. intermedia* (i); *T. elegans* (e); *T. flammula* (f); *L. thayeri* (t); *T. dussumieri* (d); *M. herradurensis* (he); *L. batuenta* (ba); *L. deichmanni* (de); *L. terpsichores* (te); *M. galapagensis* (g); *L. stenodactylus* (st); *T. capricornis* (ca); *Gelasimus vomeris* (v); *T. seismella* (se); *T. polita* (p). Existe uma nuance de cores que representa ranges da porcentagem de sincronia obtida na simulação.

TABELA 2. *LOADINGS* DAS MÉTRICAS, DESVIO PADRÃO, PROPORÇÃO DE VARIÂNCIA E AUTOVALORES, ENCONTRADOS PARA AS DUAS PRIMEIRAS COMPONENTES DA PCA.

	Componente 1	Componente 2
Raio (r)	-	0.750
REC	0.470	0.450
DET	0.537	-0.199
ENTR	0.554	0.152
DIV	-0.428	0.415
Desvio padrão	1.67	1.11
Proporção de variância	0.563	0.248
Autovalores	2.79	1.23
Autovalores “Broken Stick”	2.26	1.27

Ao aplicar as componentes principais sumarizados pela PCA em uma regressão linear múltipla, observamos que, enquanto que a complexidade do aceno (PC1 - relacionada a periodicidade) aumenta em uma unidade a probabilidade de sincronia aumenta a 0.008 unidades. Essa relação não é significativa e não tem uma proporção elevada. No entanto, ao passo que a complexidade do aceno (PC2 - relacionada ao formato regular dos acenos) aumenta em uma unidade a probabilidade de sincronia diminui a 0.11 unidades. Apesar desta relação não ter uma proporção tão forte é significativa estatisticamente.

FIGURA 15. REGRESSÕES ENTRE AS COMPONENTES PRINCIPAIS E A PROBABILIDADE DE SINCRONIA COM SUAS EQUAÇÕES DE AJUSTE NO TOPO.



PC1 (A) e PC2 (B). Acima valores p e N, respectivamente.

TABELA 3 VALORES DE *ESTIMATE*, ERRO PADRÃO, T E P PARA O INTERCEPTO E CADA VARIÁVEL DA PCA.

	Estimado	Erro padrão	t	p
Intercepto	0.4255	0.017	24.96	<0.001*
PC1	0.008	0.0101	0.816	0.416
PC2	-0.108	0.0153	-7.058	<0.001*

Valores da regressão linear múltipla: Erro padrão dos resíduos 0.216, 157 graus de liberdade (GL), R^2 ajustado = 0.234, $F = 25.24$ e $p < 0.001$

8. DISCUSSÃO

O presente trabalho quantificou pela primeira vez os acenos de aproximadamente um terço das espécies de chama-maré. A modelagem aqui desenvolvida revelou o sincronismo em algumas espécies. Contudo, mostramos pela primeira vez que o efeito da precedência não é o único mecanismo que desencadeia o fenômeno sincrônico, uma vez que este não foi suficiente para sincronizar os acenos de todas as espécies. Encontramos uma relação entre a complexidade dos formatos dos acenos com a capacidade de sincronia das espécies. Nós abrimos portas para o entendimento da associação entre o padrão de comportamentos de corte e a emergência de fenômenos sincrônicos evidenciando importantes mecanismos não antes revelados.

Apesar do efeito da precedência não estimular sincronia em todas as espécies, ele é essencial para gerar sincronia e com maior rapidez em algumas. Esta hipótese é suportada por resultados anteriores, já que os valores de sincronia encontrados na simulação foram altos, acima de 75%, para três das quatro espécies que sincronizam comprovadamente (*Austruca mjoebergi*, *A. perplexa* e *Leptuca leptodactyla*). Estas três espécies receberam os quatro primeiros lugares do ranque de sincronia (Figura 12). Isso suporta a hipótese de que o efeito da precedência gera a sincronia das mesmas (Backwell, Jennions, Wada, Murai, & Christy, 2006; Kahn, Holman, & Backwell, 2014; Rorato, Araujo, Perez, & Pie, 2017). A espécie que mostrou o maior valor foi a *Uca heteropleura*, com 98% de probabilidade de sincronia. Apesar desta ser uma espécie na qual o sincronismo nunca foi investigado empiricamente, nota-se sua alta similaridade com outras espécies que sincronizam (Figura 13), revelando um potencial alvo para estudos futuros.

A sincronia vem sendo interpretada como um epifenômeno do efeito da precedência (Greenfield, 1994). Este efeito é utilizado como chave para explicar o fenômeno sincrônico em diversos sistemas biológicos tais como anuros (Grafe, 1999), vagalumes (Moiseff & Copeland, 2010), gafanhotos (Sismondo, 1990) e caranguejos (Backwell, Jennions, Passmore, & Christy, 1998). Porém, se o efeito

da precedência por si só fosse suficiente para explicar o sincronismo, os resultados da nossa simulação deveriam indicar alta probabilidade de sincronismo para todas as espécies. Em algumas espécies (*Gelasimus vomeris*, *Tabuca capricornis*, *T. seismella*, *T. stenodactylus* e *T. polita*), o efeito da precedência não teve influências expressivas, mantiveram a mesma probabilidade de sincronismo (em torno de 15%) quando comparado com o modelo nulo (sem o efeito da precedência). Mesmo com o passar do tempo, em que as espécies teriam maior chance de sincronizar, o efeito da precedência se mostrou irrelevante para estas espécies (Figura 12). Já a espécie *Leptuca saltitanta* possui sincronismo comprovado empiricamente (Backwell, Jennions, Wada, Murai, & Christy, 2006), porém nosso modelo com o efeito da precedência explica apenas 50% de seu sincronismo. Estes resultados criam margem para inferirmos a existência de outros fatores que geram sincronia em condições naturais desta espécie: (1) Os acenos produzidos pela espécie mudam drasticamente na presença de fêmeas, fator que não foi controlado em nossas filmagens; (2) Mecanismos que não estejam atrelados a processos competitivos, mas cooperativos, sendo a sincronia um comportamento intencional.

O fato da porcentagem de sincronia gerada pela simulação ser distinta entre as espécies, indica o potencial de elementos espécie-específicos dos acenos. Nós sugerimos que o sincronismo está ligado ao formato do aceno e às suas variações intraespecíficas e intraindividuais. Ao observarmos os padrões de acenos, notamos que formatos mais simples e com menor variação parecem apresentar maiores valores de sincronia, bem como os acenos mais complexos com maior variação (movimentos em série) baixos valores de sincronia (Figura 13). No entanto, esta conclusão não explica o fato de que espécies com alta sincronia apresentam quebras no movimento vertical de suas garras (*Austruca perplexa* e *Leptuca heteropleura*) e outras com baixa sincronia possuem semelhanças com o movimento senoidal (*L. terpsichores*).

Os resultados da complexidade dos acenos nos ajudam a revelar com mais clareza estes padrões observados. Notamos que agrupamentos mais esparsos de espécies com maiores variações intraespecíficas se separam de espécies mais coesas e agrupadas na PCA (Figura 14). Este padrão indica que variações intraespecíficas

podem estar relacionadas com a sincronia. Tais padrões de agrupamento entre espécies foram similares com os encontrados no trabalho de How, Zeil, & Hemmi (2009), o qual agrupa espécies australianas, conforme seus padrões de aceno. Observamos similaridade na formação de grupos para as espécies que apresentam paradas no aceno (*Gelasimus vomeris*, *Tabuca polita* e *T. seismella*) e para espécies que apresentam acenos mais regulares (*A. mjoebergi*). Desta forma, esperávamos que em suma o acréscimo da variância dos dados fosse inversamente proporcional a sincronia, valendo até para as duas componentes principais. Esta expectativa se baseia no fato de que quanto maior a variância menor a uniformidade morfológica dos acenos. Nota-se também, que existe muita sobreposição entre os grupos com a formação de um emaranhado no centro (Figura 14). Essa sobreposição pode ser explicada pelo fato desses indivíduos terem certa similaridade nos acenos, apresentando acenos menos complexos morfológicamente e situando-se em uma faixa restrita de valores de complexidade. Além do eminente número de espécies analisadas.

A regressão linear múltipla realizada entre as componentes principais da PCA e valor de sincronia largamente corroboram com nossa hipótese principal (Figura 15). O maior aspecto de complexidade do aceno (interpretação da PCA seria a periodicidade) não explica a probabilidade de sincronizar. Porém, a segunda variável que representa a complexidade (formato regular do aceno) está relacionada a sincronia. Portanto, a sincronia pode ser parcialmente explicada pela complexidade dos acenos. Podemos assumir que sumarização das medidas de RQA na PCA se mostraram relevantes, apesar da PC1 não ter uma relação linear com o sincronismo, observamos que as espécies mais periféricas no gráfico da PCA são aquelas que possuem menor probabilidade de sincronismo. Ou seja, tanto altos valores da PC1 quanto baixos valores da PC1 referem-se às espécies que possuem menor probabilidade de sincronismo (Figura 14). Estes resultados podem estar atrelados à escolha do valor do r . Como argumentamos, a determinação do r está relacionada com o surgimento de periodicidade (linhas diagonais) na matriz de recorrência. Quanto maior o valor do r exigido por uma série temporal, menor deve ser a periodicidade dos dados (maior complexidade). Além disso, estudos recentes

demonstram que a ENTR nem sempre responde o acréscimo de complexidade em sistemas dinâmicos, podendo não ser uma boa métrica para avaliar a complexidade (Budzinski, Boaretto, Prado, & Lopes, 2017; Corso, Prado, Lima, & Lopes, no prelo). A PC2 foi a métrica que se mostrou significativa na regressão com o sincronismo, mostrando seu poder de síntese das métricas da RQA em uma relação linear. O aumento do eixo da PC2 está principalmente relacionado com o aumento dos valores de raio, fator determinante na quantificação da complexidade. Este resultado suporta a hipótese inicial de que espécies com formatos de acenos mais complexos teriam menor probabilidade de sincronia. Porém, o conflito entre estes resultados abre novas vertentes de pesquisa para o entendimento sobre a origem de sistemas sincrônicos.

Nós apontamos a RQA como sendo uma boa ferramenta para detectar variações espaciais e temporais dos acenos. Esta análise, muito utilizada em áreas médicas no tratamento de cardiopatias (Zbilut, Thomasson, & Webber, 2002) e neuropatias (Fisher, Patil, & Webber, 2015), foi introduzida recentemente na ecologia comportamental e vem ganhando espaço pela perspectiva de seus resultados (Neves, Viana, & Pie, 2017). Em suma, podemos dizer que os mecanismos por trás do sincronismo são mais abstrusos do que aparentam não devendo serem reduzidos à apenas processos competitivos. Para chama-marés fatores relacionados ao formato do aceno se mostraram relevantes. Vários fatores podem afetar na evolução do formato, tanto espacial quanto temporal do aceno, dentre eles: Seleção sexual, balanço entre corpo e garra, predadores e características físicas do ambiente (How, Hemmi, Zeil, & Peters, 2008; Perez, Rosenberg, & Pie, 2012). O formato do aceno é essencial para o reconhecimento de coespecíficos pela fêmea, e conseqüentemente um fator decisivo para a reprodução (How & Hemmi, 2008; Perez & Backwell, 2017). Contudo, existem vertentes que sugerem que seria muito improvável que indivíduos reconheçam identidades baseando-se no aceno. E essa variação intraespecífica seria mais um indicativo da pressão seletiva sobre o comportamento dos acenos, a função pela qual esses indivíduos estão acenando (cortejo ou agonístico) (How, Hemmi, Zeil, & Peters, 2008; Jordão, Curto, & Oliveira, 2007).

9. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho, utilizamos a modelagem matemática, Análise de Quantificação de Recorrência (RQA) e Análise de Componentes Principais (PCA) para melhor entender o comportamento sincrônico presente no aceno dos machos de caranguejos chama-maré. Utilizamos dados de 32 espécies de caranguejos (aproximadamente um terço de todas as espécies catalogadas), sendo que existe conhecimento empírico para apenas quatro delas (todas sincronizam). O modelo proposto foi o primeiro, até onde sabemos, a avaliar o efeito da precedência no sincronismo. O resultado da modelagem mostrou que o efeito da precedência por si só não é capaz de sincronizar o aceno de todas as espécies. As análises (RQA e PCA) foram capazes de relacionar a complexidade do aceno com a probabilidade de sincronização obtida via modelagem. Com relação ao incremento teórico, trabalhos futuros podem considerar os demais eixos do aceno (x e z, transformando a série do aceno em dados tridimensionais) tanto na modelagem quanto nas análises. Apesar de acrescentar maior demanda, pela incorporação de mais dimensões, esta abordagem poderia dar um panorama mais amplo da complexidade a nível individual. Além do incremento tridimensional do aceno, trabalhos futuros podem considerar uma modelagem que avalie a participação de mais indivíduos na disputa da liderança do aceno. Isto permitiria verificar a capacidade de sincronizar com o aumento do grupo (Araujo, Rorato, Perez, & Pie, 2013). Além de incrementos teóricos, faz-se necessária a realização de trabalhos empíricos que possam contribuir com a validação do modelo aqui proposto. Uma outra abordagem, que já iniciamos, consiste em avaliar a presença de sinal filogenético na probabilidade de sincronismo destas espécies. Findamos o trabalho com a expectativa de termos contribuído cientificamente para o entendimento de fenômenos sincrônicos e ampliado os conhecimentos sobre a morfologia dos acenos dos chama-maré.

10. AGRADECIMENTOS

O primeiro autor agradece à CAPES pelo suporte financeiro. Todos os autores agradecem ao professor Dr. Sérgio Lopes do Departamento de Física da Universidade Federal do Paraná, pelas ajudas na RQA. Aos professores Dr. André A. Padial e Dr. Márcio R. Pie do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pelas colaborações com a PCA.

11. REFERÊNCIAS

- Aizawa, N. (1998). Synchronous waving in an ocypodid crab, *Ilyoplax pusilla*: Analyses of response patterns to video and real crabs. *Marine Biology*, *131*(3), 523–532. <https://doi.org/10.1007/s002270050344>
- Antonioni, A & Cardillo, A. (2017). Coevolution of Synchronization and Cooperation in Costly Networked Interactions, *Physical Review Letters*, 1–5. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.118.238301>
- Araujo, S. B. L., Rorato, A. C., Perez, D. M., & Pie, M. R. (2013). A Spatially Explicit Model of Synchronization in Fiddler Crab Waving Displays. *PLoS ONE*, *8*(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057362>
- Backwell, P., Jennions, M., Passmore, N., & Christy, J. (1998). Synchronized courtship in fiddler crabs [6]. *Nature*, *391*(6662), 31–32. <https://doi.org/10.1038/34076>
- Backwell, P. R. Y., Jennions, M. D., Christy, J. H., & Passmore, N. I. (1999). Female choice in the synchronously waving fiddler crab *Uca annulipes*. *Ethology*, *105*(5), 415–421. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.1999.00387.x>
- Backwell, P., Jennions, M., Wada, K., Murai, M., & Christy, J. (2006). Synchronous waving in two species of fiddler crabs, *Acta Ethologica*, *9*, 22–25. <https://doi.org/10.1007/s10211-005-0009-8>
- Budzinski, R. C., Boaretto, B. R. R., Prado, T. L., & Lopes, S. R. (2017). Detection of nonstationary transition to synchronized states of a neural network using recurrence analyses. *Physical Review E*, *96*(1), 1–9. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.96.012320>
- Burford, F. R. L., McGregor, P. K., & Oliveira, R. F. (2000). Response of fiddler crabs (*Uca tangeri*) to video playback in the field. *Acta Ethologica*, *3*(1), 55–59. <https://doi.org/10.1007/s102110000020>
- Christy, J. H. (1982). Adaptive Significance of Semilunar Cycles of Larval Release in Fiddler Crabs (Genus *Uca*): Test of an Hypothesis. *Biological Bulletin*, *163*(2), 251–263. <https://doi.org/10.2307/1541264>
- Christy, J. H., & Salmon, M. (1984). Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (genus *Uca*). *Biological Reviews*, *59*, 483-509.
- Christy, J. H. (1995). Mimicry, Mate Choice, and the Sensory Trap Hypothesis. *The American Naturalist*, *146*(2), 171–181. <https://doi.org/10.1086/285793>
- Cole, B. J. 1991 Short-term activity cycles in ants: generation of periodicity through worker interaction. *The American Naturalist*, *137*, 244–259. <https://doi.org/10.1086/285156>
- Corso, G., Prado, T. L., Lima, G. Z. S., & Lopes, S. R. (no prelo.). A novel entropy recurrence quantification analysis, 1–10.

- Couzin, I. D. (2007). Collective minds. *Nature*, 445(7129), 715. <https://doi.org/10.1038/445715a>
- Couzin, I. D. (2009). Collective cognition in animal groups. *Trends in Cognitive Sciences*, 13(1), 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.10.002>
- Crane, J. (1975). Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: genus *Uca*. Princeton, NJ: *Princeton University Press*.
- De Araujo, D. B., Tedeschi, W., Santos, A. C., Elias, J., Neves, U. P. C., & Baffa, O. (2003). Shannon entropy applied to the analysis of event-related fMRI time series. *NeuroImage*, 20(1), 311–317. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(03\)00306-9](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00306-9)
- DeRivera, C. E. (2001). Male versus female mate searching in fiddler crabs: a comparative analysis. *Behavioral Ecology*, 12(2), 182–191. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.2.182>
- Detto, T., Backwell, P. R., Hemmi, J. M., & Zeil, J. (2006). Visually mediated species and neighbour recognition in fiddler crabs (*Uca mjoebergi* and *Uca capricornis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1594), 1661–1666. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3503>
- Detto, T., & Backwell, P. R. Y. (2009). The fiddler crab *Uca mjoebergi* uses ultraviolet cues in mate choice but not aggressive interactions. *Animal Behaviour*, 78(2), 407–411. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.05.014>
- Fisher, M. A., Patil, V. K., & Webber, C. L. (2015). Recurrence Quantification Analysis of F-Waves and the Evaluation of Neuropathies. *Neurology Research International*, 2015. <https://doi.org/10.1155/2015/183608>
- G95-Project, Version 0.92. (2008). GNU Open Source, GPL license. <http://www.g95.org/>
- Garcia, C. A., & Sawitzki, G. (2015). Package “*nonlinearTseries*”
- Grafe, T. U. (1999). A function of synchronous chorusing and a novel female preference shift in an anuran. *Proceedings of the Royal Society B*, 266(1435), 2331–2336. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0927>
- Greenfield, M. D. (1994). Cooperation and conflict in the evolution of signal interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 97–126. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194.000525>
- Greenfield, M. D. (2008). Cooperation and Conflict in the Evolution of Signal Interactions Author (s): Michael D. Greenfield Source : *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 25, (1994), pp. 97-126 Published by : Annual Reviews Stable URL : [http://www.jstor.org/stab, 25\(1994\), 97–126](http://www.jstor.org/stab, 25(1994), 97–126).
- Greenfield, M. D., & Roizen, I. (1993). Katydid synchronous chorusing is an evolutionarily stable outcome of female choice. *Nature*, 364(6438), 618–620. <https://doi.org/10.1038/364618a0>

- Greenfield, M. D., Tourtellot, M. K., & Snedden, W. a. (1997). Precedence effects and the evolution of chorusing. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 264(1386), 1355–1361. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0188>
- Gross, J. & Ligges, U. (2015) *Package “stats”*
- Herbert-Read, J. E., Krause, S., Morrell, L. J., Schaerf, T. M., Krause, J., & Ward, a J. W. (2013). The role of individuality in collective group movement. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 280, 20122564. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2564>
- Herbert-read, J. E. (2017). Social Behaviour : The Personalities of Groups. *Current Biology*, 27(18), R1015–R1017. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.07.042>
- Hoare, D. J., Couzin, I. D., Godin, J. G. J., & Krause, J. (2004). Context-dependent group size choice in fish. *Animal Behaviour*, 67(1), 155–164. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.04.004>
- Holyst, A., Zebrowska, M., & Urbanowicz, K. (2001). Observations of deterministic chaos in financial time series by recurrence plots, can one control chaotic economy?. *European Physical Journal B*, 535, 531–535. <https://doi.org/10.1007/PL00011109>
- How, M. J., Hemmi, J. M., Zeil, J., & Peters, R. (2008). Claw waving display changes with receiver distance in fiddler crabs, *Uca perplexa*. *Animal Behaviour*, 75(3), 1015–1022. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.09.004>
- How, M. J., Zeil, J., & Hemmi, J. M. (2009). Variability of a dynamic visual signal: The fiddler crab claw-waving display. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 195(1), 55–67. <https://doi.org/10.1007/s00359-008-0382-7>
- How, M. J., Christy, J. H., Temple, S. E., Hemmi, J. M., Justin Marshall, N., & Roberts, N. W. (2015). Target detection is enhanced by polarization vision in a fiddler crab. *Current Biology*, 25(23), 3069–3073. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.09.073>
- Jordão, J. M., Curto, A. F., & Oliveira, R. F. (2007). Stereotypy and variation in the claw waving display of the fiddler crab *Uca tangeri*. *Acta Ethologica*, 10(2), 55–62. <https://doi.org/10.1007/s10211-007-0030-1>
- Kahn, A. T., Holman, L., & Backwell, P. R. Y. (2014). Female preferences for timing in a fiddler crab with synchronous courtship waving displays. *Animal Behaviour*, 98, 35–39. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.09.028>
- Kannathal, N., Choo, M. L., Acharya, U. R., & Sadasivan, P. K. (2005). Entropies for detection of epilepsy in EEG. *Computer Methods and Programs in Biomedicine*, 80(3), 187–194. <https://doi.org/10.1016/j.cmpb.2005.06.012>
- Kerr, K. A., Christy, J. H., Joly-Lopez, Z., Luque, J., Collin, R., & Guichard, F. (2014). Reproducing on time when temperature varies: Shifts in the timing of courtship by fiddler crabs. *PLoS ONE*, 9(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097593>

- Land, M., & Layne, J. (1995). The visual control of behaviour in fiddler crabs. *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 177(1), 91–103. <https://doi.org/10.1007/BF00243401>
- Levins, R., (1966) The strategy of model building in population biology. *American Scientist* 54(4), 421-431. <http://www.jstor.org/stable/27836590>
- Liu, J., Ben-shahar, T. R., Riemer, D., Treinin, M., Weber, K., Fire, A., & Gruenbaum, Y. (2000). Essential Roles for Caenorhabditis elegans Lamin Gene in Nuclear Organization, Cell Cycle Progression, and Spatial Organization of Nuclear Pore Complexes, 11(November), 3937–3947.
- Manne, S., Gaub, H. E. (1995). Molecular Organization of Surfactants at Solid-Liquid Interfaces. *Science*, 270(5241), 1480-1482 <https://doi.org/10.1126/science.270.5241.148>
- Marwan, N., Trauth, M. H., Vuille, M., & Kurths, J. (2003). Comparing modern and Pleistocene ENSO-like influences in NW Argentina using nonlinear time series analysis methods. *Climate Dynamics*, 21(3–4), 317–326. <https://doi.org/10.1007/s00382-003-0335-37>
- Marwan, N., Carmen Romano, M., Thiel, M., & Kurths, J. (2007). Recurrence plots for the analysis of complex systems. *Physics Reports*, 438(5–6), 237–329. <https://doi.org/10.1016/j.physrep.2006.11.001>
- Masunari, S. (2006). Distribuição e abundância dos caranguejos Uca Leach (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(4), 901–914. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000400001>
- MATLAB and Statistics Toolbox Release (2012b), The MathWorks, Inc., Natick, Massachusetts, United States. <https://www.mathworks.com>
- Miller, N., & Gerlai, R. (2012). From Schooling to Shoaling : Patterns of Collective Motion in Zebrafish (*Danio rerio*), *PLoS ONE* 7(11), 8–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048865>
- Moiseff, A., & Copeland, J. (2010). Firefly Synchrony: A Behavioral Strategy to Minimize Visual Clutter. *Science*, 329(5988), 181–181. <https://doi.org/10.1126/science.1190421>
- Monteiro, L.R. & Reis, S.F. (1999). Princípios de morfometria geométrica. Holos Editora
- Murai, M., & Backwell, P. R. Y. (2006). A conspicuous courtship signal in the fiddler crab *Uca perplexa*: Female choice based on display structure. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(5), 736–741. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0217-x>
- Neda, Z., Ravasz, E., Brechet, Y., Vicsek, T. & Barabasi, A. L. 2000a The sound of many hands clapping. *Nature*, 403, 849. <https://doi.org/10.1038/35002660>
- Neda, Z., Ravasz, E., Vicsek, T., Brechet, Y. & Barabasi, A. L. 2000b Physics of the rhythmic applause. *Physical Review E*, 61, 6987–6992. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.61.6987>

- Neves, F. M., Viana, R. L., & Pie, M. R. (2017). Recurrence analysis of ant activity patterns. *PLoS ONE*, *12*(10), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185968>
- Oliveira, R. F., & Custodio, M. R. (1998). Claw size, waving display and female choice in the European fiddler crab, *Uca tangeri*. *Ethology Ecology & Evolution*, *10*(3), 241–251. <https://doi.org/10.1080/08927014.1998.9522855>
- Perez, D. M., Rosenberg, M. S., & Pie, M. R. (2012). The evolution of waving displays in fiddler crabs (*Uca* spp., Crustacea: Ocypodidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, *106*(2), 307–315. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01860.x>
- Perez, D. M., Christy, J. H., & Backwell, P. R. Y. (2016). Choosing a mate in a high predation environment: Female preference in the fiddler crab *Uca terpsichores*. *Ecology and Evolution*, *6*(20), 7443–7450. <https://doi.org/10.1002/ece3.2510>
- Perez, D. M., & Backwell, P. R. Y. (2017). Female preferences for conspecific and heterospecific wave patterns in a fiddler crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *486*, 155–159. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.09.018>
- Pope, D. S. (2000). Testing function of fiddler crab claw waving by manipulating social context. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *47*(6), 432–437. <https://doi.org/10.1007/s002650050687>
- Pope, D. S. (2005). Waving in a crowd : fiddler crabs signal in networks. *Animal Communication Networks*, 252–276. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511610363.016>
- Quantum Gis Development Team (2017) *version: 2.18.16*. GNU Open Source, GPL license. <https://www.qgis.org>
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Ravignani, A., Bowling, D. L., & Fitch, W. T. (2014). Chorusing, synchrony, and the evolutionary functions of rhythm, *Frontiers in Psychology* *5*, 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.01118>
- Reaney, L. T., & Backwell, P. R. Y. (2007). Temporal constraints and female preference for burrow width in the fiddler crab, *Uca mjoebergi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*(10), 1515–1521. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0383-5>
- Reaney, L. T., Sims, R. A., Sims, S. W. M., Jennions, M. D., & Backwell, P. R. Y. (2008). Experiments with robots explain synchronized courtship in fiddler crabs. *Current Biology*, *18*(2), 62–63. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.11.047>

- Rorato, A. C., Araujo, S. B. L., Perez, D. M., & Pie, M. R. (2017). Social cues affect synchronization of male waving displays in a fiddler crab (Crustacea: Ocypodidae). *Animal Behaviour*, *126*, 293–300. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.02.014>
- Rosenberg, M. S. (2002). Fiddler crab claw shape variation: a geometric morphometric analysis across the genus. *New York*, *75*(2), 147–162. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00012.x>
- Salmon, M., Zucker, N., (1988) Interpreting Differences in the Reproductive Behaviour of Fiddler Crabs (Genus *Uca*). *Behavioral Adaptation to Intertidal Life. NATO ASI Series 151*. 524-519 https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3737-7_26
- Shih, H. Te, Ng, P. K. L., Davie, P. J. F., Schubart, C. D., Türkay, M., Naderloo, R., & Jones, D. (2016). Systematics of the family Ocypodidae Rafinesque, 1815 (Crustacea: Brachyura), Based on phylogenetic relationships, With a reorganization of subfamily rankings and a review of the taxonomic status of *Uca* Leach, 1814, Sensu lato and its subgenera. *Raffles Bulletin of Zoology*, *64*(July), 139–175.
- Singer, S. J., (1974). The Molecular Organization of Membranes. *Annual Review of Biochemistry*. *43*, 805-833. <https://doi.org/10.1146/annurev.bi.43.070174.004105>
- Sismondo, E. (1990). Synchronous, alternating, and phase-locked stridulation by a tropical katydid. *Science*, *249*(4964), 55–58. <https://doi.org/10.1126/science.249.4964.55>
- Sugden, R., (1989). Spontaneous Order. *The Journal of Economic Perspectives*. *3*(4), 85-97. <http://www.jstor.org/stable/1942911>
- Sumpter, D. J. T. (2006). The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *361*(1465), 5–22. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1733>
- Trulla, L. L., Giuliani, A., Zbilut, J. P., & Webber, C. L. (1996). Recurrence quantification analysis of the logistic equation with transients. *Physics Letters, Section A: General, Atomic and Solid State Physics*, *223*(4), 255–260. [https://doi.org/10.1016/S0375-9601\(96\)00741-4](https://doi.org/10.1016/S0375-9601(96)00741-4)
- Tuttle, M. D., & Ryan, M. J. (1982). The role of synchronized calling, ambient light, and ambient noise, in anti-bat-predator behavior of a treefrog. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *11*(2), 125–131. <https://doi.org/10.1007/BF00300101>
- Webber Jr, C. L., Marwan, N., Facchini, A., Giuliani, A., Webber, C. L., Marwan, N., ... Giuliani, A. (2009). Simpler methods do it better: Success of Recurrence Quantification Analysis as a general purpose data analysis tool. *Physics Letters A*, *373*(41), 3753–3756. <https://doi.org/10.1016/j.physleta.2009.08.052>
- Zar, J. H. (1999). Biostatistical analysis. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.

- Zbilut, J. P. & Webber, C. L. (1992). Embeddings and delays as derived from quantification of recurrence plots. *Physics Letters A*, *171*, 199–203. [https://doi.org/10.1016/0375-9601\(92\)90426-M](https://doi.org/10.1016/0375-9601(92)90426-M)
- Zbilut, J. P., Giuliani, A. & Webber Jr, C. L. (1997). Recurrence Quantification Analysis and Principal Components in the Detection of Short Complex Signals. *Physics Letters A*, *9601*(January), 10. [https://doi.org/10.1016/S0375-9601\(97\)00843-8](https://doi.org/10.1016/S0375-9601(97)00843-8)
- Zbilut, J. P., Thomasson, N., & Webber, C. L. (2002). Recurrence quantification analysis as a tool for nonlinear exploration of nonstationary cardiac signals. *Medical Engineering and Physics*, *24*(1), 53–60. [https://doi.org/10.1016/S1350-4533\(01\)00112-6](https://doi.org/10.1016/S1350-4533(01)00112-6)
- Zbilut, J., & Webber, C. (2006). Recurrence quantification analysis. *Wiley Encyclopedia of Biomedical Engineering*, (2), 1–9. <https://doi.org/10.1002/9780471740360.ebs1355>
- Zeil, J., Nalbach, G., & Nalbach, H.O. (1986). Eyes, eye stalks and the visual world of semi-terrestrial crabs. *Journal of Comparative Physiology A*, *159*(6), 801–811. <https://doi.org/10.1007/BF00603733>
- Zeil, J., & Al-Mutairi, M. (1996). The variation of resolution and of ommatidial dimensions in the compound eyes of the fiddler crab *Uca lactea annulipes* (Ocypodidae, Brachyura, Decapoda). *The Journal of Experimental Biology*, *199*(Pt 7), 1569–77. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9319471>
- Zeil, J., & Hemmi, J. M. (2006). The visual ecology of fiddler crabs. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, *192*(1), 1–25. <https://doi.org/10.1007/s00359-005-0048-7>

12. ANEXO I

Tabela com as métricas extraídas da RQA para cada indivíduo

Espécie	Raio	DET	Lmax	ENTR	DIV	LAM	Vmax	REC
<i>Uca heteropleura</i>	11	0,848	5,580	2,216	0,007	0,894	7,122	0,020
<i>Uca heteropleura</i>	6	0,760	4,785	2,028	0,009	0,814	6,358	0,013
<i>Uca heteropleura</i>	6	0,654	4,184	1,813	0,008	0,738	5,264	0,012
<i>Uca heteropleura</i>	11	0,710	4,421	1,899	0,006	0,798	5,262	0,016
<i>Uca heteropleura</i>	6	0,698	4,395	1,858	0,011	0,769	5,750	0,011
<i>Austuca perplexa</i>	11	0,710	4,703	1,935	0,007	0,811	6,091	0,017
<i>Austuca perplexa</i>	11	0,751	4,684	2,004	0,008	0,826	4,871	0,014
<i>Austuca perplexa</i>	6	0,656	4,056	1,737	0,009	0,726	4,888	0,011
<i>Austuca perplexa</i>	6	0,581	3,975	1,694	0,009	0,674	4,586	0,009
<i>Austuca perplexa</i>	11	0,845	4,580	1,969	0,006	0,897	5,726	0,019
<i>A. mjoebergi</i>	11	0,794	5,516	2,183	0,006	0,864	7,402	0,026
<i>A. mjoebergi</i>	6	0,651	4,431	1,850	0,011	0,724	5,588	0,012
<i>A. mjoebergi</i>	11	0,683	4,100	1,763	0,011	0,765	4,836	0,014
<i>A. mjoebergi</i>	11	0,647	3,733	1,667	0,020	0,762	3,856	0,012
<i>A. mjoebergi</i>	11	0,757	4,938	1,986	0,007	0,837	5,473	0,017
<i>Leptuca leptodactyla</i>	11	0,685	4,057	1,780	0,017	0,775	3,964	0,013
<i>Leptuca leptodactyla</i>	6	0,647	4,115	1,768	0,016	0,658	3,364	0,008
<i>Leptuca leptodactyla</i>	6	0,622	4,796	1,986	0,014	0,623	3,750	0,008
<i>Leptuca leptodactyla</i>	6	0,548	4,081	1,683	0,016	0,560	3,794	0,008
<i>Leptuca leptodactyla</i>	11	0,800	4,881	2,074	0,007	0,854	4,863	0,016
<i>Tubuca hirsutimanus</i>	16	0,884	8,732	2,581	0,004	0,932	10,502	0,034
<i>Tubuca hirsutimanus</i>	11	0,822	6,720	2,304	0,010	0,878	8,060	0,021
<i>Tubuca hirsutimanus</i>	11	0,797	5,548	2,093	0,005	0,862	6,602	0,018
<i>Tubuca hirsutimanus</i>	11	0,673	4,198	1,703	0,017	0,777	4,752	0,014
<i>Tubuca hirsutimanus</i>	11	0,730	3,920	1,760	0,005	0,826	4,780	0,017
<i>T. longidigitum</i>	11	0,851	6,505	2,423	0,007	0,888	6,421	0,018

<i>T. longidigitum</i>	11	0,818	5,257	2,124	0,006	0,879	5,020	0,014
<i>T. longidigitum</i>	11	0,822	5,099	2,107	0,007	0,884	4,677	0,015
<i>T. longidigitum</i>	11	0,800	4,428	1,828	0,005	0,857	4,867	0,016
<i>T. longidigitum</i>	11	0,770	4,509	1,817	0,006	0,846	4,399	0,014
<i>Minuca mordax</i>	16	0,795	5,434	2,146	0,010	0,877	7,508	0,020
<i>Minuca mordax</i>	11	0,762	5,572	2,135	0,009	0,847	7,582	0,018
<i>Minuca mordax</i>	16	0,848	6,515	2,346	0,005	0,915	8,794	0,026
<i>Minuca mordax</i>	16	0,794	5,400	2,123	0,006	0,873	7,149	0,021
<i>Minuca mordax</i>	11	0,744	5,638	2,188	0,010	0,839	8,011	0,016
<i>L. oerstedii</i>	11	0,813	4,924	2,079	0,006	0,862	6,313	0,021
<i>L. oerstedii</i>	6	0,565	3,636	1,600	0,015	0,662	4,318	0,009
<i>L. oerstedii</i>	11	0,656	3,961	1,757	0,011	0,767	4,775	0,015
<i>L. oerstedii</i>	11	0,818	5,208	2,176	0,005	0,868	6,358	0,018
<i>L. oerstedii</i>	6	0,728	4,241	1,824	0,007	0,809	4,914	0,012
<i>L. uruguayensis</i>	11	0,748	4,912	2,014	0,011	0,829	6,106	0,016
<i>L. uruguayensis</i>	11	0,666	4,634	1,904	0,012	0,767	6,001	0,014
<i>L. uruguayensis</i>	11	0,780	4,659	1,932	0,009	0,858	6,423	0,018
<i>L. uruguayensis</i>	11	0,692	4,789	1,943	0,014	0,807	6,811	0,018
<i>L. uruguayensis</i>	11	0,723	5,638	2,241	0,007	0,823	7,890	0,018
<i>L. beebei</i>	11	0,866	5,335	2,060	0,003	0,917	6,755	0,022
<i>L. beebei</i>	6	0,903	8,112	2,576	0,004	0,899	11,734	0,021
<i>L. beebei</i>	11	0,882	7,028	2,403	0,004	0,906	8,200	0,021
<i>L. beebei</i>	11	0,850	5,352	2,096	0,006	0,879	5,889	0,018
<i>L. beebei</i>	6	0,783	4,872	1,876	0,004	0,843	5,728	0,014
<i>Petruca panamensis</i>	11	0,860	7,220	2,592	0,008	0,897	8,780	0,024
<i>Petruca panamensis</i>	11	0,939	12,813	3,176	0,007	0,956	20,196	0,050
<i>Petruca panamensis</i>	11	0,821	5,294	2,184	0,007	0,878	6,438	0,018
<i>Petruca panamensis</i>	6	0,902	8,877	2,772	0,009	0,928	12,622	0,028
<i>Petruca panamensis</i>	6	0,714	4,980	2,075	0,009	0,747	5,707	0,010
<i>T. signata</i>	11	0,801	5,115	2,088	0,003	0,869	5,464	0,015
<i>T. signata</i>	6	0,642	3,822	1,617	0,011	0,685	4,122	0,008

<i>T. signata</i>	6	0,723	4,093	1,741	0,005	0,753	4,465	0,009
<i>T. signata</i>	6	0,779	4,450	1,912	0,007	0,836	5,215	0,011
<i>T. signata</i>	6	0,631	3,752	1,638	0,009	0,672	3,841	0,008
<i>L. inaequalis</i>	11	0,841	5,675	2,281	0,005	0,901	8,190	0,026
<i>L. inaequalis</i>	11	0,842	6,207	2,221	0,003	0,910	8,818	0,030
<i>L. inaequalis</i>	6	0,710	5,324	2,011	0,008	0,789	7,414	0,013
<i>L. inaequalis</i>	6	0,891	10,369	2,891	0,005	0,924	15,654	0,032
<i>L. inaequalis</i>	11	0,785	5,026	2,096	0,005	0,858	6,821	0,018
<i>T. coarctata</i>	11	0,751	5,485	2,244	0,009	0,831	7,185	0,016
<i>T. coarctata</i>	16	0,831	6,718	2,376	0,007	0,896	8,188	0,023
<i>T. coarctata</i>	16	0,829	6,316	2,128	0,006	0,904	8,305	0,026
<i>T. coarctata</i>	11	0,701	4,879	1,984	0,008	0,792	5,678	0,014
<i>T. coarctata</i>	16	0,806	4,858	1,980	0,010	0,891	6,096	0,020
<i>M. burgersi</i>	11	0,810	5,487	2,284	0,011	0,883	8,326	0,022
<i>M. burgersi</i>	11	0,711	5,415	2,177	0,008	0,822	8,295	0,016
<i>M. burgersi</i>	11	0,664	4,121	1,846	0,023	0,779	5,772	0,014
<i>M. burgersi</i>	11	0,699	4,880	2,118	0,022	0,814	7,440	0,015
<i>M. burgersi</i>	11	0,705	4,376	1,925	0,010	0,804	6,038	0,015
<i>M. rapax</i>	11	0,781	5,476	2,154	0,004	0,866	7,485	0,014
<i>M. rapax</i>	11	0,849	5,352	2,143	0,006	0,902	7,038	0,018
<i>M. rapax</i>	11	0,803	4,959	2,076	0,003	0,878	6,432	0,014
<i>M. rapax</i>	16	0,833	5,170	2,216	0,018	0,915	7,573	0,020
<i>M. rapax</i>	11	0,822	4,657	2,049	0,020	0,887	5,817	0,016
<i>U. intermedia</i>	11	0,888	6,861	2,392	0,003	0,924	9,467	0,027
<i>U. intermedia</i>	6	0,787	6,209	2,263	0,005	0,848	7,199	0,014
<i>U. intermedia</i>	11	0,825	5,809	2,196	0,005	0,879	6,697	0,020
<i>U. intermedia</i>	11	0,848	6,583	2,280	0,005	0,875	7,897	0,020
<i>U. intermedia</i>	6	0,749	5,503	2,092	0,009	0,804	6,727	0,013
<i>L. saltitanta</i>	6	0,953	14,059	2,927	0,005	0,964	20,886	0,046
<i>L. saltitanta</i>	6	0,829	5,374	2,055	0,004	0,900	7,820	0,024
<i>L. saltitanta</i>	6	0,746	4,357	1,731	0,007	0,826	5,322	0,015

<i>L. saltitanta</i>	6	0,783	6,179	2,207	0,005	0,871	9,031	0,024
<i>L. saltitanta</i>	11	0,826	4,913	1,962	0,004	0,906	6,990	0,031
<i>T. elegans</i>	11	0,827	7,136	2,189	0,007	0,874	9,260	0,021
<i>T. elegans</i>	11	0,785	6,115	2,072	0,003	0,850	7,464	0,018
<i>T. elegans</i>	11	0,801	5,100	2,057	0,009	0,868	6,983	0,019
<i>T. elegans</i>	11	0,864	7,233	2,338	0,005	0,907	10,154	0,026
<i>T. elegans</i>	11	0,749	4,616	1,853	0,007	0,837	5,343	0,014
<i>T. flammula</i>	11	0,572	3,529	1,581	0,013	0,710	4,045	0,015
<i>T. flammula</i>	11	0,569	3,714	1,657	0,027	0,692	4,433	0,014
<i>T. flammula</i>	16	0,732	4,929	1,911	0,011	0,829	6,798	0,022
<i>T. flammula</i>	11	0,611	4,112	1,689	0,011	0,741	4,808	0,013
<i>T. flammula</i>	11	0,724	5,972	2,183	0,009	0,811	8,148	0,016
<i>L. thayeri</i>	11	0,848	5,904	2,311	0,004	0,893	8,255	0,021
<i>L. thayeri</i>	6	0,810	6,594	2,376	0,003	0,874	8,287	0,013
<i>L. thayeri</i>	11	0,835	6,755	2,361	0,005	0,896	9,879	0,022
<i>L. thayeri</i>	11	0,835	6,067	2,270	0,008	0,897	8,965	0,023
<i>L. thayeri</i>	11	0,773	5,546	2,269	0,009	0,856	8,043	0,019
<i>T. dussumieri</i>	11	0,730	6,527	2,231	0,012	0,831	9,039	0,017
<i>T. dussumieri</i>	11	0,716	5,372	2,123	0,012	0,827	7,164	0,016
<i>T. dussumieri</i>	16	0,775	5,252	2,031	0,006	0,867	6,569	0,022
<i>T. dussumieri</i>	11	0,775	6,354	2,296	0,009	0,861	8,248	0,017
<i>T. dussumieri</i>	11	0,783	6,159	2,236	0,006	0,871	8,914	0,018
<i>M. herradurensis</i>	11	0,760	4,724	2,051	0,012	0,858	6,966	0,014
<i>M. herradurensis</i>	11	0,748	4,080	1,875	0,012	0,858	6,024	0,015
<i>M. herradurensis</i>	6	0,691	3,643	1,615	0,031	0,738	3,860	0,007
<i>M. herradurensis</i>	6	0,688	3,975	1,731	0,017	0,745	4,733	0,008
<i>M. herradurensis</i>	11	0,785	5,290	2,182	0,005	0,870	6,527	0,015
<i>L. batuenta</i>	11	0,955	14,163	3,041	0,005	0,970	22,694	0,063
<i>L. batuenta</i>	21	0,984	27,318	3,958	0,005	0,989	41,442	0,145
<i>L. batuenta</i>	16	0,960	16,183	3,273	0,006	0,971	22,721	0,069
<i>L. batuenta</i>	11	0,980	30,192	3,681	0,005	0,984	50,130	0,116

<i>L. batuenta</i>	11	0,969	20,011	3,438	0,004	0,979	32,385	0,074
<i>L. deichmanni</i>	1	0,994	47,556	4,422	0,005	0,994	92,869	0,101
<i>L. deichmanni</i>	26	0,986	26,192	3,667	0,004	0,991	38,588	0,136
<i>L. deichmanni</i>	1	0,991	44,680	4,420	0,005	0,992	87,100	0,091
<i>L. deichmanni</i>	1	0,997	63,585	4,809	0,005	0,997	122,221	0,163
<i>L. deichmanni</i>	1	0,994	60,320	4,787	0,006	0,995	118,051	0,132
<i>L. terpsichores</i>	6	0,668	4,556	1,897	0,006	0,788	6,257	0,015
<i>L. terpsichores</i>	6	0,655	4,712	1,963	0,010	0,758	5,730	0,011
<i>L. terpsichores</i>	6	0,793	5,559	2,188	0,006	0,831	7,317	0,013
<i>L. terpsichores</i>	6	0,707	4,342	1,858	0,010	0,760	5,269	0,011
<i>L. terpsichores</i>	11	0,817	4,808	1,999	0,004	0,871	5,681	0,015
<i>M. galapagensis</i>	11	0,964	19,428	3,285	0,002	0,978	35,237	0,083
<i>M. galapagensis</i>	21	0,934	15,257	2,891	0,004	0,963	25,506	0,057
<i>M. galapagensis</i>	51	0,973	21,285	3,206	0,001	0,986	37,875	0,114
<i>M. galapagensis</i>	16	0,950	18,246	3,281	0,004	0,968	30,483	0,065
<i>M. galapagensis</i>	11	0,960	26,448	3,340	0,006	0,975	43,043	0,078
<i>L. stenodactylus</i>	16	0,653	4,211	1,905	0,029	0,773	5,464	0,019
<i>L. stenodactylus</i>	11	0,596	3,596	1,599	0,019	0,727	4,446	0,013
<i>L. stenodactylus</i>	11	0,634	4,317	1,847	0,006	0,756	5,710	0,014
<i>L. stenodactylus</i>	11	0,633	4,255	1,795	0,009	0,762	5,377	0,013
<i>L. stenodactylus</i>	11	0,647	4,172	1,847	0,012	0,775	5,507	0,015
<i>T. capricornis</i>	11	0,376	3,671	1,600	0,048	0,491	4,876	0,014
<i>T. capricornis</i>	11	0,429	4,178	1,780	0,026	0,586	5,560	0,014
<i>T. capricornis</i>	16	0,426	3,648	1,607	0,029	0,546	5,014	0,020
<i>T. capricornis</i>	26	0,474	4,485	1,979	0,021	0,625	7,017	0,031
<i>T. capricornis</i>	21	0,430	3,556	1,629	0,029	0,563	5,163	0,025
<i>Gelasimus vomeris</i>	16	0,699	4,866	1,950	0,017	0,782	6,639	0,027
<i>Gelasimus vomeris</i>	21	0,509	3,644	1,643	0,024	0,635	4,881	0,027
<i>Gelasimus vomeris</i>	11	0,473	3,918	1,708	0,022	0,571	5,780	0,015
<i>Gelasimus vomeris</i>	11	0,750	4,500	1,789	0,004	0,816	5,760	0,020
<i>Gelasimus vomeris</i>	11	0,658	3,969	1,699	0,011	0,735	4,633	0,017

<i>T. seismella</i>	11	0,382	3,657	1,594	0,021	0,503	4,626	0,016
<i>T. seismella</i>	11	0,394	4,084	1,708	0,023	0,541	5,269	0,016
<i>T. seismella</i>	11	0,334	3,663	1,561	0,019	0,443	5,254	0,015
<i>T. seismella</i>	16	0,372	3,816	1,643	0,022	0,492	5,396	0,021
<i>T. seismella</i>	16	0,409	3,952	1,610	0,014	0,523	5,062	0,019
<i>T. polita</i>	21	0,416	3,338	1,500	0,048	0,524	4,720	0,026
<i>T. polita</i>	16	0,295	2,822	1,108	0,043	0,432	3,431	0,018
<i>T. polita</i>	11	0,300	3,303	1,376	0,063	0,392	4,331	0,012
<i>T. polita</i>	21	0,433	3,526	1,612	0,016	0,543	4,927	0,024
<i>T. polita</i>	21	0,351	3,207	1,429	0,037	0,514	4,397	0,024

13. ANEXO II

Material suplementar – (i)Correlações; (ii)Series temporais; (iii)Ponto de inflexão e (iv)Matriz de recorrência.

