

Modelagem de minimização de processamento na comunicação

Minimization of information processing in communication: a model

José Eduardo Soubhia Natali

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil

Contato do autor: jesnatali@gmail.com

Resumo. Dado que existe uma capacidade limitada para processar sinais vindos do ambiente, é interessante supor que exista uma tendência à minimização do processamento associado à comunicação, de modo a liberar recursos para outros eventos. Para testar essa hipótese, consideramos os organismos como osciladores, sendo a comunicação definida como o acoplamento entre estes. A geração de entropia (σ) foi o critério de minimização, e o cálculo foi realizado comparando-se situações de osciladores de parâmetros idênticos com aquelas de parâmetros diferentes. Os resultados obtidos indicam que osciladores idênticos minimizam σ . Dessa maneira, podemos concluir que a melhor estratégia, em termos evolutivos, para minimizar σ numa troca continuada de sinais é manter uma alta semelhança intraespecífica entre os animais que se comunicam num dado ambiente.

Palavras-chave. *Processamento; Osciladores; Sistemas dinâmicos.*

Abstract. Since there is a limited capacity to process inputs, it is interesting to assume a trend to minimize the information processing associated with communication in order to redirect resources to other events. To test this hypothesis, we considered the organisms as oscillators, where communication was defined as their coupling. Entropy generation (σ) was the minimization criterion and computations were performed comparing oscillators with identical and non-identical parameters. The results obtained indicate that identical oscillators minimize σ . We are lead to the conclusion that the best strategy, in evolutionary terms, to minimize the entropy generation in a long-lasting exchange of signals is to keep a high intraspecific similarity among the animals that communicate in a given environment.

Keywords. *Information processing; Oscillators; Dynamical systems.*

Recebido 15fev12
Aceito 23jul12
Publicado 30jul14

Introdução

A comunicação entre indivíduos da mesma espécie é observada em todos os táxons conhecidos. Ela ocorre em uma grande gama de contextos, desde a comunicação bioquímica até complexas redes em insetos eusociais ou mamíferos. Ubíqua, está desde a simples sinalização de presença até os processos culturais humanos.

Focando-nos na comunicação sonora, é notório que a sinalização é fortemente conectada com os sinais recebidos de outros indivíduos da mesma espécie, como pode ser observado em anuros (Brozka e Obert, 1980; Wells, 1988; Gehardt e Schwartz, 2001).

O uso de osciladores para o estudo da comunicação (não necessariamente sonora) é bem difundido na biologia. Alguns benefícios dessa abordagem podem ser encontrados em estudos envolvendo a comunicação celular (Ishimatsu et al., 2007), a comunicação entre salpas (Anderson e Bone, 1980), comunicação luminosa entre vaga-lumes (e.g. Buck, 1988; Ávilla et al., 2011) e até entre mamíferos (Fitch et al., 2002, para exemplos). É inte-

ressante ressaltar ainda, que a regulação dessas formas de sinalização esteja provavelmente associada a um oscilador neural (Greenfield, 1994).

Entre os casos nos quais existe uma modelagem matemática formalmente explicitada, é possível observar uma grande ênfase no estudo do processo de sincronização. Para entendermos melhor esse processo, é importante observar que o sincronismo pode ser classificado de diferentes formas. Se considerarmos que a atividade de um sistema é dada, genericamente, por uma função x de um tempo t (entendido como $x(t)$) e a de um segundo sistema por uma função y do mesmo tempo t (i.e. $y(t)$) temos, segundo Monteiro (2010), que o sincronismo completo, ou idêntico, é caracterizado pela manutenção de $x(t) = y(t)$. O sincronismo generalizado ocorre quando temos a conservação de $x(t) = f(y(t))$. O sincronismo atrasado ou antecipado ocorre quando temos $x(t) = y(t \pm \tau)$. Por último, ainda segundo Monteiro, temos a definição clássica, onde dois sistemas estão sincronizados quando apresentam a mesma frequência.

Em termos mais concretos, o estudo do sincronis-

mo começou com as observações de C. Huygens (1929-1695) dos relógios de pêndulo em 1665 (Bennet et al., 2002; Monteiro, 2010). Nesse estudo, que visava melhorar a precisão desses relógios usados em navegação marítima, Huygens começou a perceber que relógios colocados próximos um do outro se influenciavam a ponto de sincronizarem. Suas experiências foram o ponto de partida para o estudo de osciladores acoplados, sistemas comumente encontrados na natureza como: células cardíacas de nó sino-atrial geradoras de impulsos elétricos; células pancreáticas que secretam insulina ou redes de neurônios relacionados a processos cognitivos (Monteiro, 2010).

O estudo de osciladores passou a ter uma abordagem analítica com Winfree (1967) que, ao propor algumas simplificações importantes, como a amplitude constante e o acoplamento fraco, foi capaz de descrever o comportamento dos osciladores com foco em uma única variável de estado, a fase. Dessa maneira a equação diferencial de um oscilador, em um grupo de N osciladores, pode ser descrita como:

$$\frac{d\phi_i}{dt} = \omega_i + \frac{q}{N} \sum_{j=1}^N I(\theta_j)R(\theta_i) \quad i = 1, \dots, N$$

onde ω é a frequência natural, q/N é a intensidade de acoplamento, I representa a influência dos outros osciladores e R media o efeito dessa influência. Analisando esse modelo, Winfree descobriu que as populações de osciladores eram capazes de transitar entre uma situação assíncrona para uma sincronia (definição clássica) global se o acoplamento for alto em relação às diferenças entre as frequências iniciais.

Uma variação do modelo de Winfree historicamente importante é o modelo de Kuramoto (para revisão e aplicações biológicas conferir Acebrón et al., 2005). Incluindo a diferença de fases nas equações diferenciais, Kuramoto propôs a seguinte variação:

$$\frac{d\phi_i}{dt} = \omega_i + \frac{q}{N} \sum_{j=1}^N \sin(\theta_j - \theta_i) \quad i = 1, \dots, N$$

De maneira semelhante, temos que a sincronização de uma população depende da relação entre as frequências naturais, dado o acoplamento (Strogatz, 2000; Monteiro, 2010). Existem, ainda, variantes mais recentes dos modelos descritos acima associados com a atividade neural. Monteiro et al. (2003) obtiveram sincronismo total e parcial para um grupo de três osciladores descritos pelas seguintes equações diferenciais:

$$\begin{cases} \frac{d\phi_1}{dt} = \omega_1 + k\sin(\theta_2 - \theta_1) - k\sin(\theta_3 - \theta_1) \\ \frac{d\phi_2}{dt} = \omega_2 + k\sin(\theta_1 - \theta_2) - k\sin(\theta_3 - \theta_2) \\ \frac{d\phi_3}{dt} = \omega_3 + k\sin(\theta_1 - \theta_3) - k\sin(\theta_2 - \theta_3) \end{cases}$$

Segundo os autores, enquanto o sincronismo é interessante para integrar informações provenientes de entradas sensoriais distintas, sinais referentes a diferentes objetos físicos (alvos dos órgãos dos sentidos) devem ser dessincronizados para evitar ambigüidades. O modelo proposto é capaz de obter a sincronização de dois osciladores enquanto o terceiro oscila de maneira não sincronizada. Esse resultado aponta para uma relação similar à encontrada entre diferentes regiões do córtex (sincronizadas) e o tálamo (não sincronizado). Esse trabalho é um exemplo da contribuição do estudo de osciladores no estudo da atividade neural.

É importante ressaltar que, apesar de esses modelos terem uma grande importância para o estudo de osciladores, eles são limitados em alguns aspectos que motivam a formulação de um novo modelo. Primeiramente, os modelos descritos focam no estudo do processo de sincronização, o que compreende apenas uma pequena fração dos comportamentos observados na comunicação (e.g. sincronização em vaga-lumes e anuros). Além disso, devido a sua formulação (e.g. acoplamento de fase) e seu objetivo principal, esses modelos são melhores estudados dentro de suas condições de sincronização, associadas com um alto acoplamento comparado com a distribuição inicial de frequências, condições essas que tentaremos ampliar.

Uma vez tendo em mão um arcabouço de opções de modelagem, é interessante partir para alguns aspectos fisiológicos pertinentes ao nosso estudo. Dessa maneira, é possível destacar que um ponto importante associado com a comunicação é a quantidade de energia gasta nesse processo. É conhecido que, por exemplo, a vocalização de anuros é uma das atividades com maior gasto energético entre vertebrados ectotérmicos (Prestwich et al., 1989; Wells e Taigen, 1989). Assim como em qualquer processo que respeita as leis da termodinâmica, parte dessa energia é perdida através de processos dissipativos. Se nos focarmos nos neurônios, fundamentais para a emissão de sinais (e.g. ativação muscular na sinalização de anuros), podemos considerar que essa energia perdida está indiretamente (já que existe uma preparação prévia) associada com os potenciais de ação (e.g. efeito joule devido à resistência dos neurônios).

Essa energia dissipada caracteriza um decréscimo na energia útil do sistema e está associada com a geração de entropia (σ) (Bejan, 2002), a qual pode ser calculada como o produto da diferença do fluxo pela diferença de potencial instalada, corrigida pela temperatura (Glansdorff e Prigogine, 1971). Esse estudo considerou a energia gasta (incluindo essa necessária energia perdida) pelo sistema nervoso como processamento.

Dessa maneira, o objetivo desse trabalho foi observar em quais situações a geração de entropia descrita acima (i.e. processamento, segundo nossa interpretação) é minimizada em osciladores para, dessa maneira, tentar inferir tendências evolutivas na comunicação de sistemas biológicos não acessíveis por métodos experimentais.

Modelo

Os módulos envolvidos na comunicação foram definidos como sistemas receptor/emissor hipotéticos. Para tanto, esses sistemas foram modelados como osciladores definidos abaixo. É importante ressaltar que, conforme será visto adiante, o modelo proposto é de fase indefinida, o que, apesar de ser uma limitação, não tira a validade dos resultados.

Dessa maneira, cada oscilador possui, como variáveis de estado, uma frequência de oscilação (definido como um fluxo em um círculo), ω ; uma diferença de fases, ϕ , definida como uma diferença entre a fase atual do oscilador e uma fase intrínseca, na qual ele permanece na ausência de interações. Essa fase é considerada a partir do seu seno para que, uma vez que a frequência é definida como um fluxo em um círculo, a fase esteja restrita ao mesmo círculo.

Temos ainda uma variável de estado A , associada com a geração de frequência, e uma variável de estado B , associada com a geração da fase. Dessa maneira, o sistema de equações diferenciais de um oscilador i , parte de um grupo de N osciladores, é dado por:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d\phi_i}{dt} = \frac{A_i}{C_i} - \omega_i \\ \frac{d\omega_i}{dt} = A_i + B_i - C_i\omega_i \\ \frac{dA_i}{dt} = K_{1_i}(\omega_{0_i} - \omega_i) + \frac{K_{3_i}}{N-1} \sum_{1,j \neq i}^N \omega_j \\ \frac{dB_i}{dt} = K_{2_i} \sin \phi_i - K_{4_i} \sin \left(\frac{\sum_{1,j \neq i}^N \phi_j}{N-1} \right) - m_i B_i \end{array} \right. \quad (2.1)$$

O parâmetro C é um amortecimento de frequência, o parâmetro m é um amortecimento da variável de estado B e o parâmetro ω_0 , por sua vez, é uma referência interna da frequência. Ademais, a comparação entre as frequências é mediada pelos parâmetros K_1 e K_3 , enquanto a comparação entre as fases é mediada pelos parâmetros K_2 e K_4 . Note ainda que o acoplamento, de fase e frequência, é dado pela média das fases e frequências dos outros osciladores envolvidos na interação. Nosso modelo, então, possui tanto elementos do modelo de Kuramoto, que leva em conta a diferença de fases, como elementos do modelo de Winfree, no qual existem parâmetros associados ao efeito de outros osciladores e parâmetros associados à reação a tais efeitos, podendo, portanto, ser considerado uma variação desses dois modelos.

O modelo descrito acima foi analisado (conforme será explicado adiante) nas três seguintes situações:

- Um oscilador (i.e. os parâmetros K_3 e K_4 são iguais a zero).
- Dois osciladores (i.e. $N = 2$).
- Osciladores iguais (i.e. todos osciladores possuem parâmetros iguais).

Caixa 1

Dois aspectos importantes do estudo de sistemas dinâmicas são o ponto de equilíbrio (P.E.) e a estabilidade. O ponto de equilíbrio (cuja notação será um asterisco sobrescrito à variável de estado) é um vetor com valores nos quais o sistema para de variar, ou seja, quando as equações diferenciais são igualadas a zero. A estabilidade desse ponto de equilíbrio pode, em linhas gerais, ser obtida se afastarmos o sistema do ponto de equilíbrio: caso ele volte ao mesmo P.E, o sistema é assintoticamente estável, caso contrário, ele não é assintoticamente estável. A generalidade do processo descrito acima (afastamento e retorno ao P.E.) define, ainda, se a estabilidade é global ou local. Caso o sistema retorne ao seu ponto de equilíbrio independente de quanto (ou para onde) o afastamos, ele será considerado globalmente estável; caso isso não ocorra em alguma condição, o P.E. é localmente estável.

Essas características podem ser exemplificadas com o modelo de crescimento populacional de T.R. Malthus. Nesse modelo, o tamanho de uma população (x) aumenta com nascimentos (n) e diminui com mortes (m). Se considerarmos $k = n - m$, temos a seguinte equação diferencial: $dx/dt = kx$. O P.E. é obtido a partir de $kx^* = 0 \rightarrow x^* = 0$, ou seja, o tamanho da população para de variar quando tivermos zero indivíduos. A estabilidade por ser calculada de diversas maneiras e, no exemplo em questão, é definida pelo parâmetro k . No caso de $k > 0$ (nascem mais pessoas do que morrem), temos que o sistema é instável e o tamanho da população tende ao infinito; caso $k < 0$ (morrem mais pessoas do que nascem), o sistema é globalmente estável e sempre tenderá ao seu ponto de equilíbrio (i.e. zero).

Análise do modelo

Os modelos foram analisados através da obtenção dos pontos de equilíbrio (P.E.) e da estabilidade (para maiores informações, ver Caixa 1). A estabilidade foi obtida analiticamente por meio dos autovalores para o caso de um único oscilador e estimada, dada a complexidade do sistema, para a situação com dois osciladores, a partir de simulações numéricas em Simulink/Matlab 7.10 (The Mathworks Inc., Natick, MA, EUA). A estabilidade para a situação com osciladores iguais foi inferida da estabilidade com osciladores diferentes, já que a segunda é uma versão mais geral da primeira.

Geração de entropia (σ)

Como dito anteriormente, a geração de entropia de um sistema é dada pelo produto da diferença de potencial pelo fluxo. Assim, o presente estudo considera a generalização desse cálculo através do produto da frequência ω (representando o fluxo obtido) pelo termo A (representando a diferença de potencial instalada no sistema para gerar o fluxo). É importante ressaltar que estamos considerando condições de temperatura constante e fixa entre todas as situações. Portanto, no cálculo de σ , não levamos em conta o termo T^{-1} no produto do fluxo pela diferença de potencial. Além disso, o cálculo está sendo feito no P.E., dessa maneira a geração de entropia será representada por $\hat{\sigma}_i^*$

Temos então que a geração de entropia é dada por:

$$\hat{\sigma}_i^* = \omega_i^* A_i^* \quad (2.2)$$

Minimização da geração de entropia

A geração de entropia foi comparada em duas situações. Em um primeiro momento, de um oscilador isolado foi comparado com o de dois osciladores acoplados. Em seguida, a geração de entropia dos modelos com osciladores diferentes foi comparada com o modelo que possui osciladores idênticos para verificar qual situação minimiza. Essa comparação foi feita explorando os limites das funções e através de variações numéricas dos parâmetros.

Resultados

Um oscilador isolado

O ponto de equilíbrio para um oscilador isolado é dado por:

$$\omega^* = \omega_0 \quad (3.1)$$

$$\phi^* = 0 \quad (3.2)$$

$$A^* = C\omega_0 \quad (3.3)$$

$$B^* = 0 \quad (3.4)$$

Temos então, conforme esperado para um oscilador isolado, que o valor da frequência no ponto de equilíbrio é igual à frequência natural do oscilador (ω_0) enquanto o valor da fase no P.E. vale zero. Temos também que a variável de estado A^* está relacionada com a frequência natural e, finalmente, a variável de estado B^* vale zero, já que o oscilador está na sua fase natural.

O ponto de equilíbrio é globalmente assintoticamente estável quando respeitadas as seguintes condições:

- 1) $C^2m + K_1C + Cm^2 > 1$
- 2) $C^2m + K_1C + Cm^2 > K_2 \left(3 + \frac{m}{C} - \frac{C^2}{K_1} - \frac{C}{K_1} + \frac{K_2}{mK_1} \right)$

Dois osciladores diferentes com acoplamento

O P.E. para o sistema com dois osciladores diferentes é:

$$\omega_1^* = \left(\omega_{01} + \frac{K_{31}}{K_{11}} \omega_{02} \right) \left(\frac{K_{11}K_{12}}{K_{11}K_{12} - K_{31}K_{32}} \right) \quad (3.5)$$

$$\omega_2^* = \left(\omega_{02} + \frac{K_{32}}{K_{12}} \omega_{01} \right) \left(\frac{K_{11}K_{12}}{K_{11}K_{12} - K_{31}K_{32}} \right) \quad (3.6)$$

$$A_1^* = C_1 \left(\omega_{01} + \frac{K_{31}}{K_{11}} \omega_{02} \right) \left(\frac{K_{11}K_{12}}{K_{11}K_{12} - K_{31}K_{32}} \right) \quad (3.7)$$

$$A_2^* = C_2 \left(\omega_{02} + \frac{K_{32}}{K_{12}} \omega_{01} \right) \left(\frac{K_{11}K_{12}}{K_{11}K_{12} - K_{31}K_{32}} \right) \quad (3.8)$$

$$B_1^* = 0 \quad (3.9)$$

$$B_2^* = 0 \quad (3.10)$$

É interessante observar que (pelas equações 3.5 e 3.6) o modelo permite obtermos uma interação entre dois osciladores que, apesar de acoplados, possuem frequências distintas entre si e em relação às frequências naturais.

Os valores das fases no P.E. podem ser obtidos partindo de:

$$\sin \phi_1^* = \frac{K_{41}}{K_{21}} \sin \phi_2^*$$

$$\sin \phi_2^* = \frac{K_{42}}{K_{22}} \sin \phi_1^*$$

e

$$\sin \phi_{1/2}^* = \frac{K_{41}K_{42}}{K_{21}K_{22}} \sin \phi_{1/2}^* \quad (3.11)$$

Como resultado, se evitarmos o caso específico

$$\frac{K_{41}K_{42}}{K_{21}K_{22}} = 1$$

onde, o valor das duas fases no P.E. será zero (i.e. a solução trivial).

A estabilidade do ponto de equilíbrio do modelo com dois osciladores não pôde ser obtida analiticamente, porém em simulações numéricas foi possível estimar que o P.E. obtido é localmente estável se:

$$K_{11}K_{12} > K_{31}K_{32} \quad (3.12)$$

Osciladores iguais

O ponto de equilíbrio obtido para o modelo com um oscilador é:

$$\omega^* = \omega_0 \left(\frac{K_1}{K_1 - K_3} \right) \quad (3.13)$$

$$A^* = C\omega_0 \left(\frac{K_1}{K_1 - K_3} \right) \quad (3.14)$$

$$B^* = 0 \quad (3.15)$$

Em relação à fase temos que:

$$\sin \phi^* = \frac{K_4}{K_2} \sin \phi^* \quad (3.16)$$

De maneira similar ao obtido no modelo com osciladores diferentes, não levaremos em conta o caso específico $K_4/K_2 = 1$ onde e, portanto, consideraremos que $\phi^* = 0$.

A estabilidade foi mais uma vez estimada e, dessa maneira, o sistema é globalmente assintoticamente estável quando:

$$K_1 > K_3 \quad (3.17)$$

Minimização da geração de entropia

De acordo com a seção 2.2.2, a situação que minimiza a geração de entropia foi obtida através da exploração dos limites das funções. No entanto, é importante ressaltar que σ apresenta um comportamento não linear, tendendo ao infinito quando houver uma igualdade entre os parâmetros K_1 e K_3 . Como esse comportamento, o qual nos referiremos como singularidade, está associado com uma geração de entropia (i.e. processamento, segundo nossa interpretação) tendendo ao infinito (e contra o processo de minimização a ser estudado), assumiremos que todo oscilador/organismo tentará evitar essa situação e, portanto, não a levaremos em conta em nossa análise.

Um oscilador versus dois osciladores

A geração de entropia para um único oscilador, a partir das equações 2.2, 3.1 e 3.3, é dada por:

$$\sigma^* = \omega_0^2 C_i \quad (3.18)$$

Por outro lado, as gerações de entropia para dois osciladores diferentes, a partir das equações 2.2, 3.5, 3.6, 3.7 e 3.8, são descritas como:

$$\sigma_1^* = \left(\omega_{01} + \frac{K_{31}}{K_{11}} \omega_{02} \right)^2 \left(\frac{K_{11}K_{12}}{K_{11}K_{12} - K_{31}K_{32}} \right)^2 C_1 \quad (3.19)$$

$$\sigma_2^* = \left(\omega_{02} + \frac{K_{32}}{K_{12}} \omega_{01} \right)^2 \left(\frac{K_{11}K_{12}}{K_{11}K_{12} - K_{31}K_{32}} \right)^2 C_2 \quad (3.20)$$

Focando-nos no parâmetro K_i , podemos exemplificar o que foi realizado para todos os parâmetros. Quanto este parâmetro tende ao infinito é possível observar que:

σ de um oscilador isolado
 $\rightarrow \omega_0^2 C$

σ do primeiro de dois osciladores diferentes
 $\rightarrow \omega_{01}^2 C_1$

σ do segundo de dois osciladores diferentes
 $\rightarrow \left(\omega_{02} + \frac{K_{32}}{K_{12}} \omega_{01} \right)^2 C_2$

Por outro lado, se o parâmetro $K_i \rightarrow 0$, temos que:

σ de um oscilador isolado
 $\rightarrow 0$

σ do primeiro de dois osciladores diferentes
 $\rightarrow \frac{\omega_{02}^2 K_{12}^2 C_1}{K_{32}^2}$

σ do segundo de dois osciladores diferentes
 $\rightarrow 0$

Dessa maneira, é possível inferir que, em relação ao parâmetro K_i , σ é menor ou igual nas situações com um oscilador isolado.

Levando em conta todos os parâmetros, essas equações nos permitem afirmar que osciladores acoplados possuem σ maior do que osciladores isolados. As únicas exceções surgem quando $K_i \rightarrow 0$ (como visto acima) ou $K_3 \rightarrow \infty$, no entanto essas situações desrespeitam a condição de estabilidade e, portanto, não são relevantes para as nossas análises.

Osciladores diferentes versus osciladores iguais

Como a geração de entropia para dois osciladores diferentes já foi descrita na seção anterior, seguiremos para o modelo com osciladores iguais, o qual pode ser definido a partir das equações 2.2, 3.13 e 3.14 como:

$$\sigma^* = \frac{A^2(1 + E)}{C(1 - E)} \quad (3.21)$$

Comparando os dois modelos, da mesma maneira exemplificada anteriormente, é possível observar que a situação com osciladores iguais minimiza a geração de entropia. Da mesma maneira que o observado acima, essa afirmação só não é válida quando $K_i \rightarrow 0$ ou $K_3 \rightarrow \infty$, circunstâncias que desrespeitam as condições de estabilidade.

É possível observar ainda, considerando a situação com os osciladores iguais, alguns comportamentos específicos que são importantes para discussões futuras. Entre esses podemos destacar a informação de que a geração de entropia é minimizada quando $K_i \gg K_3$, ou seja, quando a sua própria frequência possui um peso maior do que a frequência dos outros osciladores.

Discussão

A primeira conclusão desse estudo é que a interação com um segundo sistema aumenta o processamento dos organismos envolvidos na comunicação. Esse aumento de processamento pode ser explicado pelo fato do sistema de comunicação precisar lidar, agora, com sinais novos. Essa conclusão, por si só, não é totalmente inesperada já que a interação pode ser facilmente associada com um aumento na demanda neural; por outro lado é importante observar que o modelo proposto conseguiu com sucesso se aproximar de resultados iniciais esperados para sistemas biológicos.

No entanto, a segunda conclusão está longe de ser trivial. De acordo com nossas simulações podemos afirmar que a situação com osciladores iguais minimiza a geração de entropia, ou seja, se comunicar em frequências diferentes é uma estratégia mais custosa. Isso implica que é mais interessante, evolutivamente, manter uma baixa variabilidade intraespecífica entre animais que emitam sinais de um mesmo ambiente. Isso nos leva a esperar que os animais evitem sinais diferentes, o que pode ser obtido através de isolamento geográfico ou com um acoplamento seletivo. Focando-nos no segundo caso (i.e. aspecto fisiológico), temos que o acoplamento seletivo está presente em algumas espécies de anuros e está associada a uma seleção preferencial fisiológica/anatômica aos sons emitidos por indivíduos da mesma espécie, negligenciando, assim, o resto (Gerhardt e Schwartz, 2001). Um exemplo mais característico é o caso do anuro *Amolops tormotus*; essa espécie possui adaptações anatômicas que permitem a comunicação em ultra-som, diminuindo muito a interação com animais de outras espécies (Feng e Narins, 2008). Dessa forma, nosso estudo sugere que essas adaptações estão relacionadas a uma minimização da geração de entropia (i.e. processamento, segundo nossa interpretação) na comunicação.

Da mesma maneira, temos que a sincronia completa (fase e frequência), observada em algumas espécies de anuros (Well, 1977) e vagalumes (Strogatz e Stewart, 1985; Buck, 1988; Moiseff e Copeland, 2000), também pode ser justificada pela minimização de σ (vide Buck, 1988; Greenfield e Roizen, 1993; Greenfield, 1994, para outras possíveis justificativas para a comunicação em uníssono).

É importante ressaltar que, embora a situação que minimize a geração de entropia seja a com osciladores iguais, não esperamos que todos animais envolvidos nesses processos tenham que necessariamente ser idênticos. Dessa maneira, se levarmos em conta que a geração de entropia é uma função do conjunto P dos parâmetros dos sistemas envolvidos na comunicação, $\sigma = F(P)$, podemos considerar que:

$$\lim_{P \rightarrow P_{iguais}} F(P) = \sigma_{mínimo} \quad (4.1)$$

Assim, temos que quanto mais semelhantes os indivíduos forem, menor será o processamento. A demonstração do limite exposto acima permitiria generalizar o papel da potência dissipada nos processos de comunicação, porém acreditamos ser um trabalho a ser realizado no futuro.

Por último, a relação $K_1 \gg K_3$ nos permite inferir que mesmo uma população de indivíduos que emite sinais em uníssono valoriza mais suas referências internas do que sinais de outros indivíduos. Assim, diferentemente do esperado (conf. Strogatz e Stewart, 1985), essa sincronia completa surge não por um alto acoplamento, mas sim devido a uma alta semelhança entre características (parâmetros) dos sistemas envolvidos na comunicação. Essa população estaria, então, mais próxima do limite apresentado na equação (4.1).

Agradecimentos

Agradeço a Revista da Biologia pelo convite à elaboração do texto, ao José Guilherme Chauí-Berlinck pela ajuda no desenvolvimento do trabalho e a FAPESP pelo auxílio financeiro.

Referências

- Acebrón J A, Bonilha LL, Vicente CJP, Ritort, F. 2005. The Kuramoto model: A simple paradigm for synchronization phenomena. *Reviews of Modern Physics* 77:137–185.
- Ávilla GMR, Deneubourg JL, Guisnet, JL, Wessel N, Kurths J. 2011. Firefly courtship as the basis of the synchronization-response principle. *Europhysics Letters* 94:60007p1-p6.
- Anderson PVA, Bone Q. 1980. Communication between individuals in salp chains. *Proceedings of the Royal Society of London B* 210:559–574.
- Bejan A. 2002. Fundamentals of exergy analysis, entropy generation minimization, and the generation of flow architecture. *International Journal of Energy Research* 26:545–565.
- Bennett M, Schatz ME, Rockwood H, Wiesenfeld K. 2002. Huygens's clocks. *Proceedings of the Royal Society of London A* 458:563–579.
- Brozka J, Obert WHJ. 1980. Acoustic signals influencing the hormone production of the testes in the grassfrog. *Journal of Comparative Physiology* 140:25–29.
- Buck J. 1988. Synchronous flashing of fireflies ii. *Quarterly Review of Biology* 63:263–281.
- Feng AS, Narins PM. 2008. Ultrasonic communication in concave-eared torrent frogs (*Amolops tormotus*). *Journal of Comparative Physiology A* 194:159–167.
- Fitch WT, Neubauer J, Herzog H. 2002. Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. *Animal Behavior* 63:407–418.
- Gerhardt H, Schwartz J. 2001. Auditory tuning and frequency preferences in anurans. In: Ryan MJ, editor. *Anuran communication*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press p73–85.
- Glansdorf P, Prigogine I. 1971. *Structure, Stabilité et Fluctuations*. Paris: Masson et Cie.
- Greenfield MD. 1994. Cooperation and conflict in the evolution of signal interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:97–126.
- Greenfield MD, Roizen I. 1993. Katydid synchronous chorusing is an evolutionarily stable outcome of female choice. *Nature* 364:618–620.
- Ishimatsu K, Horikawa K, Takeda H. 2007. Coupling cellular oscillators: A mechanism that maintains synchrony against developmental noise in the segmentation clock. *Developmental Dynamics* 236:1416–1421.
- Moisef A, Copeland J. 2000. A new type of synchronized flashing in a North American firefly. *Journal of Insect Behavior* 13:597–612.
- Monteiro LHA. 2010. *Sistemas dinâmicos complexos*. São Paulo: Editora Livraria da Física.
- Monteiro LHA, Canto NCF, Chauí-Berlinck JG, Orsatti FM, Piqueira JRC. 2003. Global and Partial Synchronism in Phase-Locked Loop Networks. *IEEE Transactions on Neural Networks* 14:1572–1575.
- Prestwich K, Brugger K, Topping M. 1989. Energy and communication in three species of hylid frogs: Power input, power output and efficiency. *Journal of Experimental Biology* 144:53–80.
- Strogatz S. 2000. From Kuramoto to Crawford: exploring the onset of synchronization in populations of coupled oscillators. *Physica D: Nonlinear Phenomena* 143: 1–20.
- Strogatz S, Stewart I. 1985. Coupled oscillators and biological synchronization. *Scientific American* 6:102–109.
- Wells KD. 1977. The social behavior of anuran amphibians. *Animal Behavior* 25:666–693.
- Wells KD. 1988. The effect of social interactions on anuran vocal behavior. In: Fritsch B, Ryan MJ, Wilczynsky W, Hetherington TE, Walkowiak W, editors. *The evolution of the amphibian auditory system*. New York: John Wiley p433–454.
- Wells KD, Taigen T. 1989. Calling energetics of a neotropical treefrog, *Hyla microcephala*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25:13–22.
- Winfree AT. 1967. Biological rhythms and the behavior of populations of coupled oscillators. *Journal of Theoretical Biology* 16:15–42.