



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ – UFC
INSTITUTO DE CIÊNCIAS DO MAR – LABOMAR
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS MARINHAS TROPICAIS

JADSON PINTO DE LIMA

**EFEITOS DAS ATIVIDADES ANTRÓPICAS SOBRE POPULAÇÕES DE
CARANGUEJOS-FANTASMAS *OCYPODE QUADRATA* (FABRICIUS, 1787) EM
PRAIAS ARENOSAS DA COSTA CEARENSE**

FORTALEZA-CE

2025

JADSON PINTO DE LIMA

**EFEITOS DAS ATIVIDADES ANTRÓPICAS SOBRE POPULAÇÕES DE
CARANGUEJOS-FANTASMAS *OCYPODE QUADRATA* (FABRICIUS, 1787) EM
PRAIAS ARENOSAS DA COSTA CEARENSE**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais, da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Marinhas Tropicais. Área de concentração: Prospecção, manejo e conservação de recursos costeiros e oceânicos.

Orientadora: Prof. Dra. Cristina de Almeida Rocha-Barreira

FORTALEZA-CE

2025

JADSON PINTO DE LIMA

**EFEITOS DAS ATIVIDADES ANTRÓPICAS SOBRE POPULAÇÕES DE
CARANGUEJOS-FANTASMAS *OCYPODE QUADRATA* (FABRICIUS, 1787) EM
PRAIAS ARENOSAS DA COSTA CEARENSE**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Ciências Marinhas Tropicais, da Universidade
Federal do Ceará, como parte dos requisitos para
obtenção do título de Doutor em Ciências
Marinhas Tropicais. Área de concentração:
Prospecção, manejo e conservação de recursos
costeiros e oceânicos.

Aprovada em ____/____/____

BANCA EXAMINADORA

Prof.^a Dra. Cristina de Almeida Rocha-Barreira
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Luiz Ernesto Arruda Bezerra
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dr. Wilson Franklin Júnior
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Leonardo Rosa
Universidade Federal de Sergipe (UFS)

Dr. Alisson Sousa Matos
Universidade Federal do Delta do Parnaíba (UFDPa)

RESUMO

Este estudo avaliou a influência da urbanização e da presença de estruturas turísticas fixas (barracas de praia) sobre as populações do caranguejo-fantasma *Ocypode quadrata* em praias arenosas do litoral semiárido do Brasil. Foram conduzidas duas abordagens complementares. No primeiro capítulo, analisaram-se cinco praias com diferentes níveis de urbanização, utilizando parâmetros morfológicos, indicadores de uso antrópico e dados populacionais de *O. quadrata* (densidade e diâmetro de tocas). Apesar das variações no grau de urbanização, não foram encontradas diferenças significativas na densidade ou diâmetro médio das tocas, com exceção da comparação entre as praias de Sabiaguaba e Canto Verde. No segundo capítulo, investigou-se a variação intra-praia na Praia do Futuro, comparando áreas com e sem barracas. Embora a densidade total de tocas não tenha diferido entre as áreas, observou-se redistribuição espacial das tocas e um aumento significativo no diâmetro das tocas nas áreas com barracas, sugerindo que a maior oferta de alimento pode compensar distúrbios físicos. Os resultados indicam que, apesar das limitações no uso da densidade como bioindicador, o diâmetro e a distribuição espacial das tocas podem refletir adaptações comportamentais às pressões antrópicas, contribuindo para estratégias de manejo costeiro mais eficazes.

Palavras-chave: praias arenosas, impacto antrópico, urbanização costeira, bioindicadores, caranguejo-fantasma.

ABSTRACT

This study evaluated the influence of urbanization and fixed tourist infrastructure (beach shacks) on populations of the ghost crab *Ocypode quadrata* on sandy beaches of Brazil's semiarid coast. Two complementary approaches were conducted. In Chapter 1, five beaches with varying levels of urban development were assessed using morphological data, anthropogenic impact indicators, and ghost crab population parameters (burrow density and diameter). Despite differences in urbanization, no significant variation in burrow density or diameter was observed, except between Sabiaguaba and Canto Verde beaches. In Chapter 2, intra-beach variation was examined at Praia do Futuro by comparing areas with and without beach shacks. While overall burrow density did not differ, spatial redistribution and significantly larger burrow diameters were found in shack areas, likely reflecting increased food availability. These findings suggest that although burrow density alone may be a limited bioindicator, burrow diameter and spatial distribution reflect adaptive responses to anthropogenic pressures and may support more effective coastal management strategies.

Keywords: sandy beaches, anthropogenic impact, coastal urbanization, bioindicators, ghost crab

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL.....	5
FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	7
Ambiente praial.....	7
Ocipodídeos como sentinelas das praias	10
Estudos ecológicos sobre <i>Ocypode quadrata</i> no Ceará	23
REFERÊNCIAS.....	25
CAPÍTULO 1	42
ABSTRACT	433
RESUMO	444
INTRODUCTION	444
STUDY AREA	455
MATERIALS AND METHODS	477
Statistical Analyses	488
RESULTS.....	48
Morphological indicators	48
Urban Intervention indicators.....	499
Abundance (Burrows/50m ²) and Mean Diameter (mm) of <i>Ocypode quadrata</i> Burrows.....	51
DISCUSSION	533
CONCLUSION	544
REFERENCES	544
CAPÍTULO 2	599
INTRODUCTION	60
METHODS.....	633
Sampling.....	633
Statistical analysis.....	644
RESULTS.....	655
Density.....	65
Zonation of Ghost Crab Burrows.....	67
Diameter burrows of <i>Ocypode quadrata</i> at Futuro beach.....	70
DISCUSSION	72
CONCLUSION	74
REFERENCES	74
CONCLUSÃO GERAL.....	80

INTRODUÇÃO GERAL

Por habitarem as praias arenosas, ambientes amplamente utilizados pelas populações humanas, os caranguejos-fantasmas estão particularmente sujeitos à interação com atividades antrópicas. (Schlacher et al. 2007; Defeo et al. 2009; Barboza et al. 2021).

Esses animais veem sendo utilizados como forma de avaliar os efeitos das atividades humanas sobre os ecossistemas praias, incluindo tráfego de veículos off-road (Hobbs et al. 2008, Tompson & Schlacher 2008, Lucrezi & Schlacher 2010), acampamento (Schlacher et al. 2011a), limpeza mecânica de praias (De Araújo et al. 2008, Noriega et al. 2012), introdução de vegetação exótica (Brook et al. 2009), poluição por petróleo (Schlacher et al. 2011b) blindagem da costa (Barros 2001, Lucrezi et al. 2009b, Lucrezi et al. 2010) e urbanização (Turra et al. 2005, Souza et al. 2008, Magalhães et al. 2009, Noriega et al. 2012). Recentemente, estudos vêm demonstrando que também processos de erosão costeira e a chamada *coastal squeeze* têm efeitos profundos sobre a densidade e estrutura populacional dos caranguejos-fantasmas, particularmente em praias dissipativas (Pombo et al. 2023).

A metodologia mais aplicada para avaliação desses efeitos consiste na contagem do número de tocas e na medição do diâmetro da abertura das tocas como método indireto de estimar a abundância de indivíduos e o tamanho dos indivíduos em uma determinada área (Schlacher et al. 2007; Barboza et al. 2021). Apesar deste método ser amplamente utilizado e aceito, alguns autores destacam que o uso exclusivo da contagem de tocas pode superestimar a densidade populacional, sobretudo em ambientes urbanos ou altamente impactados (Pombo & Turra 2019; Costa et al. 2021). Em geral, as populações dos caranguejos-fantasmas tendem a reduzir o número e o tamanho das tocas em praias mais impactadas, além de mudar sua distribuição das tocas ao longo da costa (Lucrezi & Schlacher 2014). Os efeitos dos impactos antrópicos sobre essas populações variam conforme o tipo e a intensidade do impacto, bem como em função das características morfodinâmicas das praias (Schlacher et al. 2016; Pombo et al. 2023).

Além disso, a literatura recente reforça que as praias arenosas vêm sendo pressionadas simultaneamente por múltiplos estressores: urbanização, mudanças climáticas e redução da resiliência dos ecossistemas (Defeo & Elliott 2021; Barboza et al. 2021).

Fanini et al. (2020) destacam, ainda, a carência de estudos de caso que considerem diferentes usos humanos e níveis de urbanização em praias arenosas, apontando esta lacuna como uma prioridade para futuras pesquisas. Em consonância, Galil et al. (2024) evidenciaram

que até mesmo praias em áreas protegidas estão sujeitas a impactos recreativos significativos, com alterações no comportamento e distribuição espacial dos caranguejos fantasma.

Diante da crescente urbanização costeira e da intensificação da presença humana nas praias, esta pesquisa se justifica pela necessidade de compreender de forma mais detalhada como diferentes formas de ocupação humana influenciam aspectos populacionais e espaciais do caranguejo-fantasma *Ocypode quadrata*. Ao combinar comparações entre praias com distintos níveis de urbanização com análises intra-praia — especialmente em relação à presença de estruturas turísticas como barracas — este estudo busca isolar os efeitos diretos da ocupação humana sobre a espécie, identificando padrões que não seriam percebidos em análises mais amplas.

Nesse contexto, foram formuladas duas hipóteses principais:

- **H1:** A ocupação humana nas praias afeta os padrões populacionais de *O. quadrata* na costa semiárida cearense, com praias mais impactadas apresentando alterações no tamanho e densidade de tocas
- **H2:** As alterações nos padrões populacionais de *O. quadrata* podem ser detectadas mesmo dentro de uma única praia, com diferenças observáveis entre áreas diretamente afetadas por estruturas turísticas (como barracas) e áreas adjacentes não ocupadas, refletindo possíveis ajustes comportamentais e ecológicos à presença humana.

Testar essas hipóteses permite avaliar não apenas o grau de alteração ecológica causado pela ocupação antrópica, mas também a eficácia de diferentes métricas (como densidade, diâmetro e distribuição das tocas) como indicadores de impacto. Ao focar aspectos comportamentais e morfológicos da espécie, esta pesquisa contribui para o entendimento das respostas adaptativas de organismos nativos diante das pressões crescentes sobre os ecossistemas costeiros. Além disso, os resultados orientam a seleção de parâmetros mais sensíveis e informativos para subsidiar ações de monitoramento ambiental e manejo sustentável em praias urbanizadas.

Assim, nesse trabalho, o capítulo 01 tem como objetivo observar se há variabilidade nas populações de caranguejo-fantasma em praias urbanas com diferentes graus de urbanização utilizando um índice de urbanização adaptado de Gonzales et al. (2014). Já o capítulo 2, tem como objetivo avaliar aspectos populacionais do caranguejo *Ocypode quadrata* em áreas diferentes de uma única praia urbana onde há usos distintos pelos usuários.

FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

Ambiente praial

As costas arenosas são ambientes costeiros amplamente distribuídos, cobrindo cerca de 31% da linhas costeiras livres de gelo em todo mundo (Luijendik et al. 2018).

Nesses ecossistemas, as ondas, marés e ventos interagem com a areia criando ambientes dinâmico, que alternam entre períodos de forte turbulência e fases de maior tranquilidade (McLachlan & Defeo 2017). Essa dinâmica permite que as praias arenosas desempenhem um papel fundamental na dissipação da energia das ondas, funcionando como uma barreira natural de proteção costeira. Durante as tempestades, as ondas intensificam a circulação na zona de arrebentação e tem sua energia dissipada transportando areia em direção ao mar e devolvendo sedimento para a costa nos períodos calmos (McLachlan & Defeo 2017) Além das ondas, os ventos, ao interagirem com as praias e sistemas dunares, contribuem para o transporte e a redistribuição de sedimentos. Essa dinâmica sedimentar molda características essenciais da praia, como o tamanho das partículas de areia e a inclinação do perfil praial (McLachlan & Defeo, 2017), que, por sua vez, são parâmetros fundamentais para a classificação das praias em distintos morfotipos.

Wright and Short (1984) classificaram as praias arenosas em dois tipos principais, dissipativas e refletivas, e quatro tipos intermediários. Praias dissipativas são geralmente largas, com perfil suavemente inclinado e sedimentos de grão fino, caracterizando ambientes com alta capacidade de dissipação da energia das ondas e maior estabilidade ambiental, favorecendo a diversidade biológica, especialmente da macrofauna bentônica (McLachlan & Defeo, 2017; Wright & Short, 1984). Em contraste, praias refletivas são estreitas, com perfil íngreme e grãos mais grossos, refletindo rapidamente a energia das ondas e criando ambientes fisicamente mais instáveis e biologicamente mais empobrecidos.

Os tipos intermediários são praias de banco longitudinal, praias de banco de cúspides, praias de bancos transversais e terraços de baixa-mar (Wright & Short, 1984). As praias de banco longitudinal e de banco de cúspides se originam a partir de estados dissipativos onde o acréscimo de sedimento forma bancos que atenuam parcialmente a ação das ondas; nestas, as ondas dissipam sua energia sobre os bancos, mas se reconstituem na calha, quebrando novamente em um padrão mais refletivo. Nas praias de bancos transversais, há uma alternância espacial da dissipação da energia das ondas, com zonas rasas de maior dissipação intercaladas com áreas inclinadas de elevado espreadimento. Já os terraços de baixa-mar se desenvolvem em

praias mais protegidas, baías pouco abrigadas ou em áreas expostas de areia fina, caracterizando um morfotipo com padrões hidrossedimentares distintos.

As praias arenosas fornecem proteção contra tempestades, ondas e ação dos ventos (Barnier et al. 2011, Barbier 2015). O perfil inclinado das praias servem como amortecedor, reduzindo a energia das ondas e tempestades que podem causar um processo de erosão da praia e áreas adjacentes, principalmente em áreas urbanizadas (Checon et al. 2023). São importantes no processo de armazenamento, ciclagem e exportação de nutrientes, onde macrófitas e macroalgas que são lançadas às praias pelas ondas e marés sofrem degradação, os nutrientes dissolvidos são armazenados nos poros do sedimento aonde há um processo de remineralização e então esses nutrientes, agora inorgânicos, são exportados (Dugan et al. 2011).

Apesar de todo o seu dinamismo e da aparência visual muitas vezes comparada a “desertos” costeiros, as praias arenosas abrigam uma fauna diversa. Seus principais representantes incluem crustáceos, moluscos e poliquetas que compõem a macrofauna, além de representantes da meiofauna (McLachlan & Defeo 2017). A composição e estrutura dessas comunidades são fortemente influenciadas pelas características físicas da praia. De modo geral, a riqueza de espécies, abundância e biomassa aumentam ao longo de um gradiente morfodinâmico que vai das praias refletivas, com areia grossa e perfil íngreme, para as praias dissipativas, caracterizadas por areia fina e perfil suavemente inclinado (McLachlan & Dörvlo, 2005; McLachlan & Defeo, 2017). Além da morfodinâmica, a latitude exerce influência adicional sobre essas comunidades: praias localizadas em regiões tropicais tendem a abrigar uma maior diversidade de espécies, enquanto em regiões temperadas a abundância e a biomassa dos invertebrados são geralmente superiores (McLachlan & Dörvlo, 2005).

As praias são ecossistemas amplamente utilizados pelas sociedades humanas, fornecendo bens e serviços ecossistêmicos essenciais para a cultura, economia, saúde e conservação da biodiversidade (Checon et al., 2023; Schlender et al., 2023). Essas áreas constituem-se como espaços de interação entre populações humanas e o mar, sendo palco de atividades como a pesca, o turismo e diversas práticas recreativas (Barboza et al., 2021; Galil et al., 2024). A pesca, em particular, utiliza as praias como ponto de acesso ao mar, além de serem locais de desembarque e comercialização inicial do pescado. Além disso, abrigam uma rica diversidade de vertebrados e invertebrados, como moluscos, crustáceos e peixes, que são explorados para alimentação (Checon et al., 2023).

Serviços culturais como o turismo de praia tem uma grande importância para várias cidades costeiras, contribuindo significativamente na economia local, apoiando uma série de

atividades comerciais como comércio de ambulantes, quiosques e restaurantes, mercado imobiliário, hotelaria e supermercados (Checon et al. 2023). Além disso, a praia também é palco de outras atividades culturais como a prática de esportes, prática religiosa e educação ambiental (Checon et al. 2023).

O crescente uso humano das praias vem impondo pressões crescentes e multidimensionais sobre suas funções ecológicas e sobre a integridade de seus ecossistemas (Barboza et al., 2021). Impactos associados ao turismo de massa, ao tráfego de veículos sobre a faixa de areia, à urbanização costeira, à modificação física do habitat, à perda de conectividade dos ecossistemas costeiros e à intensificação da engenharia costeira têm comprometido não apenas a biodiversidade dessas áreas, mas também sua capacidade de continuar fornecendo serviços ecossistêmicos essenciais para as sociedades humanas (Schlender et al., 2023; Pombo et al., 2023; Rahman et al., 2024). Essas ameaças atuam em diferentes escalas espaciais (de metros a centenas de quilômetros) e temporais (de eventos episódicos, como alta temporada turística, a processos crônicos que se desenrolam ao longo de décadas ou séculos) (Figura 2) (Defeo et al., 2009).

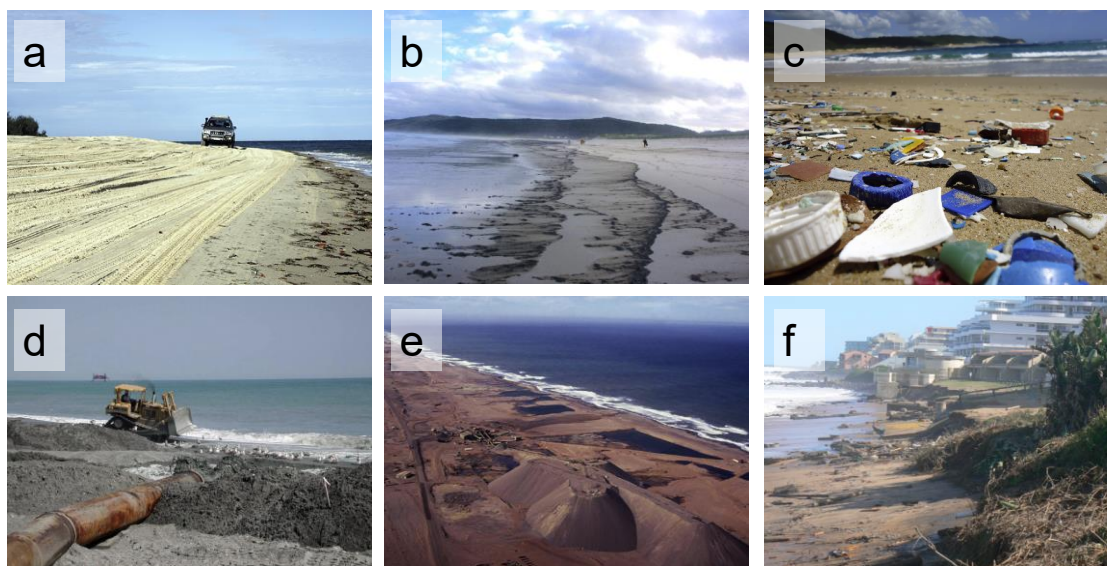


Figura 01 – Exemplos de ameaças às praias arenosas. A) tráfego de veículos na faixa de areia. b) poluição por óleo. c) poluição por lixo. d) obras de engenharia costeira. e) mineração. f) desenvolvimento urbano. Fonte: a,b,c,d,e McLachlan & Defeo 2017, f – Defeo et al. (2021)

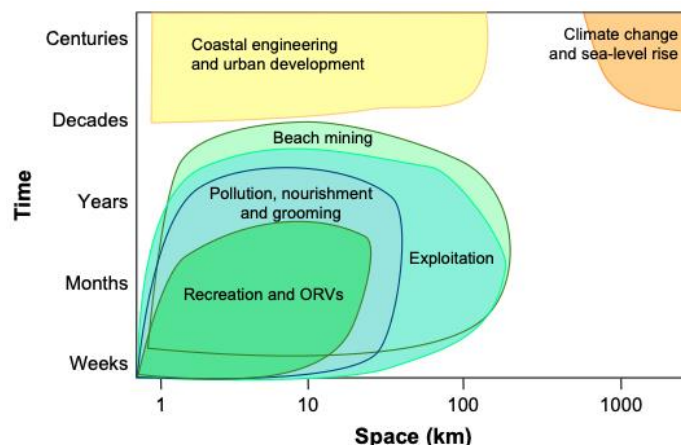


Figura 02 – Diagrama esquemático mostrando as escalas espaço-temporais de diferentes tipos de impactos que ocorrem nas praias arenosas. Fonte: Defeo et al. 2009

Os efeitos dessas pressões humanas sobre as comunidades bentônicas e a fauna associada às praias podem ser severos e variados. Tais impactos podem causar a morte de organismos por esmagamento (Costa et al. 2020), redução nas taxas de sobrevivência, crescimento e fecundidade (Defeo & de Alava, 1995) e a perda de habitat devido à erosão e ao aumento do nível do mar (McLachlan & Defeo 2017). Além disso, mesmo a presença humana não intrusiva, como simples trânsito de pedestres, pode provocar mudanças comportamentais na biota, alterando padrões de atividade e uso do espaço por diversas espécies (Defeo et al. 2009; Galil et al., 2024).

Entre os impactos registrados estão a morte direta de organismos por esmagamento (Costa et al., 2020), a redução nas taxas de sobrevivência, crescimento e fecundidade (Defeo & de Alava, 1995), e a perda de habitat devido a processos de erosão acelerada e à elevação do nível do mar (McLachlan & Defeo, 2017).

Os efeitos destas ameaças humanas variam conforme a zona da praia afetada, infralitoral, intermareal e supralitoral, sendo esta última geralmente mais sensível, pois é onde ocorrem a maior parte das estruturas de engenharia costeira e das perturbações antrópicas diretas (McLachlan & Defeo, 2017).

Ocipodídeos como sentinelas das praias

Para avaliar os possíveis impactos em praias arenosas, caranguejos-fantasma têm sido utilizados como indicadores de distúrbios ambientais, com a densidade e o diâmetro das tocas sendo comumente empregados como medidas indiretas que refletem essas alterações (Lucrezi et al., 2009).

Os caranguejos-fantasmas são caranguejos semiterrestres encontrados nas costas arenosas desde os trópicos até latitudes temperadas, sendo os maiores e mais conspícuos

invertebrados das praias arenosas expostas ao oceano em todo o mundo (Lucrezi & Schlacher, 2014).

Pertencentes à família Ocypodidae, os “caranguejos-fantasmas” possivelmente possuem essa denominação devido à sua coloração pálida e ao movimento rápido dos caranguejos que visualmente criam uma imagem efêmera de um fantasma (Cott 1929, Pearse et al. 1942). Além disso, *Ocypode* significa “pés rápidos” (Lucrezi & Schlacher, 2014)

De acordo com Sakai & Turkay (2013), existem 22 espécies dentro do grupo dos caranguejos fantasmas, sendo 21 espécies do gênero *Ocypode* e uma única espécie do gênero *Hoplocypode*.

A maioria das espécies possui coloração pálida, porém existem algumas exceções como o *Ocypode ryderi* que tem cor rosada com articulações vermelhas, o *O. madagascariensis* que é mais alaranjado, o *O. gaudichaudii* é vermelho, o *O. pallidula* que normalmente possui coloração rosa brihante quando emerge da toca, mas em poucos minutos muda para uma cor acizentada (Hayashi & Cooke 1978) (Figura 03). Essa mudança na coloração também foi observada e jovens da espécie *O. ceratophthalmus* que possuem coloração esverdeada mas durante à noite adquirem uma coloração escura (Little 1967, Stevens et al. 2013) (Figura 03). Esse mecanismo permite que os caranguejos se camuflem contra predadores (Stevens et al. 2013).

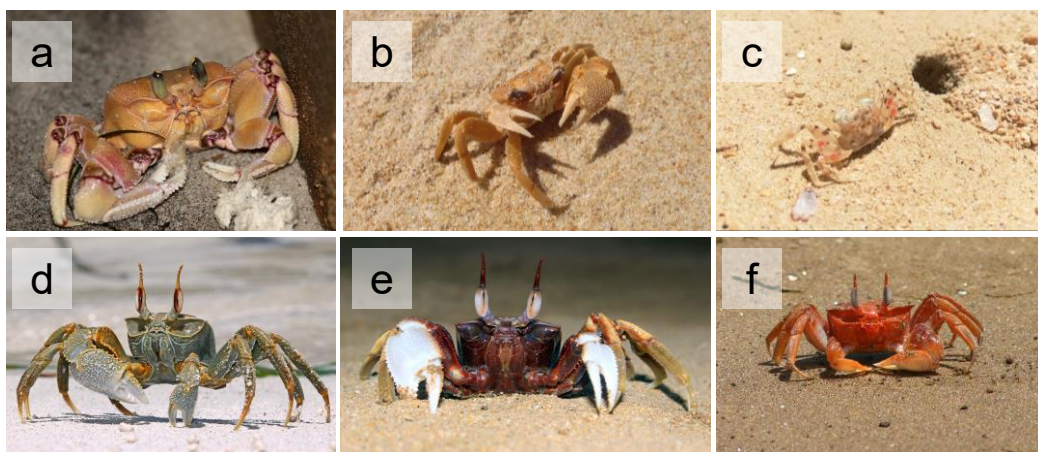


Figura - 03 Exemplos de coloração de caranguejos-fantasmas a) *Ocypode ryderi*, b) *Ocypode madagascariensis*, c) *Ocypode pallidula*, d) *Ocypode ceratophthalmus* na coloração clara, e) *Ocypode ceratophthalmus* na coloração escura, f) *Ocypode gaudichaudii*. Fonte: a) <https://uk.inaturalist.org/photos/2555844>, b) <https://www.inaturalist.org/photos/113695133>, c) <https://www.inaturalist.org/photos/14335840>, d) <https://www.inaturalist.org/photos/109256194>, e) <https://www.inaturalist.org/photos/18441981>, f) <https://www.inaturalist.org/photos/62683532>, todos acessados em 24/04/2024

Por serem animais semiterrestres, os caranguejos-fantasmas dependem da água para processos fisiológicos essenciais, como circulação e alimentação, o que levou a diversas adaptações morfofuncionais para a captação e o transporte de água em ambientes arenosos. Estudos como Wolcott (1976, 1984) demonstraram que a absorção de água pelos caranguejos envolve dois mecanismos complementares. O primeiro ocorre por meio de cerdas especializadas localizadas na abertura do canal inalante, entre o segundo e terceiro pares de pernas ambulatórias; essas cerdas utilizam a ação da capilaridade para transportar água do substrato úmido até as câmaras branquiais (Figura 04). O segundo mecanismo envolve o batimento rítmico do escafognatito, localizado na saída do canal exalante próximo à boca, que gera uma pressão hidrostática negativa nas câmaras branquiais que ficam com uma pressão menor do que o ambiente externo, criando um gradiente de pressão que facilita a extração de água do substrato. A combinação desses dois processos resulta em um sistema eficiente para a captação de água, fundamental para a manutenção da homeostase desses crustáceos em ambientes intermareais e supralitorâneos (Young & Lim 2022).

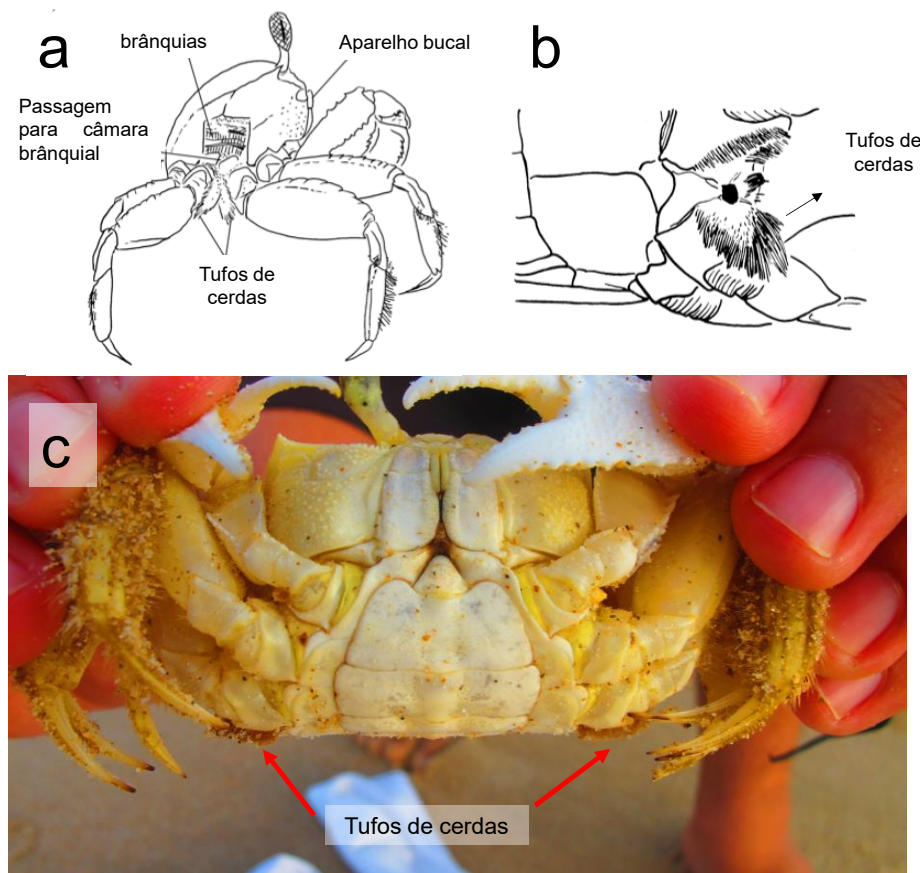


Fig. 04 – a) Porção da carapaça cortada de *Ocypode gaudichaudii* mostrando as estruturas envolvidas na captação de água. b) e c) tufos de cerdas de *Ocypode quadrata*. Fonte: a) Young & Lim 2022 (adaptado de Wolcott 1976), b) Wolcott 1984 e c) Jadson Pinto de Lima.

Outra adaptação para o meio terrestre são os olhos grandes com campo de visão de 360° que estão entre os mais evoluídos dentre os crustáceos (Cowles 1908 apud Lucreti & Schlacher 2014). Sua estrutura externa é formada principalmente por um pendúculo ocular que favorece seu amplo campo de visão e uma grande córnea que cobre a parte ventral do pendúculo ocular. Essa grande córnea junto com a capacidade de alternar o diâmetro do receptor de luz sob a córnea, ao longo do ciclo circadiano, melhoram sua resposta à mudanças na intensidade da luz, ajudando os caranguejos-fantasmas a detectarem grandes objetos a uma distância de pelo menos 45m (Cowles 1908 apud Lucreti & Schlacher 2014, Rosenberg & Langer 2001). As espécies de caranguejos-fantasmas podem ter a morfologia ocular diferente, servindo como caráter diagnóstico, como exemplo o *Ocypode ceratophthalmus* (Figura 5a), onde o pendúculo ocular se estende além da córnea formando um “chifre”, e o *Ocypode cursor* que o pendúculo forma uma espécie de escova de cabelos (Figura 5b) (Barnard 1950, Harley 1973).

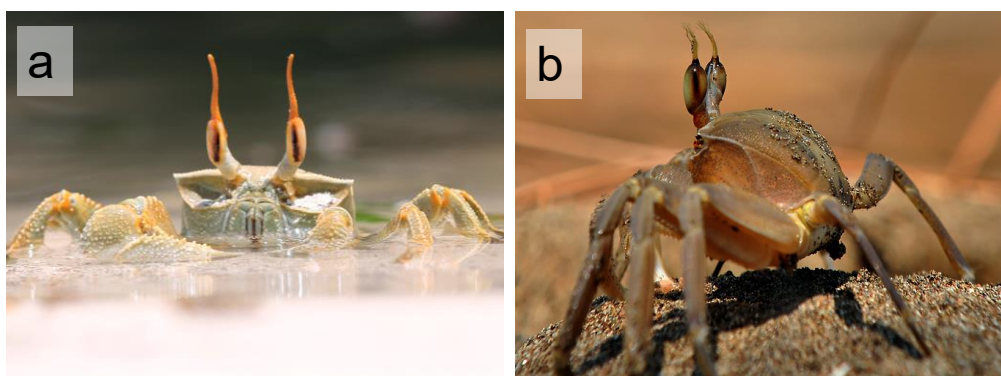


Fig. 05 - a) *Ocypode ceratophthalmus* com o pendunculo ocular formando um “chifre” Fonte: <https://www.inaturalist.org/photos/109256258>. b) *Ocypode cursor* com pendunculo formando uma “escova de cabelo”. Fonte: <http://www.nature-photogallery.eu/foto/863-ghost-crab/?puvod=87>.

Outra característica marcante dos caranguejos-fantasmas são suas pernas longas combinadas com dátilos em forma de gancho e altas taxas de consumo de oxigênio, adaptações que lhes conferem grande capacidade de locomoção. Esses caranguejos podem atingir velocidade de corrida de até 4m s⁻¹ (Hartnoll 1988, Cott 1929, Hafemann & Hubbard 1969, Perry et al. 2009). Além do movimento lateral típico dos caranguejos, os caranguejos-fantasmas estão entre os poucos caranguejos que podem se deslocar para frente e, em situações de fuga, podem realizar movimentos de forma bípede (Daumer et al. 1963, Hughes 1966, Wolcott 1978, Blickman & Full 1987, Trott 1988, Full & Weinstein 1992, Weinstein & Full 1992).

A velocidade de corrida dos caranguejos-fantasmas apresenta uma relação não linear com o tamanho do corpo: ela aumenta com a largura da carapaça até certo ponto, sendo que indivíduos de tamanho intermediário tendem a ser mais velozes do que indivíduos pequenos ou

grandes (Burrows & Hoyle, 1973). Esse padrão pode ser explicado por dois fatores principais. Primeiro, os caranguejos maiores carregam um peso corporal relativamente maior em relação ao comprimento de suas pernas, que cresce linearmente, enquanto o peso corporal exponencialmente (Burrows & Hoyle 1973). Segundo, caranguejos maiores atingem seu consumo máximo de oxigênio a velocidades mais baixas, limitando sua capacidade de manter altas velocidades de corrida em comparação com caranguejos de tamanho intermediário (Blickhan & Full 1987, Full 1987, Full & Weinstein 1992).

Detaca-se ainda o olfato e o paladar aguçados dos crustáceos (Cowles 1908 apud Lucresi & Schlacher 2014; Wellins et al. 1989). Os caranguejos-fantasmas detectam o odores através de cerdas quimiossensoriais localizadas nos dácilios e auxiliados por receptores nas antenas (Wellins et al. 1989). Além disso, as quelas e o aparelho bucal apresentam grande número de quimiorreceptores, reforçando suas habilidades sensoriais na busca por alimento (Wolcott & Wolcott 1999).

Os caranguejos fantasmas são sensíveis ao som transmitido tanto pelo ar quanto à vibrações do substrato (Popper et al. 2001), demonstrando capacidade de resposta a estímulos vibratórios a distâncias de até 10m. Em substratos úmidos, a detecção dessas vibrações é ainda mais eficiente (Salmon et al. 1977). A percepção de sons e vibrações desempenha um papel importante em comportamentos relacionados à defesa do território e ao ritual de corte (Imafuku et al. 2001; Clayton 2005).

Embora os caranguejos-fantasmas sejam capazes de respirar ar atmosférico, dependem da presenças de água para manter um ambiente interno suficientemente úmido, necessário ao funcionamento de seus órgãos respiratórios. A água é captada do sedimento ou diretamente da borda da água, por meio das cerdas localizadas na base das pernas, entre os segundos e terceiros pares. As trocas gasosas ocorrem em uma câmara branquial que abriga tanto pulmões quanto brânquias. O pulmão consiste em uma membrana epibrânquial altamente dobrada, localizada na parte dorsal da câmara branquial, sendo o principal local de captação de oxigênio do ar e excreção de CO₂ no ar (Flemister 1959, Diaz & Rodrigues 1977, Greenaway & Farrelly 1984, Al-Wassia et al. 1989, Henry 1994, Tsai & Lin 2012; Diaz & Rodrigues 1977, Greenaway & Farrelly 1984, Whiteley et al. 1990). As brânquias, situadas na parte ventral das câmaras branquiais (Pearse 1929, Greenaway & Farrelly 1984, Tsai & Lin 2012), são menores do que as dos caranguejos exclusivamente aquáticos, porém maiores do que dos caranguejos com mais afinidade terrestre, como *Cardisoma* e *Birgus spp.* (Cameron 1981). Essa combinação de

respiração pulmonar e brânquial constitui uma importante adaptação à vida em ambientes semiterrestres (Varnberg 1956, Henry 1994, Takeda et al. 1996).

A perda de água pelos caranguejos fantasmas ocorre por evaporação, devido à permeabilidade de seu exoesqueleto e aos altos níveis de atividade fora das tocas (Greenaway 1988), sendo esta perda superior à observada em outros caranguejos terrestres. Quando há disponibilidade, esses caranguejos exibem um fluxo abundante de urina (Wolcott 1984). Para evitar a perda excessiva de sais, os caranguejos-fantasmas reprocessam a urina onde os sais e a água são reabsorvidos nas câmaras branquiais (Wolcott & Wolcott 1985). Quando há excesso de sal, o animal aumenta a absorção de água do sedimento e elimina esse excesso de sal pela urina (Greenaway 1988). A tolerância à salinidade da água do ambiente varia de acordo com a espécie, estando dentro de uma faixa de 10 a 40. Os caranguejos-fantasmas não sobrevivem a exposições prolongadas tanto em água muito salina quanto em água doce (Lucrezi & Schlacher, 2014) (Tabela 01).

Tabela 01 - Resumo das tolerâncias de salinidade de caranguejos-fantasmas (*Ocypode spp.*). * Condições de laboratório; todos outros são baseados em observações de campo. LT50 = tempo ou dose no qual 50% dos indivíduos testados morrem. Fonte: Lucrezi & Schlacher (2014)

Espécies	Faixa de tolerância de salinidade	Notas	Localidade	Referências
<i>O. cursor</i>	10 psu (mínimo) 10 - 35 psu *	100% de mortalidade em 5psu após 7 dias 5% de mortalidade em 35psu após 7 dias 100% de mortalidade com 0,5psu após 2 dias (LT ₅₀) = 26h)*	Nigéria	Ewa-Oboho (1993)
<i>O. macrocera</i>	10 - 34 psu *	Não foi relatado se ocorre morte em qualquer um dos extremos	Costa leste da Índia	Rao (1966, 1969); Allayie et al. (2011)
<i>O. quadrata</i>	32-35 psu	0 - 48h * (exposição por até 12h. Não foi relatado se ocorreu morte em qualquer um dos extremos)	Brasil	Santos et al. (1989); Burggren et al. (1993); Santos & Moreira (1999)
<i>O. quadrata</i>	19-28 psu		Brasil	Vinagre et al. (2007); Branco et al. (2010)
<i>O. quadrata</i>	14 - 32 psu	Habitat estuarino	Brasil	Da Rosa & Borzone (2008)
<i>O. saratan</i>	38,8 - 40,1 psu		Omã	Kazemiyan (2008)
<i>O. stimpsoni</i>	Não registrado	Morte após 12h de exposição à água doce*	Taiwan	Tsai & Lin (2012)

A temperatura exerce também um papel decisivo na definição dos limites de distribuição geográfica, nos níveis de atividade diária e sazonal, bem como nos processos de crescimento e reprodução (Wolcott, 1988; Haley, 1972; Ahn et al., 1991; Negreiros-Fransozo et al., 2002; Florey & Hoyle, 1976; Weinstein, 1998). Assim como a salinidade, a faixa de tolerância de temperatura varia de acordo com a espécie (Lucrezi & Schlacher 2014). Em geral, os

caranguejos fantasmas são ativos em temperaturas do ar entre 12° e 50° (Lucrezi & Schlacher 2014), sendo que abaixo de 12° os caranguejos geralmente ficam inativos e permanecem dentro de suas tocas (Leber 1977).

Algumas espécies como *Ocypode quadrata* podem desencadear um comportamento semelhante à hibernação em temperaturas abaixo de 15° que pode durar de 3 a 6 meses (Vernberg & Vernberg 1968, Haley 1972, Leber 1982, Grant 1983). Para lidar com as altas dos ambientes arenosos, os caranguejos-fantasmas usam principalmente três mecanismos de regulação térmica. O primeiro é o resfriamento através da perda de água por evaporação, o que pode manter uma temperatura corporal até 5-6 °C abaixo da temperatura ambiente. O segundo consiste na restrição da atividade superficial, permanecendo por longos períodos dentro das tocas, que podem ser seladas com areia para mimizar as trocas térmicas com o exterior. O terceiro mecanismo envolve a aclimação fisiológica, com alterações metabólicas como o aumento da atividade de enzimas respiratórias ou da taxa de consumo de oxigênio em respostas a temperaturas elevadas (Vernberg & Vernberg 1968; Berry 1976; Eshky *et al.* 1988; Weinstein *et al.* 1994; Strachan *et al.* 1999).

Quanto à reprodução, os caranguejos-fantasmas possuem tanto reprodução sazonal como não sazonal, a depender da espécie e das condições ambientais (Lucrezi & Schlacher 2014). Embora seja esperado uma reprodução contínua ao longo do ano em regiões tropicais devido o clima quente favorecer o desenvolvimento das gônadas, e uma reprodução sazonal em regiões temperadas, onde as baixas temperaturas podem retardar a maturação das gônadas e liberação de larvas (Haley 1973, Hughes 1973, Brooke 1981, Al-Solamy & Hussein 2012), esse padrão não é universal. Diversas espécies tropicais também possuem reprodução sazonal, o que sugere que outros fatores, além da temperatura, regulam os ciclos reprodutivos (Lucrezi & Schlacher 2014).

Um desses fatores é o ciclo lunar, que pode influenciar a sincronização da maturidade sexual, a construção e defesa de tocas de acasalamento e a liberação de óvulos (Brooke 1981, Salmon 1983, Christoffers 1986, Christy 1987, Wellins *et al.* 1989, Saigusa *et al.* 2003). A cópula geralmente ocorre na superfície da praia, porém algumas espécies como *Ocypode ceratophthalmus*, *O. saratan*, *O. gaudichaudii* e *O. jousseaumei* podem construir tocas em espiral, com um monte de areia ao lado, utilizado como estrutura de cortejo (Hughes 1973, Hartnoll 1969). Esse monte de areia lateral à toca atua provavelmente como um sinal visual para atrair as fêmeas, indicando a presença de um macho reprodutivamente ativo. Quando uma fêmea se aproxima da toca de acasalamento, o macho pode emitir um som característico,

conhecido como estridulação, para atraí-la. Esse som é produzido pelo atrito entre a crista estridulante, localizada na parte interna do maior quelípode (Figura 6), e outra crista situada na terceira junta do mesmo apêndice (Hartnoll, 1969). A estridulação, portanto, integra um complexo comportamento de corte, combinando sinais táteis, visuais e acústicos para maximizar o sucesso reprodutivo.

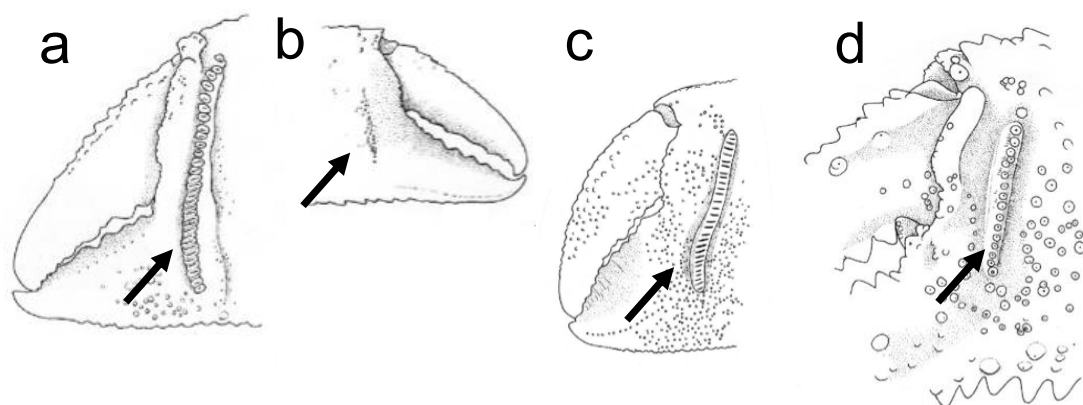


Fig 06 – Exemplos de cristas estridulantes (seta) localizadas na parte interna do maior quelípode: a) *Ocypode africana*, b) *Ocypode ceratophthalmus*, c) *Ocypode pallidula*, d) *Ocypode quadrata*. Fonte: Sakay & Turkay (2013).

Quando a fêmea receptiva ao acasalamento encontra um macho, o comportamento de cópula é iniciado com o macho subindo sobre a carapaça da fêmea pela parte posterior e usa seu quelípode menor para puxar e acariciar a parte anterior da carapaça da fêmea. Utilizando as pernas ambulacrais, o macho realiza uma série de batidas e carícias, virando a fêmea de cabeça para baixo, inserindo as pontas dos gonópodes nos gonopóros da fêmea, permanecendo nessa posição por até uma hora (Dunham & Gilchrist 1988).

As fêmeas fecundadas passam a carregar uma massa de ovos, de coloração escura ou alaranjada, presa aos apêndices abdominais ventrais (Crane 1939, Milne & Milne 1946) (Figura 7). O período entre a ovulação e eclosão pode durar até 43 dias (Haley 1972). Durante esse tempo, as fêmeas permanecem a maior parte do tempo dentro de suas tocas, saindo apenas ocasionalmente para irrigar os ovos (Milne & Milne 1946) ou para beber água, uma vez que a absorção de água pelas cerdas na base das pernas é mais difícil quando o abdômen está distendido pela massa de ovos (Koepcke & Koepcke 1953). Após o período de maturação dos ovos, as fêmeas saem de suas tocas, entram em contato com a água, ejetam a massa de ovos. As larvas são liberadas das membranas dos ovos. Esse evento de liberação larval é sincronizado

com os ciclos lunares, apresentando picos tanto na lua cheia quanto na lua nova (Brooke 1981, Wellins *et al.* 1989, Saigusa *et al.* 2003).

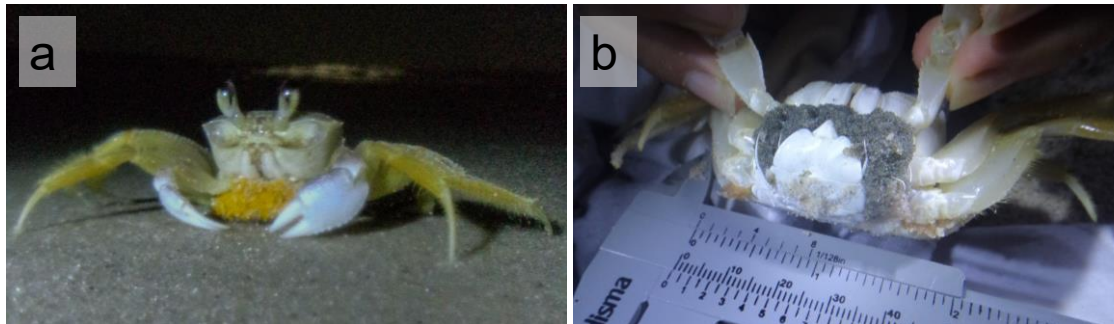


Fig. 07 – *Ocypode quadrata* fêmea carregando massa de ovos a) laranja e b) escura . Fonte: Matheus Oliveira Fortaleza

As larvas de caranguejos-fantasmas passam por cinco ou seis estágios de zoea, durante os quais vivem como organismos planctônicos de vida livre, dispersando-se na coluna d'água. que nadam livremente pelo plâncton e um estágio de megalopa que recruta na praia (Crane 1940, Raja Bai Naidu 1951, Díaz & Costlow 1972, Kakati 2005, McDermott 2009) (Figura 8). Após completar esses estágios iniciais, ocorre a metamorfose para o estágio de megalopa, fase intermediária que combina características larvais e juvenis. A megalopa é responsável pelo recrutamento nas zonas de arrebentação e intermareais das praias, onde o animal se estabelece e inicia a vida bentônica.

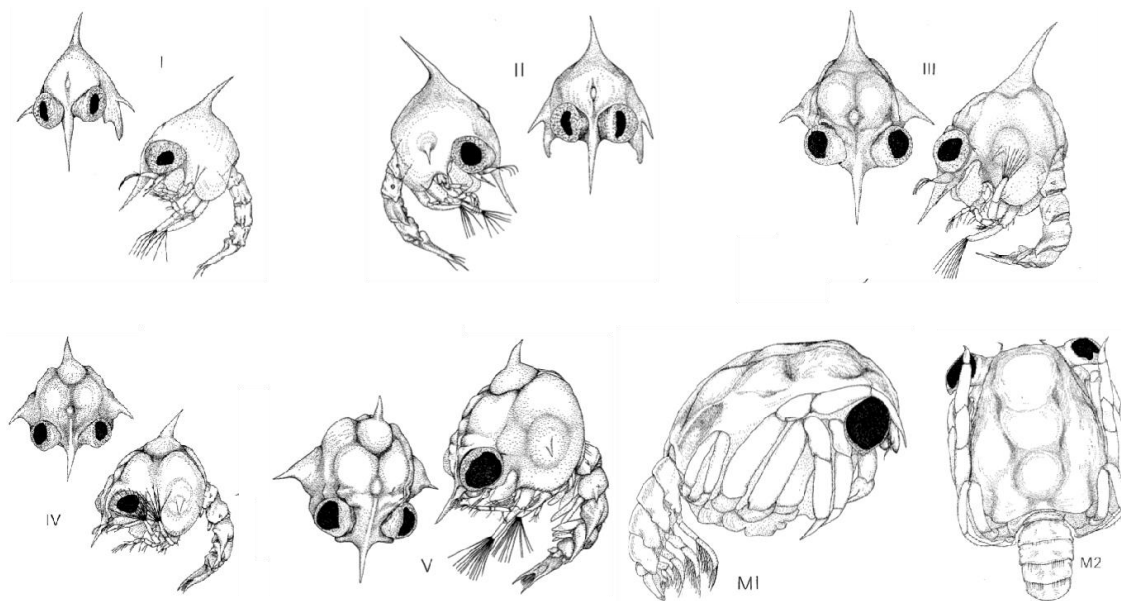


Fig. 08 – Desenho esquemático do desenvolvimento larval de *Ocypode quadrata*. Vista frontal e dorsal dos estágios zoea (I, II, III, IV e V) e estágio megalopa (M1 e M2). Fonte: Díaz & Costlow (1972)

Estima-se que a fase larval planctônica dos caranguejos-fantasmas dure entre 2 a 3 meses (Jackson et al., 1991). No entanto, estudos em laboratório registraram durações mais curtas para *Ocypode quadrata* e *O. ceratophthalmus*, variando entre 34 e 42 dias (Díaz & Costlow, 1972; Kakati, 2005). Após esse período, as larvas atingem o estágio de megalopa, fase em que recrutam as praias, geralmente ficando presas na areia durante a maré vazante (Smith, 1873; Crane, 1940; Raja Bai Naidu, 1954). Imediatamente após o recrutamento, as megalopas cavam tocas com até 15 cm de profundidade, onde ocorre a primeira muda para o estágio juvenil (Raja Bai Naidu, 1954; Smith, 1880; Crane, 1940).

O recrutamento ocorre em diferentes épocas do ano, dependendo da espécie. Em *O. quadrata*, por exemplo, esse processo pode ocorrer durante todo o ano, com picos no verão e possibilidade de até duas ninhadas anuais (Haley, 1972; Wolcott, 1978; Lucrezi & Schlacher, 2014). A maturidade sexual é geralmente alcançada após sete mudas, com intervalos de cerca de 35 dias entre cada muda (Rao, 1968; Haley, 1972), quando a largura da carapaça atinge de 19 a 26 mm, variando de acordo com a espécie e o sexo (Haley, 1969; Fransozo et al., 2002). Os machos geralmente atingem a maturidade mais cedo do que as fêmeas (Haley, 1969; Wolcott, 1988).

Durante o processo de ecdise, os caranguejos permanecem reclusos em suas tocas, que ficam tapadas entre 7 e 14 dias (Fellows, 1973; Greenaway, 1993). Após a muda, o animal consome sua exúvia, reabsorvendo sais essenciais como cálcio e magnésio para a calcificação do novo exoesqueleto (Greenaway, 1993). O crescimento continua após a maturidade sexual, com os machos podendo duplicar seu tamanho corporal (Haley, 1969, 1973; Al-Solamy & Hussein, 2012). Após a maturação, observa-se um crescimento diferencial entre os sexos: as quelas dos machos crescem proporcionalmente mais rápido, enquanto nas fêmeas o abdômen se desenvolve com maior intensidade, refletindo adaptações às funções reprodutivas (Hartnoll, 1974) (Figura 9).

Embora ainda sejam escassos os dados sobre a expectativa de vida dos caranguejos-fantasmas, *O. quadrata* é uma das poucas espécies para as quais há estimativas, com uma longevidade média de cerca de 3 anos (Haley, 1972; Alberto & Fontoura, 1999).



Fig.09-*Ocypode quadrata* macho (a) e fêmea (b). Observe que uma das quelas do macho é muito maior comparada as quelas da fêmea, por outro lado, o abdômen da fêmea mais largo do que o abdômen do macho. Fonte: Jadson Pinto de Lima.

Com relação ao seu comportamento, os caranguejos-fantasmas possuem modo de vida fossorial, ou seja, estão adaptados a cavar e viver debaixo do solo em tocas relativamente complexas, nas quais possuem diversas funções (Lucrezi & Schlacher 2014). Dentre as funções das tocas estão o fornecimento de refúgio contra predadores, proporcionar um ambiente úmido, evitar a dessecação em condições de calor, proteção durante o período de muda e desenvolvimento dos ovos, proteção durante o período de “hibernação” e local para a cópula (Lucrezi & Schlacher 2014). As tocas geralmente possuem uma entrada em forma de funil, um túnel circular ou oval e uma extremidade em forma de charuto ou inflada em forma de câmara (Ducan 1986, Strachan et al. 1999, Braithwaite & Talbot 1972, Evans et al. 1976). Os caranguejos-fantasmas podem contruir tocas em diversos formatos que lembram letras, dentre as mais comuns são tocas em forma de Y, J, I e U (Figura 10) (Lucrezi & Schlacher 2014). Outra forma de toca encontrada são as tocas em forma de espiral ou “S”, que são associadas à função de cópula (Vannini 1980). Além dessas formas, também são encontradas tocas em forma de M e L, porém são menos frequentes (Lucrezi & Schlacher 2014). O diâmetro da abertura das tocas é geralmente correlacionado com o tamanho do caranguejo e pode atingir até 75mm (Turra et al. 2005, Lucrezi et al. 2009, Tureli et al. 2009). Já a profundidade das tocas pode atingir até 2m e não está correlacionado ao tamanho do caranguejo e sim, principalmente, ao níveis de umidade no solo (Willians 1983, Antia 1989, Menezes et al. 2007) Tocas próximas a linha d’água são mais rasas, menos complexas e possuem vida útil curta, enquanto que tocas localizadas no supralitoral ou nas dunas tendem a ser mais complexas, mais profundas e com maior vida útil (Ducan 1986, De 2005). Foi observado também que a atividade humana influencia na complexidade e profundidade das tocas, onde em áreas perturbadas as tocas são mais rasas e menos complexas (Lucrezi & Schlacher 2010, Schlacher & Lucrezi 2010). A longevidade das tocas depende do local onde elas foram construídas. Tocas no entorno da região

intertidal possuem longividade mais curta, em torno de 1 a 7 dias pois as marés podem destruir essas tocas, já tocas construídas mais acima na costa, longe do alcance das marés podem ter longevidade acima de 10 dias (Hughes 1966, Evans et al. 1976).

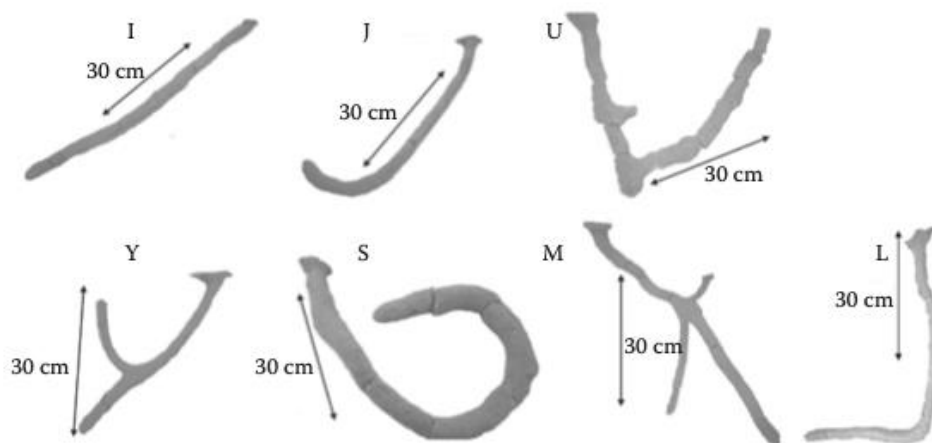


Fig.10– Formas de tocas de caranguejos-fantasmas *Ocypode ceratophthamus* e *Ocypode cordimanus*.
Fonte: Lucrezi & Schlacher (2014).

Apesar do modo de vida fossorial, os caranguejos-fantasmas estão regularmente presentes na superfície da praia para atividades como alimentação, construção de tocas e cortejo (Hughes 1973, Clayton 2005, Tureli *et al.* 2009). São animais predominantemente noturnos, contudo podem ser encontrados em atividade diurna, principalmente em praias livres de atividades humanas (Lucrezi & Schlacher 2014). Sua atividade na superfície da praia também pode estar relacionada às fases lunares, onde alguns estudos mostram uma maior atividade durante a lua nova (Brooke 1981, Clayton 2005, Moss & McPhee 2006)

Ao longo das praias, os caranguejos-fantasmas podem ocupar toda área compreendida entre as dunas e a zona intertidal, tendo uma variação espacial a depender da espécie (Jones 1972, Fellows 1975). Por exemplo, algumas espécies vivem estritamente no entremarés (ex: *O. gaudichaudii* e *O. brevicornis*, Rao 1968, Trott 1998), outras ocorrem principalmente no supralitoral (ex: *O. cordimanus*, *O. Kuhlii*, *O. ryderi* e *O. saratan*, Macnae & Kalk 1962, McLachlan *et al.* 1981, 1998, Vannini & Valmori 1981, Wooldridge *et al.* 1981, Turkay *et al.* 1996), enquanto que outras podem ocupar toda a área desde a zona intertidal até as dunas (ex: *O. quadrata*, Powers 1977, Maccarone & Mathews 2007). Dentro da mesma espécie, também pode haver variação espacial, ou seja, indivíduos da mesma espécie podem ocupar áreas diferentes da praia dependendo da localidade geográfica (ex: *O. ceratophthalmus*, *O. rotundata* e *O. pallidula* que podem ocupar regiões intertidais ou o supralitoral, dependendo da

localidade; Lighter 1977, Titgen 1982, Jones 1988, Apel & Turkay 1999, Haragi *et al.* 2010). Já quando ocorrem mais de uma espécie na mesma praia, elas tendem a ter algum grau de separação espacial (Lucrezi & Schlacher 2014). Quanto ao sexo, as fêmeas tendem a se distribuir mais próximas à linha d'água, já que necessitam de acesso a água para hidratação (Milne & Milne 1946, Wright 1968, Trott 1998). Assim como as fêmeas, os juvenis também tendem a se distribuir mais próximos da água, pois possuem menor tolerância à condição de seca nas zonas mais altas (Lucrezi & Schlacher 2014)

Em relação à alimentação, Os caranguejos-fantasmas apresentam uma ampla plasticidade trófica, possuindo principalmente cinco modos de alimentação: alimentação por depósitos de partículas orgânicas contidas nos sedimentos (ex: diatomáceas e meiofauna), consumo de detritos de algas e plantas encalhadas nas praias, consumo de carcaças de animais lançadas na praia, predação ativa (ex: pequenos invertebrados, filhotes de tartaruga) e canibalismo. (Lucrezi & Schlacher, 2014).

No intuito de descrever quais os componentes alimentares dos caranguejos fantasmas e suas preferências alguns trabalhos se destacam como Gomes et al. (2019), Rae et al. (2019) e Vale et al. (2022).

Rae et al. (2019) estudaram a ecologia trófica do caranguejo-fantasma *Ocypode convexa* na costa oeste da Austrália, utilizando análise do conteúdo estomacal, isótopos estáveis e um experimento de preferência alimentar. Eles descobriram que a dieta do caranguejo é variada, composta principalmente por algas pardas, ervas marinhas e insetos terrestres. A análise de isótopos estáveis mostrou consistência na alimentação ao longo do tempo e em diferentes locais. O experimento de preferência alimentar revelou uma clara preferência por alimentos de origem animal, especialmente peixes e gastrópodes, sugerindo que esses caranguejos são alimentadores oportunistas que favorecem fontes de proteína animal.

Para entender os fatores que influenciam nos hábitos alimentares de caranguejos-fantasmas *Ocypode quadrata* em praias subtropicais, Vale et al. (2022) analisaram o conteúdo estomacal de caranguejos de três praias morfologicamente diferentes no estado de Santa Catarina, Brasil. Estes autores descobriram que, ao longo do ano, os caranguejos se alimentam principalmente de insetos, crustáceos e matéria orgânica não identificada. Abelhas foram mais comuns nos meses frios e besouros nos meses quentes, refletindo os períodos de atividade desses insetos e dos caranguejos. Crustáceos como anfípodes e tatuís também foram frequentes na dieta, com variações dependendo da morfologia da praia e das habilidades natatórias dos caranguejos. Gomes et al. (2019), analisando o conteúdo estomacal de caranguejos-fantasma

Ocypode quadrata na praia Vermelha do Norte, Ubatuba, São Paulo, coletados durante as estações chuvosa e seca, observaram que, embora a quantidade de alimento nos estômagos não tenha variado significativamente entre as estações, o número de itens alimentares foi maior no período chuvoso, sendo a dieta composta principalmente por proteína animal, com destaque para artrópodes e insetos, os quais foram mais abundantes durante este período. Segundo estes autores, isso pode estar relacionado à maior mobilidade dos caranguejos em temperaturas mais altas.

Os caranguejos-fantasma também desempenham um papel ecológico importante como presa de vários predadores, servindo de ligação entre os ecossistemas terrestre e marinho (Lucrezi & Schlacher 2014). Eles são predados por répteis como lagartos, crocodilos e cobras; aves como corvos, corujas e falcões; e uma ampla gama de mamíferos, incluindo coiotes, cães, raposas, porcos, mangustos, guaxinins, gambás, ratos e até babuínos. (Blamires 2004, Tamarack 1988, Lucrezi & Schlacher 2014, Maslo et al. 2012, Branco et al. 2010, Schlacher et al. 2013, Rose & Polis 1998, Carlton & Hodder 2003, Koepcke & Koepcke 1953, Rose & Polis 1998, Mendonça et al. 2020, McLachlan 1980, Barton & Roth 2008, Amós 1966, Messiri 1978).

Estudos ecológicos sobre *Ocypode quadrata* no Ceará

Silva (2014) investigou a morfologia das tocas de *Ocypode quadrata* em duas praias do litoral cearense — Icarai e Redonda — com características morfodinâmicas contrastantes. Os resultados demonstraram que a complexidade estrutural das tocas está associada ao tipo de morfodinâmica praial: praias dissipativas, como Redonda, favoreceram a formação de tocas mais complexas, enquanto praias refletivas, como Icarai, apresentaram tocas mais profundas, mas estruturalmente mais simples. Além disso, foi identificada uma distribuição ontogenética clara, com indivíduos juvenis ocupando preferencialmente tocas do tipo Y e adultos associados a formas mais elaboradas, como J e Y com múltiplos braços. Esses achados destacam o potencial da morfologia das tocas como indicadora de características ambientais, sugerindo que variações na granulometria e topografia da praia influenciam diretamente os padrões de escavação e o comportamento espacial da espécie.

Na mesma linha, Girão (2016) analisou a distribuição espacial, a biologia populacional e a dinâmica temporal de *O. quadrata* em praias com diferentes níveis de urbanização ao longo do litoral cearense. A densidade de tocas foi geralmente maior em praias menos impactadas, como Canto Verde, ao passo que praias urbanizadas, como a Praia do Futuro, apresentaram

menor densidade, porém com tocas de diâmetro significativamente maior, sobretudo na zona supralitoral. Esses dados indicam que distúrbios antrópicos podem afetar a disponibilidade de habitat e influenciar a condição corporal dos indivíduos. O estudo também revelou padrões sazonais de recrutamento e associações positivas entre a distribuição dos caranguejos e variáveis ambientais como teor de matéria orgânica e composição do sedimento, reforçando o uso da espécie como bioindicador de impactos em ecossistemas costeiros.

Silva (2017) aprofundou a análise da morfologia das tocas de *O. quadrata* ao longo de gradientes espaciais e temporais na praia da Barra da Sucatinga. A autora avaliou como fatores biológicos (como o tamanho dos indivíduos) e físicos (como características do sedimento) influenciam a arquitetura das tocas. Os formatos simples e em Y foram os mais frequentes, com os juvenis preferindo tocas em Y e os adultos ocupando predominantemente o supralitoral, em tocas mais inclinadas e de maior diâmetro. Apesar das variações sazonais registradas, fatores como temperatura, umidade, granulometria e compactação do sedimento não foram determinantes na morfologia das tocas, indicando que fatores ontogenéticos exercem influência mais significativa sobre os padrões de escavação.

Fortaleza et al. (2019) investigaram o efeito do ciclo lunar sobre a densidade, o diâmetro e a distribuição das tocas de *O. quadrata* ao longo de três ciclos completos em uma unidade de conservação no litoral cearense. Os resultados revelaram que as fases lunares afetam significativamente a atividade dos caranguejos: durante as luas cheia e minguante, observou-se maior número de tocas e maior diâmetro médio, sobretudo em áreas mais afastadas da linha da maré alta. Em contraste, durante a lua nova, houve maior concentração de tocas próximas à zona de detritos, possivelmente como estratégia para reduzir exposição a predadores em noites de menor luminosidade. Esses padrões sugerem uma resposta comportamental adaptativa às variações de luminosidade e amplitude de maré, com implicações diretas sobre o uso do espaço e o comportamento de forrageamento.

Em complemento, Fortaleza (2021) avaliou a eficácia de diferentes métodos de amostragem populacional de *O. quadrata* — escavação de tocas, busca ativa e armadilhas do tipo pitfall —, visando melhorar a acurácia dos estudos ecológicos da espécie. Os resultados indicaram que os métodos de busca ativa e armadilhas foram mais eficazes na coleta de dados sobre estrutura populacional, maturidade sexual e proporção sexual, enquanto a escavação se mostrou limitada, especialmente na detecção de adultos. O estudo destaca a importância de utilizar metodologias combinadas para aprimorar a representatividade amostral e obter inferências mais robustas sobre a biologia e ecologia da espécie.

Em conjunto, os trabalhos analisados revelam padrões ecológicos consistentes para *Ocypode quadrata* em praias arenosas tropicais. A distribuição ontogenética é evidente, com juvenis concentrando-se em zonas mais baixas da praia e adultos ocupando o supralitoral. Tal padrão é também encontrado em outras praias do Brasil (Alberto & Fontoura 1999, Araújo et al. 2008, Souza et al. 2008, Corrêa et al. 2004, Maia-Carneiro et al. 2013, Turra et al. 2005). A morfologia das tocas varia em função da morfodinâmica costeira e da maturidade dos indivíduos, sendo tocas mais profundas típicas de praias refletivas e formas mais complexas predominantes em praias dissipativas. A densidade populacional tende a ser maior em áreas preservadas, enquanto praias urbanizadas abrigam indivíduos maiores, sugerindo possíveis efeitos de distúrbios antrópicos sobre o crescimento e comportamento espacial. Fatores astronômicos, como o ciclo lunar, também modulam a atividade e distribuição dos caranguejos. Além disso, a escolha do método de amostragem influencia significativamente os dados obtidos, ressaltando a necessidade de abordagens metodológicas adequadas. Esses padrões reforçam o potencial de *O. quadrata* como bioindicador de impactos ambientais e sua relevância em programas de monitoramento ecológico em ecossistemas costeiros.

REFERÊNCIAS

- Ahn, A.; Weinstein, R.B; Full, R.J. Increased temperature and water loss decrease locomotor performance of the ghost crab. *American Zoologist*. V.31. 1991.
- Alberto, R.M.F.; Fontoura, N.F. Distribuição e estrutura etária de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) em praia arenosa do litoral sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*. V.59. p.96-108. 1999.
- Al-Solamy, M.A.; Hussein, H.K. Population dynamics and reproductive aspects of the ghost crab *Ocypode saratan* at Jeddah Coas, Saudi Arabia. *Global Advanced Research Journal of Environmental Science and Toxicology*. V.1. p.52-59. 2012.
- Al-Wassia, A.H.; Innes, A.J.; Whiteley, N.M.; Taylor, E.W. Aerial and aquatic respiration in the ghost crab *Ocypode saratan* I. Fine structure of respiratory surfaces, their ventilation and refusion; oxygen consumption and carbon dioxide production. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Molecular and Integrative Physiology*. V.94. p.755-764. 1989.

- Andrades, R., Bolzan, M.S., Contaifer, L.S., Gomes, M.P., Albuquerque, C.Q., Gaelzer, L.R., Martins, A.S. Evidende of sandy beaches as growth grounds for comercial fish in South-western Atlantic. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*. V. 7(2). p.107-110. 2012.
- Antia, E.E. Beach cusps and burrowing activity of crabs on a fine-grained sandy beach, southeastern Nigeria. *Journal of Coastal Reserch*. V.5. p.263-270. 1989.
- Apel, M., & Türkay, M. Taxonomic composition, distribution and zooeoahic relationships of the grapsid and ocypodid crab fauna of intertidal soft bottoms in the Arabian Gulf. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 49, 131-142. 1999.
- Barbier, E.B., Hacker, S.D., Kennedy, C., Koch, E.W., Stier, A.C., Silliman, B.R. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*. V.81(2), p. 169-193. 2011.
- Barbier, E.B., Valuing the storm protection service of estuarine and coastal ecosystems. *Ecosyst Serv*. V.11. p. 32-38. 2015.
- Barbieri, E., Paes, E.T. The Birds at ilha Comprida beach (São Paulo State, Brazil): a multivariate approach. *Biota Neotrop*. V.8. p. 41-50. 2008.
- Barboza, C. A., Mattos, G., Soares-Gomes, A., Zalmon, I. R., & Costa, L. L. Low densities of the ghost crab *Ocypode quadrata* related to large scale human modification of sandy shores. *Frontiers in Marine Science*, 8, 589542. 2021.
- Barnard, K.H. Descriptive catalogue of South African decapod Crustacea (crabs and shrimps). *Annals of the South African Museum*. V.38. p.1-837. 1950.
- Berry, P.P. Natal's ghost crabs. Victims of the Middle East conflict? *African Wildlife*. V.30. p.35-37. 1976.
- Bjorndal, K.A., Jackson, J.B.C. Roles of sea turtles in marine ecosystems: reconstructing the past. In: Lutz, P.L., Musick, J.A., Wyneken, J. (eds). *The biology of sea turtles*. CRC Press, Boca Raton. 2002.
- Blickhan, R.; Full, R.J. Locomotion energetics of the ghost crab II. Mechanics of the centre of mass during walking and running. *Journal of Experimental Biology*. V.130. p.155-174. 1987.

- Braithwaite, C.J.R.; Talbot, M.R. Crustacean burrows in the Seychelles, Indian Ocean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V.11. p.265-285. 1972.
- Brooke, M.L. Size as a factor influencing the ownership of copulation burrows by the ghost crab (*Ocypode ceratophthalmus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*. V.55. p.63-78. 1981.
- Brown, F.A. The crustacean sinus gland and chromatophore activation. *Physiological Zoology*. V.13. p. 343-355. 1940.
- Burrows, M.; Hoyle, G. The mechanism of rapid running in the ghost crab, *Ocypode ceratophthalma*. *Journal of Experimental Biology*. V.58. p.327-349. 1973.
- Calyton, D. Singing and dancing in the ghost crab *Ocypode platytarsus* (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). *Journal of Natural History*. V.42. p.141-155. 2008.
- Cameron, J.N. Brief introduction to the land crabs of the Palau islands: stages in the transition to air breathing. *Journal of Experimental Zoology*. V.218. p.1-5. 1981
- Checon H., H.; Xavier L.Y.; Gonçalves L.R. Ecosystem Services. In: Amaral A.C.Z.; Checon H.H.; Corte G.(editors). *Brazilian Sandy Beaches*. Springer Nature. Chapter 8. 2023.
- Christoffers, E.W. Ecology of the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius) on Assateague Island, Maryland and the impacts of various human uses of the beach on their distribution and abundance. PhD thesis, Michigan State University, East Lansing, MI, USA. 1986.
- Christy, J.H. Competitive mating, mate choice and mating associations of brachyuran crabs. *Bulletin of Marine Science*. V.41. p.177-191. 1987.
- Clayton, D. Substrate (acoustic/vibrational) communication and ecology of the ghost crab *Ocypode jousseaumei* (Brachyura: Ocypodidae). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. V.38. p.53-70. 2005.
- Costa, L.L.; Secco, H.; Arueira, V.F.; Zalmon, I.R. Mortality of the Atlantic ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) due to vehicle traffic on sandy beaches: A road ecology approach. *Journal of Environmental Management*. 260. 110168, 2020.
- Cott, H.B. Observations on the natural history of the racing crab *Ocypode ceratophthalma* from Beira. *Proceedings of the Zoological Society of London*. p. 755-765. 1929

- Cowles, R.P. Habits, reactions and associations in *Ocypode arenaria*. Papers from the Tortugas Laboratory of the Carnegie Institution of Washington. V.2. p.1-41. 1908.
- Crane, J. Eastern Pacific expeditions of the New York Zoological Society. XXVI. On the post-embryonic development of brachyuran crabs of the genus *Ocypode*. *Zoologica*. V.25. p.65-82. 1940.
- Crane, J. Fiddler crabs of the world. *Ocypodidae: Genus Uca*. Princeton University Press, Princeton. 1975.
- Crane, J. The painted ghost crabs of Honda Bay. *Bulletin of the New York Zoological Society*. V.42. p.19-25. 1939.
- Daumer, K.; Jander, R.; Waterman, T.H. Orientation of the ghost crab *Ocypode* in polarized light. *Zeitschrift fur Vergleichender Physiologie*. V.47. p.56-76. 1963.
- DE ARAUJO, C. C. V., DE MELO ROSA, D., & Fernandes, J. M. Densidade e distribuição espacial do caranguejo *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Ocypodidae) em três praias arenosas do Espírito Santo, Brasil. *Biotemas*, 21(4), 73-80. 2008.
- De, C. Biophysical model of intertidal beach crab burrowing: application and significance. *Ichnos*. V.12. p. 11-29. 2005.
- Dean, R.G. Heuristic models of sand transport in the surf zone. *Proc. Conf. on Engineering Dynamics in the Surf Zone*, Sydney, N.S.W. p.208-214. 1973.
- Defeo, O., & Elliott, M. The ‘triple whammy’ of coasts under threat—why we should be worried!. *Marine pollution bulletin*, 163, 111832. 2021.
- Defeo, O., Alava, A. Effects of human activities on long-term trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series*. 123. 73-82. 1995
- Defeo, O.; McLachlan, A.; Armitage, D.; Elliot, M.; Pittman, J. Sandy beach social-ecological system at risk: regime shifts, collapses, and Governance challeges. *Frontiers in Ecology and the Environment*. V.19(10). p.564-573. 2021.

Defeo, O.; McLachlan, A.; Schoeman, D.S. Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. Volume 81, Issue 1, 1-12, 2009.

Díaz, H.; Costlow, J.D. Larval development of *Ocypode quadrata* (Brachyura: Crustacea) under laboratory condition. *Marine Biology*. V.15. p.120-131. 1972.

Díaz, H.; Rodríguez, G. The branchial chamber in terrestrial crabs: a comparative study. *The Biological Bulletin*. V.153. p.485-504. 1977.

Ducan, G.A. Burrows of *Ocypode quadrata* (Fabricius) as related to slopes of substrate surfaces. *Journal of Palaeontology*. V.60. p.384-389. 1986.

Dugan, J.E., Hubbard, D.M., Page, H.M., Schimel, J.P. Marine macrophyte wrack inputs and dissolved nutrientes in beach sands. *Estuaries and Coasts*. V. 34. p. 839-850. 2011.

Dunham, D.W.; Gilchrist, S.L. Behaviour. In: Burggren, W.W.; McMahon, B.R. (eds). *Biology of the Land Crabs*. Cambridge: Cambridge University Press. p.97-138. 1988.

Eshky, A.A.; Atkinson, R.J.A.; Taylor, A.C. Effects of temperature on oxygen consumption and heart rate in the semi-terrestrial crab *Ocypode saratan* (Forskal). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. V.13. p.341-158. 1988.

Evans, S.M.; Cram, A.; Eaton, K.; Torrance, R.; Wood, V. Foraging and agonistic behaviour in the ghost crab *Ocypode kuhlii* de Haan. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. v.4. p.121-135. 1976.

Fanini, L.; Defeo, O.; Elliot, M. Advances in sandy beach research – Local and global perspectives. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. V.234. 2020.

Félix, F.C., Spach, H.J., Moro, P.S., Schwarz Jr, R., Santos, C., Hackrad, C.W., Hostim-Silva, M. Utilization patterns of surf zone inhabiting fish from beaches in Southern Brazil. *Pam Am J Aquat Sci*. V. 2. p. 27-39. 2007.

Fellows, D.P. Behavioral ecology of the ghost crab *Ocypode ceratophthalmus* and *Ocypode cordimana* at Fanning Atoll, Line Islands. In: Chave, K.E.; Kay, E.A. Fanning (eds). *Island Expedition. July and August, 1972*. Hawaii Institute of Geophysics, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii. P.219-241. 1973.

Flemister, S.C. Histophysiology of gill and kidney of crab *Ocypode albicans*. Biological Bulletin. V.116. p.37-48. 1959.

Florey, E.; Hoyle, G. The effects of temperature on a nerve-muscle system of the Hawaiian ghost crab, *Ocypode ceratophthalma* (Pallas). Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Natural and Behavioral Physiology. V.110. p. 51-64. 1976.

Fortaleza, M.O. O efeito de diferentes métodos de coleta na avaliação populacional de *Ocypode quadrata* (J.C.Fabricius, 1787) (Brachyura – Ocypodidae). Dissertação de mestrado. Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação. Universidade Federal Rural do Semi-árido. 2021

Fortaleza, M.O.; Girão, M.M.L.; Franklin-Júnior, W.; Lima, J.P.; Rocha-Barreira, C.A. WHICH MOON PHASE DO WE FIND MORE GHOSTS? EFFECTS OF LUNAR CYCLE ON THE GHOST CRAB *OCYPODE QUADRATA* (FABRICIUS, 1787). Arquivos de Ciências do Mar. V.52(2). p.85-97. 2019.

Fransozo, A.; Negreiros-Fransozo, M.L.; Bertini, G. Morphometric study of the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1887) (Brachyura, Ocypodidae) from Ubatuba, São Paulo, Brazil. In: Escobar-Briones, E.; Alvarez, F. (eds). Modern Approaches to the Study of Crustacea. Proceedings of the Crustacean Society 2000 Summer Meeting, held June 26-30, 2000, in Puerto Vallarta, Mexico. New York: Kluwer Academic/Plenum Publisher. P.189-195. 2002.

Freire, K.M.F., Bispo, M.C.S., Luz, R.M.C. Competitive marine fishery in the state of Sergipe, Acta Fish Aquat Resour. V.2. p. 59-72. 2014.

Full, R.J, Locomotion energetics of the ghost crab. I. Metabolic cost and Endurance. Journal of Experimental Biology. V.130. p.137-153. 1987.

Full, R.J.; Weinstein, R.B. Integrating the physiology, mechanics and behavior of rapid running ghost crabs: slow and steady doesn't always win the race. American Zoologist. V.32. p. 382-395. 1992.

Galil, B. S., Goren, M., Gayer, K., & Bronstein, O. No place to call home: Distribution patterns of the tufted ghost crab, *Ocypode cursor*, populations in nature reserves, Israel, Eastern Mediterranean. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 34(3). 2024.

- Girão, M.M.L. Aspectos ecológicos do caranguejo-fantasma *Ocypode quadrata* Fabricius, 1787 (Brachyura Ocypodidae) em praias arenosas do litoral cearense. Tese de doutorado. Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais, Universidade Federal do Ceará. 2016
- Gonzalez, S.A., Yanez-Navea, K., Munoz, M. Effect of coastal urbanization on sandy beach coleóptera *Phaleria maculata* (Kulzer, 1959) in Northern Chile. *Marine Pollution Bulletin*. 83. P. 265-274. 2014.
- Grant, D. Ghost crabs at Sandy Hook NJ. *Underwater Naturalist*. V.14. p.25. 1983.
- Greenaway, P. Calcium and magnesium balance during molting in land crabs. *Journal of Crustacean Biology*. V.13. p.191-197. 1993.
- Greenaway, P. Ion and water balance. In: Burrggren, W.W.; McMahon, B.R. (eds). New York: Cambridge University Press. p.211-248. 1988.
- Greenaway, P.; Farrelly, C.A. The venous system of the terrestrial crab *Ocypode cordimanus* (Desmarest 1825) with particular reference to the vasculature of the lungs. *Journal of Morphology*. V.181. p.133-142. 1984.
- Hafemann, D.R.; Hubbard, J.I. On the rapid running of ghost crabs (*Ocypode ceratophthama*). *Journal of Experimental Zoology*. V.170. p.25-32. 1969.
- Haley, S.R. On the use of morphometric data as a guide to reproductive maturity in the ghost crab, *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas) (Brachyura, Ocypodidae). *Pacific Science*. V.27. p.350-362. 1973.
- Haley, S.R. Relative growth and sexual maturity of the Texas ghost crab, *Ocypode quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*. V.17. p. 285-297. 1969.
- Haley, S.R. Reproductive cycling in the ghost crab, *Ocypode quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*. V.23. p.1-11. 1972.
- Haley, S.R. Reproductive cycling in the ghost crab, *Ocypode quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*. V.23. p.1-11. 1972.

- Haragi, S. B., Naik, U. G., & Rathod, J. L. (2010). Brachyuran diversity in sub littoral zone of tropical estuary, Karwar, west coast of India. *Lake 2010: Wetlands, Biodiversity and Climate Change, 2010*, 1-12.
- Hartnol, R.G. Mating in the Brachyuta. *Crustaceana*. V.16. p.161-181. 1969.
- Hartnoll, R.G. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda Brachyura). *Crustaceana*. V.27. p.131-136. 1974.
- Hartnoll, R.G. Growth and molting. In: Burggren, W.W.; McMahon, B.R. (eds) *Biology of the Land Crabs*. New York: Crambridge University Press. P.186-210. 1988.
- Hayashi, J.H.; Cooke, I.M. Continuous recording of erythrophore membrane potential during change of stage in *Ocypode pallidula* (Crustacea). *Journal of Experimental Zoology*. V.204. p. 163-169. 1978.
- Henry, R.P. Morphological behavioural, and physiological characterization of bimodal breathing crustacean. *American Zoologist*. V.34. p.205-215. 1994.
- HOBBS, C.H.; LANDRY, C.B. & PERRY, J.E. Assessing anthropogenic and natural impacts on Ghost Crabs (*Ocypode quadrata*) at Cape Hatteras National Seashore, North Carolina. *Journal of Coastal Research*, 24, 1450-1458. 2008.
- Hughes, D.A. Behavioural and ecological investigations of the crab *Ocypode ceratophthalmus* (Crustacea: Ocypodidae). *Journal of Zoology*. V.50. p.129-143. 1966.
- Hughes, D.A. On mating and the “copulation burrows” of crabs of the genus *Ocypode* (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*. V.24. p.72-79. 1973.
- Imafuku, M.; Habu, E.; Nakajima, H. Analysis of waving and sound-production display in the ghost crab, *Ocypode stimpsoni*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. V.34. p.197-211. 2001.
- Jackson, L.F.; Smale, M.J.; Berry, P.F. Ghost crabs of the genus *Ocypode* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) of the east coast of South Africa. *Crustaceana*. V.61. p.280-286. 1991.

Jones, D. A. Aspects of the ecology and behaviour of *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas) and *O. kuhlii* de Haan (Crustacea: Ocypodidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 8(1), 31-43. 1972.

Jones, D. S. The occurrence of *Ocypode pallidula* Jacquinot (Decapoda, Brachyura) in Australia and the Coral Sea. *Crustaceana*, 33-38. 1988.

Kakati, V.S. Larval development of ghost crab *Ocypode ceratophthalma* (Pallas) under laboratory conditions. In: Vasudevappa, C.; Basavaraju, Y.; Seenappa, D.; Ayyappan, S.; Reddy, S.R. (eds) *The Seventh Indian Fisheries Forum Proceedings*. Mangalore, Karnataka: Asian Fisheries Society Indian Branch. P.91-99. 2005.

Koepcke, H.W.; Koepcke, M. Contribución al conocimiento de la forma de vida de *Ocypode gaudichaudis* Milne Edwardas et Lucas (Decapoda, Crust.). *Revista Científica*. V.55. p157-202. 1953.

Leber, K.M. Seasonal community dynamics of macrobenthos on a high energy sandy beach in North Carolina. Master thesis, East Carolina University, Greenville, North Carolina, USA. 1977.

Leber, K.M. Seasonality of macroinvertebrates on a temperate, high wave energy sandy beach. *Bulletin of Marine Science*. V.32. p.86-98. 1982.

Lighter, F. J.. *The social use of space: aspects of ecology, ethology and endocrinology in the ghost crabs ocypode ceratophthalmus (pallas) and ocypode laevis dana*. university of hawaii at manoa. 1977.

Little, G. Chromatophore responses in relation to the photoperiod and background color in the Hawaiian ghost crab, *Ocypode ceratophthalma* (Pallas). *Pacific Science*. V.21. p.77-84. 1967.

Lucrezi, S.; Schlacher, T.; Walker, S. Monitoring human impacts on sandy shore ecosystems: a test of ghost crabs (*Ocypode* spp.) as biological indicators on an urban beach. *Environmental Monitoring and Assessment*. 152. 2009.

Lucrezi, S.; Schlacher, T.A. Impacts of off-road vehicles (ORVs) on burrow architecture of ghost crabs (genus *Ocypode*) on sandy beaches. *Environmental Management*. V.45. p.1352-1362. 2010.

- Lucrezi, S.; Schlacher, T.A. The ecology of ghost crabs – a review. *Oceanography and Marine Biology*. V.52. p.201-256. 2014.
- Luijendijk, A.; Hagenaars, G.; Ranasinghe, R.; Baart, F.; Donchyts, G.; Aarninkhof, St. The state of the world's beaches. *Scientific Reports*. V.8. 2018.
- MacCarone, A. D., & Mathews, P. L. Effect of human disturbance on the abundance and spatial distribution of the Atlantic Ghost crab (*Ocypode quadrata*)(Fabricius 1798) on a Texas beach. *The Texas Journal of Science*, 59(1), 51-61. 2007.
- Macnae, W., & Kalk, M. The fauna and flora of sand flats at Inhaca Island, Moçambique. *The Journal of Animal Ecology*, 93-128. 1962.
- Magalhães, W.F.; Lima, J.B.; Barros F. & Dominguez, J.M.L. Is *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) a useful tool for exposed sandy beaches management in Bahia State (Northeast Brazil)? *Brazilian Journal of Oceanography*, 57, 149-152. 2009.
- Masselink, G.; Short, A.D. The effect of tide range on beach morphodynamics and morphology: a conceptual beach model. *Journal of Coastal Research*. V.9(3). p.785-800. 1993.
- McDermott, J.J. Notes on the unusual megalope of the ghost crab *Ocypode quadrata* and related species (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). *Northeastern Naturalist*. V.16. p.637-646. 2009.
- McLachlan, A.; Dorvlo, A. Global Patterns in Sandy Beach Macrobenthic Communities. *Journal of Coastal Reserch*. V.4. p.674-687. 2005.
- McLachlan, A; Defeo, O. The ecology of sandy shores. Academic press, 2017.
- Menezes, C.; Paise, G.; Levy, G.; Oliveira, L. Distribuição espacial e profundidade de toca de marinha-farinha *Ocypode quadrata* (Crustacea: Decapoda) na praia de Tucuruçá, Cananéia. In: Machado, G.; Prado, P.I.K.L.; Oliveira, A.A. (eds). Livro do curso campo “Ecologia da Mata Atlântica” São Paulo, Brazil: Universidade de São Paulo. P.1-3. 2007.
- Miller, D.C. The feeding mechanism of fiddler crabs, with ecological considerations of feeding adaptations. *Zoologica*. V.46. p.89-101. 1961.
- Milne, L.J.; Milne, M.J. Notes on the behaviour of the ghost crab. *The American Naturalist*. V.80. p.362-380. 1946.

- Moss, D., & McPhee, D. P. The impacts of recreational four-wheel driving on the abundance of the ghost crab (*Ocypode cordimanus*) on a subtropical sandy beach in SE Queensland. *Coastal management*, 34(1), 133-140. 2006.
- Nascimento, M.S.V.; Sassi, R. Análise da atividade pesqueira e das condições socioeconômicas dos pescadores artesanais de Cajueiro da Praia, Estado do Piauí, Brasil. *Gaia Sci.* V.1. p. 141-154. 2007.
- Negreiros-Fransozo, M.L.; Fransozo, A.; Bertini, G. Reproductive cycle and recruitment period of *Ocypode quadrata* (Decapoda, Ocypodidae) at a sandy beach in southeastern Brasil. *Journal of Crustacean Biology*. V.22. p. 157-161. 2002.
- Noriega, R.; Schlacher, T.A. & Smeuninx, B. Reductions in Ghost Crab Populations Reflect Urbanization of Beaches and Dunes. *Journal of Coastal Research*, 28(1), 123-131. 2012.
- Ortega, L.; Castillo, J.C.; Espino, M.; Yamashiro, C.; Defeo, O. Effects of fishing, market price, and climate on two South American clam species. *Marine Ecology Progress Series*. V. 469. p. 71-85. 2012.
- Pearse, A.S. The ecology of certain estuarine crabs at Beaufort, NC. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*. V.44. p.230-237. 1929.
- Pearse, A.S.; Humm, H.J.; Wharton, G.W. Ecology of sandy beaches at Beauford, NC. *Ecological Monographs*. V.12. p. 135-190. 1942
- Pereira, H.H., Neves, L.M., Costa M.R. Fish assemblage structure on sandy beaches with diferente anthropogenic influences and proximity of spawning grounds. *Marine Ecology*. V. 36. p. 16-27. 2015.
- Perry, M.J.; Tait, J.; Hu, J.; White, S.C.; Medler, S. Skeletal muscle fiber types in the ghost crab, *Ocypode quadrata*: implications for running performance. *Journal of Experimental Biology*. V.212. p.673-683. 2009.
- Pombo, M., & Turra, A. The burrow resetting method, an easy and effective approach to improve indirect ghost-crab population assessments. *Ecological Indicators*, 104, 422-428. 2019.

- Pombo, M., Cornwell, T., & Turra, A. Beach morphodynamics modulate the effects of multidirectional habitat loss on population density and size structure of the Atlantic ghost crab *Ocypode quadrata*. *Marine Environmental Research*, 190, 106107. 2023.
- Popper, A.N.; Salmon, M.; Horsch, K.W. Acoustic detection and communication by decapod crustaceans. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Natural and Behavioral Physiology*. V.187. p.83-89. 2001.
- Rahman, M. B., Smriti, S., Rahman, M. J., & Ullah, H. Conservation efforts mitigate effects of human disturbance on ghost crab (*Ocypode macrocera*) abundance and behavior on a sandy beach in Kuakata, Bangladesh. *Regional Studies in Marine Science*, 77, 103670. 2024.
- Raja Bai Naidu, K.G. Some aspects in the development and bionomics of *Ocypoda platytarsis*. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences. Section B*. v.33. p.32-40. 1951.
- Raja Bai Naidu, K.G. The post-larval development of the shore crabs *Ocypoda platytarsis* Milne Edwards and *Ocypode cordimana* Desmarest. *Proceedings of the Indian Academy of Science, Section B*. V.40. p.89-101. 1954.
- Rao, K.R. The pericardial sacs of *Ocypode* in relation to the conservation of water, molting, and behavior. *American Zoologist*. V.8. p.561-567. 1968.
- Rosenberg, J.; Langer, H. Ultrastructural changes of rhabdoms of the eyes of *Ocypode* species in relation to different regimes of light and dark adaptation. *Journal of Crustacean Biology*. V.21. p.345-353. 2001.
- Saigusa, M.; Okochi, T.; Ikei, S. Nocturnal occurrence, and synchrony with tidal and lunar cycles, in the invertebrate assemblage of a subtropical estuary. *Acta Oecologica*. V.24. p.S191-S204. 2003.
- Sakai, K.; Turkay, M. Revision of the genus *Ocypode* with the description of a new genus, *Hoplocypode* (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Memoirs of the Queensland Museum-Nature*. V.56. p.665-793. 2013.
- Salmon, M. Acoustic 'calling' by fiddler and ghost crabs. *Australian Museum Memoir*. V.18. p.63-76. 1983.

Salmon, M.; Horch, K.W; Hyatt, G.W. Barth's myochordotonal organ as a receptor for auditory and vibrational stimuli in fiddlers crabs (*Uca pugilator* and *U. minax*). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. V.4. p.187-194. 1977.

Schlacher, T.A., Lucrezi, S., Peterson, C.H., Connolly, R.M., Olds, A.D., Althaus, F., Hyndes, G.A., Maslo, B., Gilby, B.L, Leon, J.X., Weston, M.A., Lastra, M., Williams, A., Schoeman, D.S. Estimating animal populations and body sizes from burrows: Marine ecologists have their heads buried in the sand. *Journal of Sea Research* 112. 5–64. 2016.

Schlacher, T.A., Strydom, S., Connolly, R.M., Schoeman, D. Donor-Control of scavenging food webs at the land-ocean interface. *PLoS One*. V.8. 2013.

Schlacher, T.A.; Jager, R. & Nielsen, T. Vegetation and ghost crabs in coastal dunes as indicators of putative stressors from tourism. *Ecological Indicators*. V.11. p.284-294. 2011.

Schlacher, T.A.; Lucrezi, S. Experimental evidence that Vehicle traffic changes burrow architecture and reduces population density of ghost crabs on sandy beaches. *Vie et Milieu – Life and Environment*. V.60. p.313-320. 2010.

Schlacher, T.A.; Thompson, L.M.C. & Price, S. Vehicles versus conservation of invertebrates on sandy beaches: quantifying direct mortalities inflicted by off-road vehicles (ORVs) on ghost crabs. *Marine Ecology Evolutionary Perspective*, 28, 354-367. 2007.

Schlender, K., Corte, G., Durdall, A., Habtes, S., & Grimes, K. W. Urbanization driving *Ocypode quadrata* burrow density, depth, and width across Caribbean beaches. *Ecological Indicators*, 153, 110396. 2023.

Severino-Rodrigues, E., Pita, J.B., Graça-Lopes, R. Pesca artesanal de siris (Crustacea, Decapoda Portunidae) na região estuarina de Santos-São Vicente, Brasil. *Bol Inst Pesca*. V. 27. p. 7-19. 2001.

Shah Esmacili, Y.M.L., Corte, G.N., Checon, H.H., Gomes, T.R.C., Lefcheck, J.S., Amaral, A.C.Z., Turra, A. Comprehensive assessment of shallow surf zone fish biodiversity requires a combination of sampling methods. *Marine Ecology Progress Series*, v. 667. p. 131-144. 2021.

Short, A.D. The role of wave height, slope, tide range and embaymentisation in beach classification: a review. *Revista Chilena de Historia Natural*. V.69. p.589-604. 1996.

- Silva, E.J.; Martins, I.X. A pesca de moluscos em ambientes intermareais no Oeste do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Arquivos de Ciências do Mar* 50. p. 110-118. 2017
- Silva, P.A. Caracterização espaço-temporal das tocas do caranguejo-fantasma *Ocypode quadrata* (Brachyura: Ocypodidae) em uma praia no litoral cearense. Dissertação de mestrado. Programa de Pós-graduação em Ciências Marinhas Tropicais. Universidade Federal do Ceará. 2017.
- Silva, P.A. Morfologia das tocas do caranguejo fantasma *Ocypode quadrata* (Brachyura: Ocypodidae) em duas praias com morfodinâmicas distintas no Litoral do Estado do Ceará, Brasil. Trabalho de Conclusão de Curso (Oceanografia). Universidade Federal do Ceará. 2014.
- Silva-Cavalcanti, J.S.; Costa, M.F. Fisheries of *Anomalocardia brasiliana* in tropical estuarines. *Pan Am J Aquatic Sci* 6. P.86-99. 2011
- Smith, S.I. Occasional occurrence of tropical and subtropical species of decapod Crustacea on the coast of New England. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*. V.4. p.254-267. 1880.
- Smith, S.I. The megalops stage of Ocypoda. *American Journal of Science*. V.6. p.67-68. 1873.
- Souza, J.R.B., Borzone, C.A. A extração do corrupto, *Callichirus major*, para o uso como iscas em praias do litoral do Paraná: as populações exploradas. *Revista Brasileira de Zoologia*. V. 20. p. 625-630. 2003.
- Souza, J.R.B.; Lavoie, N.; Bonifacio, P.H. & Da Rocha, C.M.C. Distribution of *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) on sandy beaches of northeastern Brazil. *Atlântica*, Rio Grande, 30, 139-145. 2008.
- Stevens, M.; Rong, C.P.; Todd, P.A. Colour change and camouflage in the horned ghost crab *Ocypode ceratophthalmus*. *Biological Journal of the Linnean Society*. V.109. p.257-270. 2013.
- Strachan, P.H.; Smith, R.C.; Hamilton, D.A.B; Taylor, A.C.; Atkinson, R.J.A. Studies on the ecology and behaviour of the ghost crab, *Ocypode cursor* (L.) in northern Cyprus. *Scientia Marina*. V.163. p.51-60. 1999.

- Takaeda, S.; Matsumasa, M.; Kikuchi, S.; Poovachiranon, S.; Murai, M. Variation in the brachial formula of semiterrestrial crabs (Decapoda: Brachyura: Grapsidae and Ocypodidae) in relation to physiological adaptations to the environment. *Journal of Crustacean Biology*. 1996.
- Thompson, L. M., & Schlacher, T. A. Physical damage to coastal dunes and ecological impacts caused by vehicle tracks associated with beach camping on sandy shores: a case study from Fraser Island, Australia. *Journal of Coastal Conservation*, 12(2), 67-82. 2008.
- Titgen, R. H. *The systematics and ecology of the decapods of dubai, and their zoogeographic relationships to the arabian gulf and the western indian ocean (united arab emirates)*. Texas A&M University. 1982.
- Trott, T.J. Note on the foraging activities of the painted ghost crab *Ocypode gaudichaudii* H. Milne Edwards & Lucas in Costa Rica (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*. V.55. p.217-219. 1988
- Tsai, J.R.; Lin, H.C. A shift to an ion regulatory role by gills of a semi-terrestrial crab, *Ocypode stimpsoni*. *Zoological Studies*. V.51. p.606-618. 2012.
- Turelli, C.; Duysak, O.; Akamca, E.; Kiyagi, V. Spatial distribution and activity pattern of the ghost crab, *Ocypode cursor* (L., 1758) in Yumurtalik Bay, North-Eastern Mediterranean-Turkey. *Journal of Animal and Veterinary Advances*. V.8. p.165-171. 2009.
- Turra, A.; Gonçalves, M.A.O.; Denadai, M.R. Spatial distribution of the ghost crab *Ocypode quadrata* in low-energy tide-dominated sandy beaches. *Journal of Natural History*. V.39. p.2163-2177. 2005.
- Turra, A.; Xavier, L.Y.; Pombo, M.; Paschoal C.C; Denadai, M.R. Assessment of recreational harvesting of the trigonal clam *Tivela mactroides*: Socioeconomic aspects and environmental perception. *Fisheries Research* 174. p. 58-67. 2016
- Vanini, M. Researches on the coast of Somalia. The shore and the dune of Sar Uanle. 27. Burrows and digging behaviour in *Ocypode* and Other crabs (Crustacea Brachyura). *Monitore Zoologico Italiano Supplement*. V.13. p. 12-14. 1980.
- Vernberg, F.J. Study of the oxygen consumption of excised tissues of certain marine decapod Crustacea in relation to habitat. *Physiological Zoology*. V.29. p.227-234. 1956.

- Vernberg, W.B.; Vernberg, F.J. Physiological diversity in metabolism in marine and terrestrial Crustacea. *American Zoologist*. V.8. p.449-458. 1968.
- Weillins, C.A.; Rittschof, D.; Wachowiak, M. Location of volatile odor sources by ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius). *Journal of Chemical Ecology*. V.15. p.1161-1169. 1989.
- Weinstein, R.B. Performance limits of low-temperature, continuous locomotion are exceeded when locomotion is intermitente in the ghost crab. *Physiological Zoology*. V.71. p.274-284. 1998.
- Weinstein, R.B.; Full, R.J. Foraging ghost crabs move intermittently. *American Zoologist*. V.32. 1992.
- Weinstein, R.B.; Full, R.J. Thermal dependence of locomotor energetics and Endurance capacity in the ghost crab, *Ocypode quadrata*. *Physiological Zoology*. V.67. P.855-872. 1994.
- Wellins, C.A.; Rittschof, D.; Wachowiak, M. Location of volatile odor sources by ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius). *Journal of Chemical Ecology*. V.15. p.1161-1169. 1989.
- Whiteley, N.M.; Innes, A.J.; Al-Wassia, A.H.; Taylor, E.W. Aerial and aquatic respiration on the ghost crab *Ocypode saratan* II. Respiratory gas Exchange and Transportation in the hemolymph. *Marine Behaviour and Physiology*. V.16.p.261-273. 1990.
- Williams, J.A. Environmental regulation of burrows depth distribution of the sand-beach amphipod *Talitrus saltator*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. V.16. p.291-298. 1983.
- Wolcott, D.L.; Wolcott, T.G. High mortality of Piping plovers on beaches with abundant ghost crabs: correlation, not causation. *Wilson Bulletin*. V.111. p.321-329. 1999.
- Wolcott, T.G. Ecological role of ghost crabs, *Ocypode quadrata* (Fab.) on an ocean beach: scavengers or predators? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. V.31. p.67-82. 1978.
- Wolcott, T.G. Ecology. In: Burggren, W.W.; McMahon, B.R. (eds). *Biology of the Land Crabs*. Cambridge: Cambridge University Press. p.55-96. 1988.
- Wolcott, T.G. Uptake of soil capillary water by ghost crabs. *Nature*. V.264. p.756-757. 1976

Wolcott, T.G. Uptake of soil interstitial water: mechanisms and ecological significance in the ghost crab *Ocypode quadrata* and two gerarcinid land crabs. *Physiological Zoology*. V.57. p.161-184. 1984.

Wolcott, T.G.; Wolcott, D.L. Extrarenal modification of urine for ion conservation in ghost crabs, *Ocypode quadrata* (Fabricius). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. V.91. p.93-107. 1985.

Wright, L.D., Short, A.D. Morphodynamic variability of surf zones and beaches: a synthesis. *Marine Geology*. V.56. p.93-118. 1984.

Wright, L.D.; Short, A.D. Morphodynamics variability of surf zone and beaches – A synthesis. *Marine Geology*. V.56 (1-4). p. 93-119. 1984.

Yong, A. Y., & Lim, S. S.. Unique behavioral strategies adopted by gravid ghost crab *Ocypode gaudichaudii* to overcome dehydration stress while minimizing predation risks. *Zoological Studies*, 61, e81. 2022.

Yong, A.Y.P.; Lim, S.S.L.; Kaenphet, A.; Tantichodok, O. Evidence of precision engineering in the excavation of *Ocypode ceratophthalmus* burrows on the west and east coasts of Thailand. *Crustaceana*. V.84. p.749-761. 2011.

CAPÍTULO 1

THE USE OF POPULATION ASPECTS OF THE GHOST CRABS AS INDICATORS OF
ANTHROPOGENIC IMPACT ON URBAN BEACHES OF THE BRAZILIAN SEMIARID COAST



THE USE OF POPULATION ASPECTS OF THE GHOST CRABS AS INDICATORS OF ANTHROPOGENIC IMPACT ON URBAN BEACHES OF THE BRAZILIAN SEMIARID COAST

O uso de aspectos populacionais dos caranguejos-fantasmas como indicadores de impacto antropogênico em praias urbanas do litoral semiárido brasileiro

Jadson Pinto de Lima¹, Tayanne Pires Ferreira¹, Magalline Maria Lemos Girão¹, Matheus de Oliveira Fortaleza¹, Lucas Brito¹, Cristina de Almeida Rocha-Barreira¹

¹Laboratório de Zoobentos, Instituto de Ciências do Mar (LABOMAR), Universidade Federal do Ceará (UFC). Av. da Abolição, 3207 – Meireles – Fortaleza – Ceará – Brazil. 60165 – 081.

Correspondent author: jadson.lima@gmail.com

ABSTRACT

To assess the effects of urbanization on populations of *Ocypode quadrata* along the semiarid Brazilian coast, four urban beaches with varying levels of usage and one rural beach as a reference were analyzed. Each beach was morphologically characterized, considering tidal range (m), beach slope, beach length (m), sand grain size (ϕ), and Urbanization Index (UI). On each beach, four transects were marked perpendicular to the waterline, each 10 meters wide and spaced 10 meters apart, extending from 5 meters below the high tide line to the base of the dune (when present) or anthropogenic structures. The burrows were counted and measured. In general, no significant differences were found in burrow abundance or mean diameter, despite the differing beach uses. Only one significant difference was observed in the mean burrow diameter of ghost crabs between Sabiaguaba and Canto Verde beaches. The heavier vehicle traffic on Sabiaguaba Beach appears to have impacted juvenile crabs. Comparing the abundance and size of burrows did not prove to be a reliable indicator of anthropogenic impacts when comparing beaches with varying levels of urbanization along the semiarid Brazilian coast.

Keywords: Sandy beach, urbanization index, bioindicator, trampling, vehicle.

RESUMO

Para avaliar os efeitos da urbanização nas populações de Ocypode quadrata ao longo da costa semiárida brasileira, quatro praias urbanas com diferentes níveis de uso e uma praia rural como referência foram analisadas. Cada praia foi caracterizada morfologicamente, considerando a amplitude de maré (m), declividade da praia, extensão da praia (m) e tamanho dos grãos de areia (ϕ), e índice de urbanização (UI). Em cada praia, quatro transectos foram marcados perpendicularmente à linha d'água, tendo 10 metros de largura e 10 metros de distância entre si, estendendo-se desde 5 metros abaixo da linha de maré alta até a base da duna (quando presente) ou construções antrópicas. As tocas foram contadas e medidas. Em geral, não foram encontradas diferenças significativas na abundância de tocas e no diâmetro médio, apesar dos diferentes usos das praias. Apenas uma diferença significativa foi observada entre o diâmetro médio das tocas dos caranguejos-fantasma nas praias de Sabiaguaba e Canto Verde. O tráfego de veículos mais intenso na Praia de Sabiaguaba parece ter afetado os caranguejos juvenis. A comparação da abundância e do tamanho das tocas não se mostrou um indicador de impactos antrópicos confiável ao comparar praias com diferentes níveis de urbanização na costa semiárida brasileira.

Palavras-chave: Praia arenosa, índice de urbanização, bioindicador, atropelamento, tráfego de veículos.

INTRODUCTION

Sandy beaches are dynamic ecosystems dominated by physical factors such as waves, tides, and winds, which interact with the sand, determining beach slope and sediment grain size. These factors control the composition and abundance of associated organisms (McLachlan and Defeo 2017).

These ecosystems are of great ecological relevance, as they host a diverse fauna and serve as nurseries for fish, turtles, and birds (McLachlan and Defeo 2017). Some of the organisms inhabiting these environments are economically important, such as fish, polychaetes, crustaceans, and mollusks (McLachlan and Defeo 2017; Wynberg and Branch 1994; McPhee and Skilleter 2002; Defeo 2003).

Anthropogenic activities can cause changes in the environment, such as a decrease in vegetation cover in the upper parts of the beaches, increased sand compaction, and sediment displacement, thereby promoting beach erosion and disturbing the fauna (e.g., birds, turtles, interstitial invertebrates, and ghost crabs), leading to changes in behavior and population structure (McLachlan and Defeo 2017; Costa *et al.* 2019).

These threats affect different beach sectors (infralittoral, intertidal, and supralittoral), with the upper part being the most sensitive to impacts due to the presence of engineering structures and other disturbances that can affect sediment flow (McLachlan and Defeo 2017).

To assess potential impacts, ghost crabs are used as disturbance indicators, with two metrics - density and burrow diameter - generally serving as proxies (Schlacher *et al.* 2011; Costa and Zalmon 2019; Ocaña *et al.* 2020; Bal *et al.* 2021). There is a positive correlation between the number of burrows and population density, as well as between the burrow diameter and the carapace width of these crabs (Schlacher *et al.* 2016a).

Human-induced modifications on sandy beaches lead to a decrease in the density of these

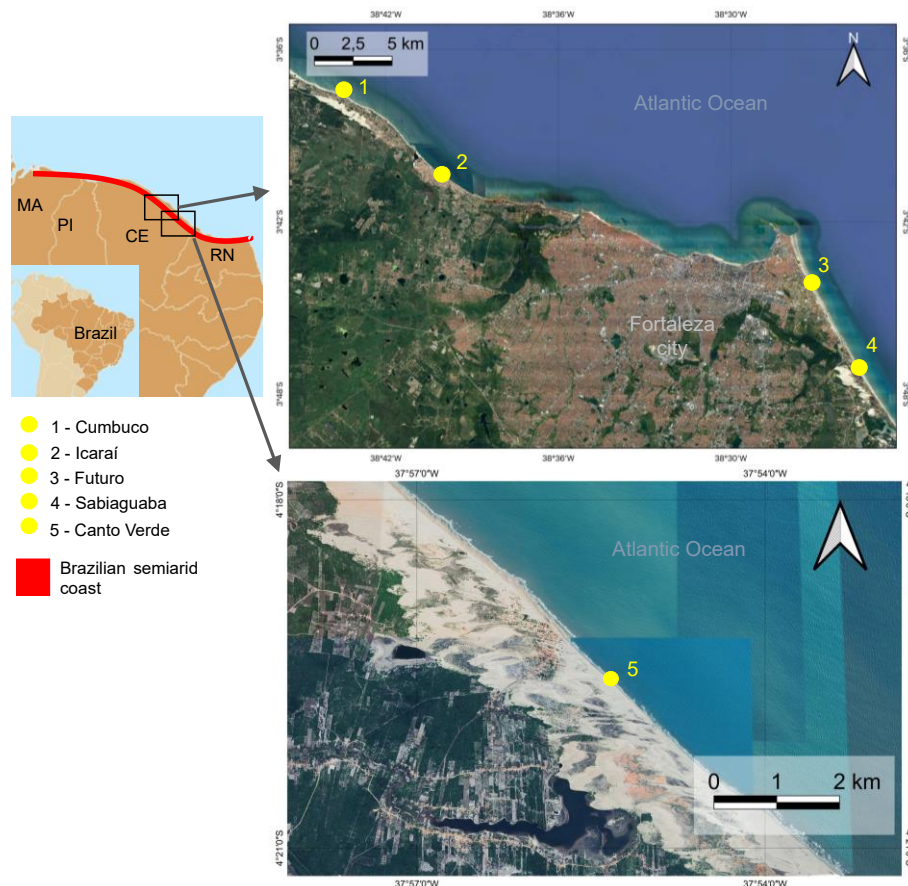
crabs (Machado *et al.* 2019; Barbosa *et al.* 2021; Costa *et al.* 2022). Schlacher *et al.* (2016b), in a meta-analysis, observed a tendency for a reduction in ghost crab burrow density in impacted environments but no effect on the mean burrow diameter. This effect on burrow density was also observed in Machado *et al.* (2019), Barbosa *et al.* (2021), and Costa *et al.* (2022).

Thus, the present work aims to characterize four urban beaches and one rural beach on the semiarid Brazilian coast regarding urbanization and their different uses, evaluate the populations of the ghost crab *Ocypode quadrata* Fabricius 1797 (Brachyura – Ocypodidae) on these beaches, and investigate whether using this crab as a bioindicator of impacts is feasible on urban beaches of this coast.

STUDY AREA

The study was conducted on five sandy beaches along the semiarid Brazilian coast (Cumbuco, Icaraí, Futuro, Sabiaguaba, and Canto Verde), all located in the state of Ceará (Figure 1). The semiarid Brazilian coast, which stretches between the states of Maranhão and Rio Grande do Norte, is a region influenced by trade winds and a hot semiarid climate, with high sea surface temperatures, low thermal variation both intra- and interannually, and two well-defined seasons: dry (July to February) and rainy (March to June) (Soares *et al.* 2021). Furthermore, the rains can concentrate in just one month (May or June), making the area prone to drought.

Figure 1 – Map of the Location of the Sampling Sites. Beaches: (1) Cumbuco, (2) Icaraí, (3) Futuro, (4) Sabiaguaba and (5) Canto Verde. Red line= Brazilian semiarid coast. Brazilian States: MA = Maranhão, PI = Piauí, CE = Ceará, RN = Rio Grande do Norte



Cumbuco Beach is located in the municipality of Caucaia and encompasses approximately 9.6 km of sandy coastline, characterized by the presence of coastal dunes and no evidence of coastal

erosion along most of its extent (de Paula, 2021). This beach stands out as a tourist hub, with a well-developed hospitality sector, where water sports such as windsurfing and kitesurfing serve as the main activities attracting visitors (de Paula, 2021) (Figure 2a).

Icaraí Beach extends approximately 4 km and is marked by the presence of cliffs, urbanized dunes, and coastal containment works. The Icaraí coast has experienced a severe erosional process in recent decades (Farias and Maia, 2010; Paula *et al.*, 2013; Lima *et al.*, 2019), losing approximately 50 meters of coastline between 2004 and 2018 (Moreira, 2020). In 2011, with the aim of curbing the sea's advance, the Municipality of Caucaia constructed a rigid coastal protection structure in the form of a staircase, called the "Bagwall," which has collapsed several times and proved to be largely ineffective in controlling erosion (Paula and Farrapeira Neto, 2017) (Figure 2b and 2c).

Futuro Beach is an urban beach located in Fortaleza, the capital of the state of Ceará. It extends for 8 km and is distinguished by its high tourist flow and commercial activity (Albuquerque *et al.*, 2009). This beach is known for its structures called "beach shacks," which function as complexes offering gastronomy and leisure activities, and include additional services such as massage rooms, a water park, and stages for performances (Paula *et al.*, 2012). The services provided by these beach shacks make Futuro beach one of the most advertised and visited places in Fortaleza, receiving up to 200,000 visitors per week (Maciel, 2014; Fecomercio, 2022) (Figure 2d).

Sabiaguaba Beach, located in the eastern part of the Fortaleza coastline, comprises a stretch of beach that has not yet been intensively occupied by beach shacks and residences. It is also characterized by dunes, mangrove areas, fluviomarine plains, seasonal flood zones, and interdune lagoons (Lopes *et al.*, 2019). To minimize both current and potential future impacts, the municipality of Fortaleza established two Conservation Units in the area in 2006: the Sabiaguaba Environmental Protection Area (APA) and the Sabiaguaba Municipal Natural Park. Despite these measures, anthropogenic impacts are still visible in the region, including litter and construction debris, expansion of urban furniture, uncontrolled vehicle traffic, increased tourist influx, and the presence of animals such as dogs, cats, and horses (Lopes *et al.*, 2019) (Figure 2e).

Canto Verde Beach is located in the municipality of Beberibe, 120 km from Fortaleza, and is part of a conservation unit that includes, besides the coastal strip, fields of mobile and fixed dunes, temporary lagoons, interdune depressions and fluviolagoonal plains (Pontes and Silva, 2011; Mendonça *et al.*, 2013) (Figure 2f). Moreover, the main economic activities at Canto Verde Beach are fishing and community-based tourism (Mendonça *et al.*, 2013).

Figure 2 – a) Cumbuco Beach, b) Bagwall protective wall at Icaraí Beach, c) area of Icarai Beach affected by coastal erosion, d) Beach Shack of Futuro Beach, e) A member of the Sea Turtle Protection Group (GTAR) conducting monitoring at Sabiaguaba Beach, f) Canto Verde Beach. Source: a) Viagem e Turismo (2011) (<https://viagemeturismo.abril.com.br/cidades/cumbuco>), b) Resmar (2014), c) Author: Tayanne Pires Ferreira, d) Author: Jadson Pinto de Lima, e) Diário do Nordeste (2016) (<https://diariodonordeste.verdesmares.com.br/metro/projeto-garante-protecao-na-praia-da-sabiaguaba-1.1527741>), f) <https://www.ferias.tur.br/fotos/10278/praiado-canto-verde-ce.html>



MATERIALS AND METHODS

To evaluate the density of *Ocypode quadrata* burrows, samples were collected between October 2016 and May 2017 on five sandy beaches along the coast of Ceará state. The samples were taken at dawn during the spring tide. The methodology used was adapted from Borzone *et al.* (2015). On each beach, four transects (10m wide and 10m apart) were marked perpendicular to the waterline. The transects extended from 5m below the high tide waterline to the dune base or anthropogenic constructions. Each transect was divided into continuous quadrats of 10m x 5m (50m²), where the burrows were counted, and their diameters were measured using a caliper with 0.05mm precision.

Granulometric analyses were conducted to measure sediment characteristics. Sediment samples were collected from both the intertidal and supralittoral zones. The samples were taken to the Instituto de Ciências do Mar (LABOMAR) at Universidade Federal do Ceará (UFC), where they were dried in an oven at 60°C, then washed using a 0.062mm mesh and dried again. Subsequently, the samples were placed in a sequence of sieves and agitated in a Rotap shaker for 10 minutes. The sediment retained in each sieve was weighed using an analytical balance, and the data were processed in SysGran 3.0 software, where the average grain size was calculated following Folk and Ward (1957), and the samples were classified according to the Wentworth scale (Suguio 1973).

Beach slope was evaluated through topographic beach profiles using leveling techniques with a surveying instrument and a level staff in the intertidal zone. The beach's morphodynamic state was determined using the "Beach Index" (BI), where BI<1.5 indicates microtidal reflective beaches, and BI>3 indicates macrotidal dissipative beaches (McLachlan and Dorvlo 2005).

To estimate the number of people and vehicles on the beach per half hour, an imaginary line perpendicular to the waterline was drawn on each beach. Each sampling session lasted 30 minutes, during which the number of people and vehicles crossing or staying on the line was counted. Samples were taken every hour for six hours, totaling six samples per beach.

To characterize the degree of urban impact on the beaches, an urbanization index (UI) adapted from Gonzales *et al.* (2014) was calculated. The UI is determined by assigning scores ranging from low (0) to high (5) for the following factors: (a) proximity to urban areas, (b) presence of constructions along the coastline, (c) beach cleanliness conditions, (d) existence of solid waste, (e)

vehicle traffic along the shoreline, and (f) number of visitors. Values were determined by observing the conditions of the sandy beach during the sampling campaign. For this study, all values were determined through local observations and based on general recommendations established by Gonzales *et al.* (2014). The urbanization index was calculated using the method by Gover (Legendre and Legendre 1998): $X = \sum((X - X_{min}) / (X_{max} - X_{min}))$, where X is the score for each category, and Xmin and Xmax are the extreme values of the score (0 – 5).

Statistical Analyses

To compare beaches with different levels of anthropogenic impact and morphological characteristics, a cluster analysis (CLUSTER) was performed based on a dissimilarity matrix using the standardized Euclidean distance method, with data on urban intervention indicators (Gonzales *et al.* 2014) and environmental indicators (grain size, beach slope, and beach extension). The cut-off point for the clusters was determined using Dunn's index.

Since the data on burrow density, burrow diameter, number of visitors, and number of vehicles did not meet the prerequisites for conducting an ANOVA, the non-parametric Kruskal - Wallis test was applied to check for differences between the sampled areas. When significant differences were found, a post-hoc Dunn test was performed, with the p-value adjusted by the Bonferroni method.

All analyses were performed using R software, with a significance level of 5%.

RESULTS

Morphological indicators

The analyzed beaches were classified according to the Beach Index (BI) as intermediate beaches, with sediment predominantly composed of medium sand, except for Canto Verde Beach, which exhibited fine sand. Regarding sediment sorting, the majority of sediments were classified as moderately sorted, whereas Canto Verde Beach, the supralittoral zone of Icaraí, and the supralittoral zone of Sabiaguaba Beach were classified as well-sorted. The beach extension ranged from 20 to 50 meters, with Cumbuco Beach being the narrowest and Canto Verde Beach the widest. The beach slope varied between 1:40.98 and 1:11.19, with Canto Verde Beach displaying a gentler slope and Futuro Beach exhibiting the steepest slope (Table 1).

Table 1 - Mean grain size (ϕ), degree of grain selection (ϕ), classification according to the Wentworth scale and percentage (%) of sand from the intertidal and supralittoral areas of Cumbuco, Icaraí, Futuro, Sabiaguaba and Canto Verde beaches.

Beach	Zone	Mean grain size (ϕ)	Classification	Degree of selection (ϕ)	Classification	% Sand	Beach extension (m)	Slope	Beach Index (BI)
Cumbuco	Intertidal	1.8	Medium sand	0.58	Moderately sorted	99.31	20	1:13.60	1.96
	supralittoral	1.99	Medium sand	0.53	Moderately sorted	99.12			
Icaraí	Intertidal	1.79	Medium sand	0.58	Moderately sorted	99.14	40	1:23.26	2.23
	supralittoral	1.94	Medium sand	0.43	Well sorted	99.02			
Futuro	Intertidal	1.41	Medium sand	0.69	Moderately sorted	98.95	40	1:11.19	1.77
	supralittoral	1.72	Medium sand	0.58	Moderately sorted	99.38			
Sabiaguaba	Intertidal	1.46	Medium sand	0.55	Moderately sorted	99.37	30	1:14.22	1.94
	supralittoral	1.76	Medium sand	0.48	Well sorted	99.18			
Canto Verde	Intertidal	2.02	Fine sand	0.40	Well sorted	98.97	50	1:40.98	2.30
	supralittoral	2.25	Fine sand	0.38	Well sorted	98.67			

Urban Intervention indicators

Futuro Beach had the highest number of visitors, with an average of 163.33 people per 30 minutes, followed by Cumbuco Beach (126.83 people per 30 minutes), Icaraí Beach (41.50 people per 30 minutes), Sabiaguaba Beach (18.67 people per 30 minutes), and Canto Verde Beach (19.33 people per 30 minutes) (Figure 3).

In terms of the number of cars passing through the beaches, Sabiaguaba recorded the highest average (7.50 cars per 30 minutes), followed by Icaraí (2.17 cars per 30 minutes), Canto Verde (1.17 cars per 30 minutes), Futuro (0.67 cars per 30 minutes), and Cumbuco (0.33 cars per 30 minutes) (Figure 4).

Figure 3 – Number of beachgoers observed for 30 minutes on the beaches of Cumbuco, Icaraí, Futuro, Sabiaguaba and Canto Verde. Black dot = mean, vertical bars = standard error. Different letters above the bars (standard error) indicate significant differences

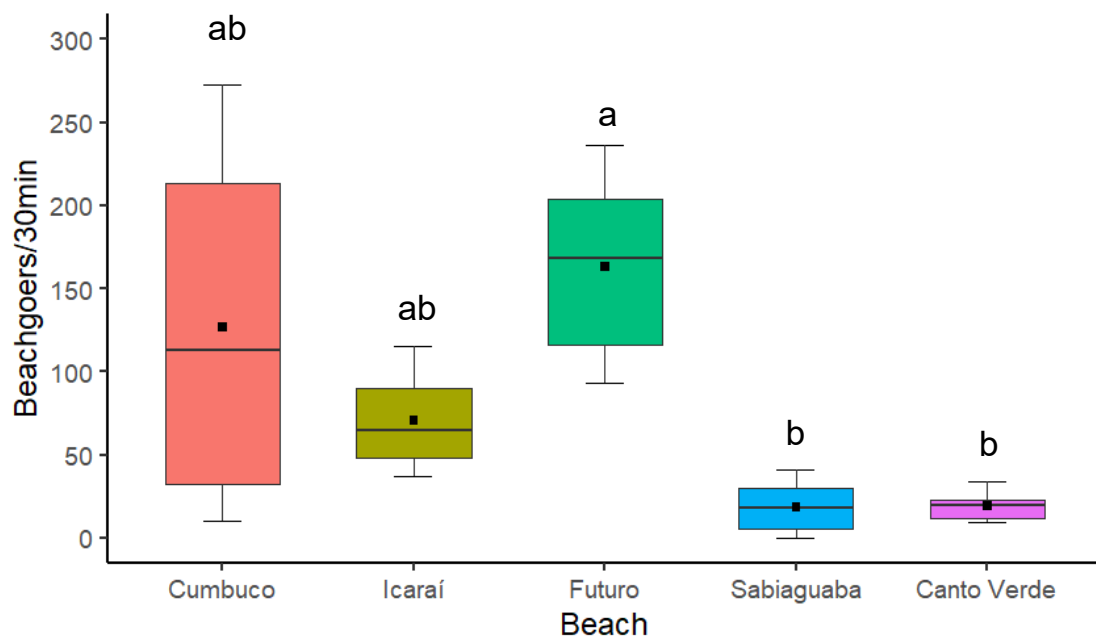
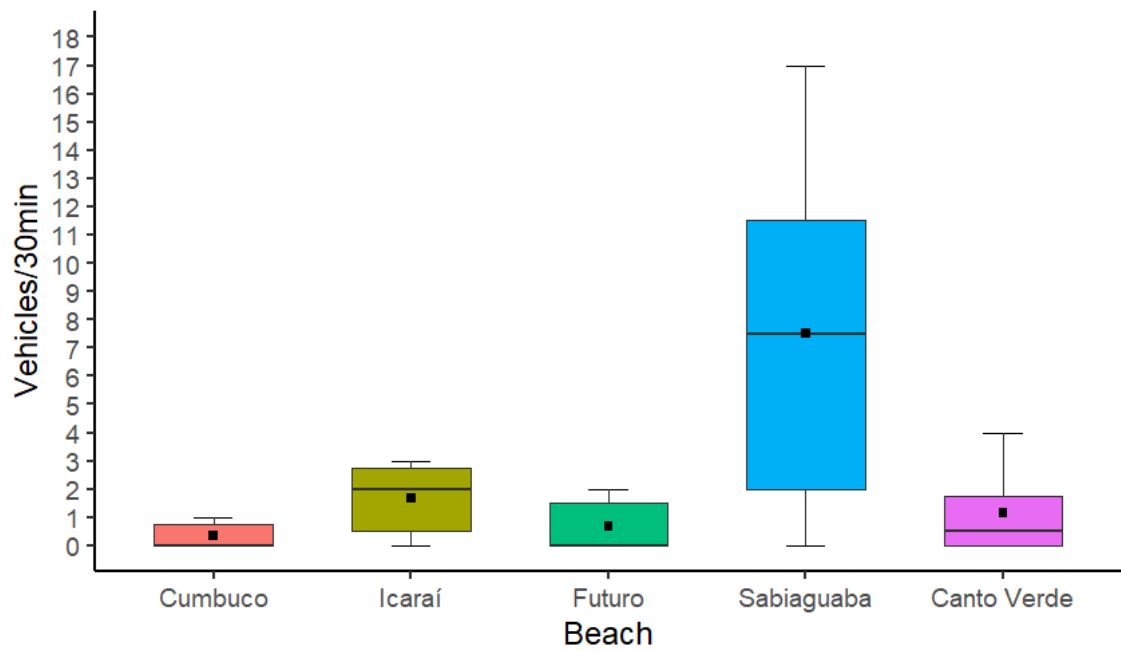


Figure 4 – Number of vehicles observed for 30 minutes on the beaches of Cumbuco, Icaraí, Futuro, Sabiaguaba and Canto Verde. Black dot = mean, vertical bars = standard error



The Kruskal-Wallis statistical test revealed significant differences ($p < 0.05$) in the number of people observed on the beaches ($\chi^2=18.118$; $p=0.001$), as well as in the number of cars passing through the locations ($\chi^2=9.9756$; $p=0.041$). The Dunn post-hoc test showed that the number of visitors differed significantly between Futuro Beach and Sabiaguaba Beach ($p_{adj}=0.008$), and between Futuro Beach and Canto Verde Beach ($p_{adj}=0.007$). Regarding the number of cars, although the Kruskal-Wallis test revealed significant differences, the Dunn post-hoc test did not show significant differences.

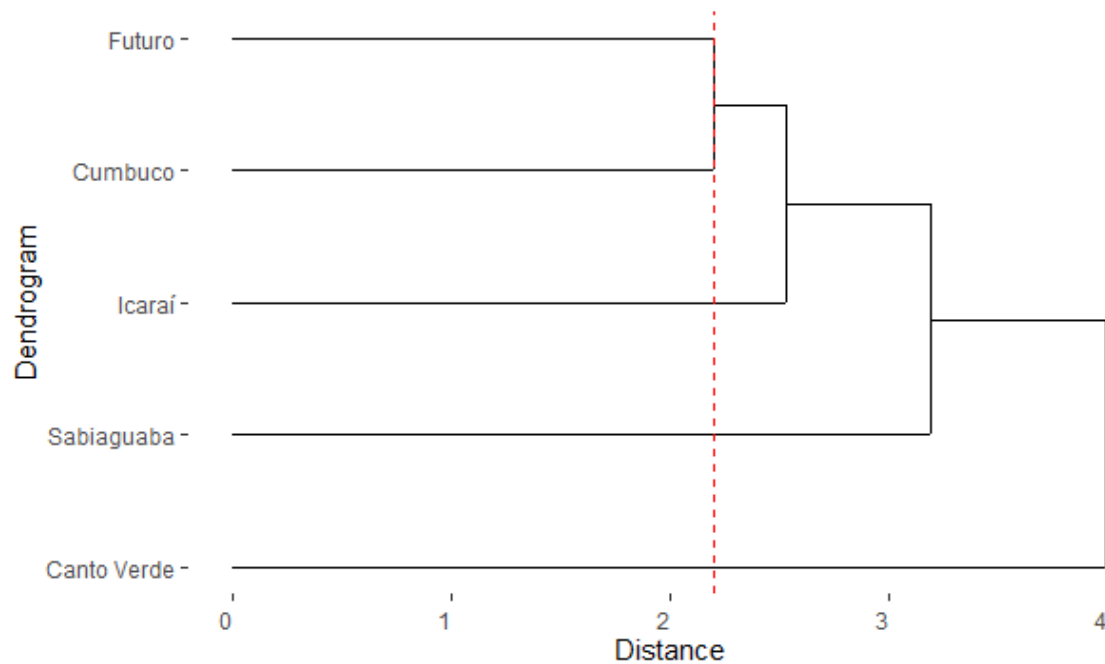
Based on field observations of the indicators—proximity to urban centers, constructions on the beach, beach cleanliness, presence of solid waste, vehicle traffic, and visitor frequency, the studied beaches exhibited urbanization levels that classify them as highly urbanized ($UI > 0.6$) (Futuro = 0.90, Cumbuco = 0.77 and Icarai = 0.70), moderately urbanized ($0.4 < UI < 0.6$) (Sabiaguaba = 0.44), and low urbanization ($UI < 0.4$) (Canto Verde = 0.20) (Table 2).

Table 2 – Urbanization index (Gonzales *et al.* 2014) of the beaches of Cumbuco, Icarai, Futuro, Sabiaguaba and Canto Verde

Beach	Proximity to downtown	Buildings on the sand	Cleaning of the beach	Solid waste in the sand	Vehicles traffic	Demand by visitors	Mean	Urbanization index
Cumbuco	4	4	5	4	2	4	3.83	0.77
Icarai	5	5	2	3	3	3	3.50	0.70
Futuro	5	5	5	5	2	5	4.50	0.90
Sabiaguaba	3	2	0	2	4	2	2.17	0.44
Canto Verde	0	1	0	0	3	2	1.00	0.20

From the cluster analysis (Figure 5), the presence of four groups can be observed. The first group consists of Cumbuco and Futuro beaches, characterized by a high presence of constructions on the beach, high visitor frequency, frequent beach cleaning, a significant presence of solid waste, low vehicle traffic, and steeper intertidal zones. Another group is composed of Icarai Beach, characterized by the large presence of constructions on the beach and intermediate values for beach cleaning, visitor frequency, presence of solid waste, and a lower intertidal slope. The third group is formed by Sabiaguaba Beach, mainly characterized by the low presence of constructions, low beach cleaning frequency, few solid waste materials, few visitors, a larger beach extension, and high vehicle traffic. The fourth group consists of Canto Verde Beach, characterized by the absence of constructions, no mechanical cleaning, few solid waste materials, low visitor and vehicle frequencies.

Figure 5 – Cluster analysis of urban intervention indicators (Gonzales *et al.*, 2014) and morphological indicators (grain size, beach slope and beach extension) of the beaches of Cumbuco, Icaraí, Futuro, Sabiaguaba and Canto Verde



Abundance (Burrows/50m²) and Mean Diameter (mm) of *Ocypode quadrata* Burrows

A total of 125 burrows of *Ocypode quadrata* were counted during the study period. Of these burrows, 9 were found on Cumbuco Beach, 5 on Icaraí Beach, 23 on Futuro Beach, 23 on Sabiaguaba Beach, and 65 on Canto Verde Beach. Regarding the number of burrows per 50m², Sabiaguaba Beach had the highest average (0.96 burrows/50m²), followed by Canto Verde (0.68 burrows/50m²), Futuro (0.64 burrows/50m²), Cumbuco (0.38 burrows/50m²), and Icaraí (0.31 burrows/m²) (Figure 6).

The burrow diameter ranged from 7.13 to 46 mm, with Sabiaguaba Beach showing the highest average (38.84mm), followed by Cumbuco Beach (36.32mm), Futuro Beach (33.80mm), Icaraí Beach (29.26mm), and Canto Verde Beach (24.45mm) (Figure 7).

Figure 6 – Number of burrows/50m² of *Ocypode quadrata* on the beaches of Cumbuco, Icaraí, Futuro, Sabiaguaba and Canto Verde. Black dot = mean, vertical bars = standard error

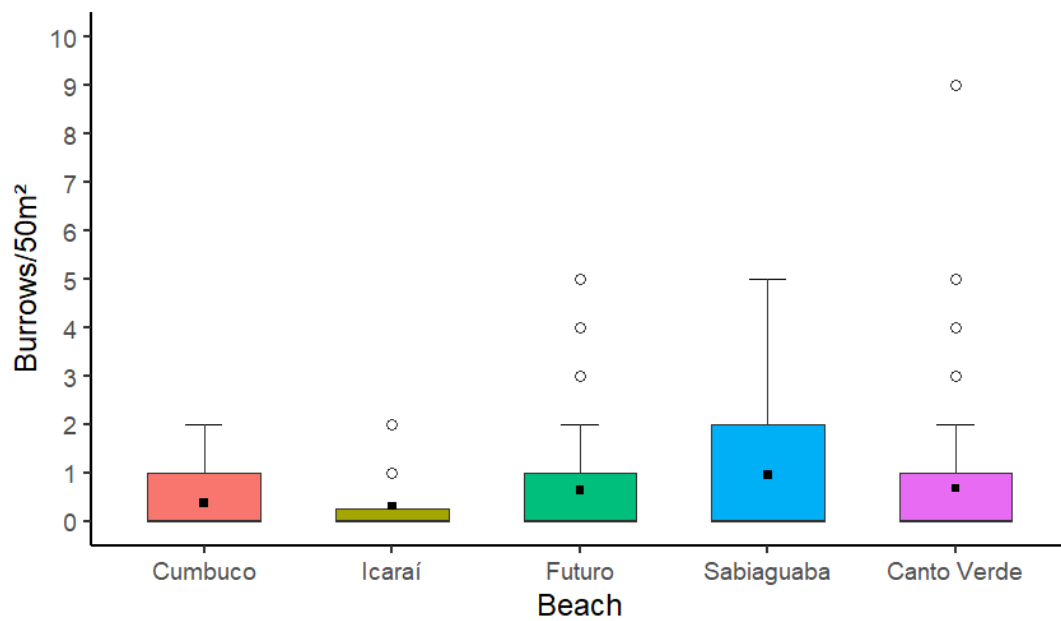
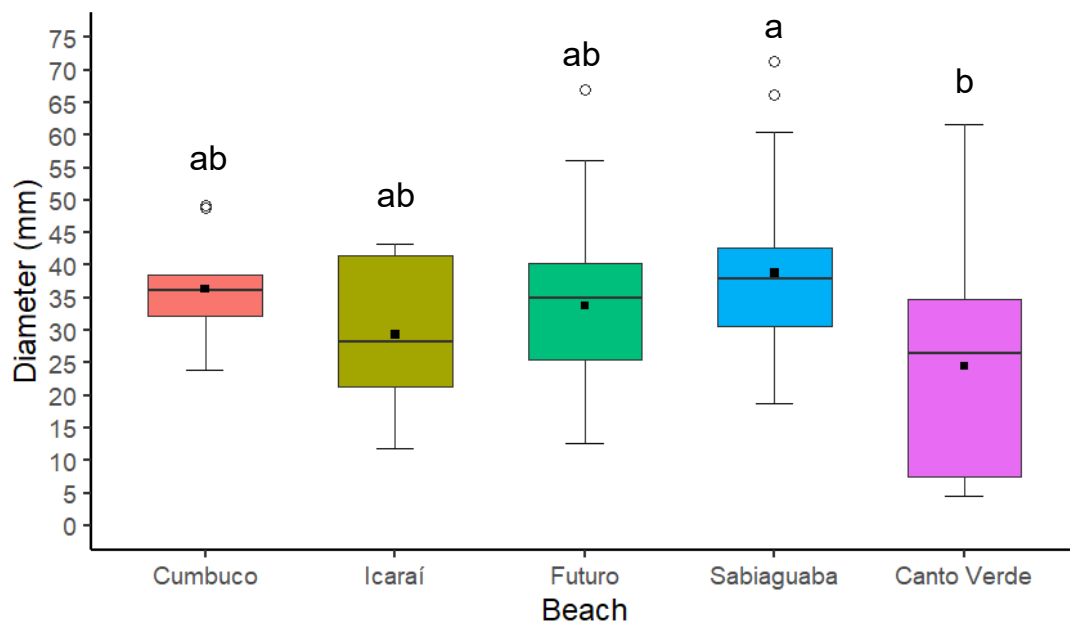


Figure 7 – Diameter (mm) of the opening of the burrows of *Ocypode quadrata* on the beaches of Cumbuco, Icarai, Futuro, Sabiaguaba and Canto Verde. Black dot = mean, vertical bars = standard error. Different letters above the bars (standard error) indicate significant differences



The Kruskal-Wallis test showed no significant differences ($p > 0.05$) in burrow density; however, there were significant differences in the burrow diameter of *Ocypode quadrata* between the studied beaches ($p=0.0008$). The Dunn post-hoc test showed that the diameter of burrows were differed significantly between Canto Verde and Sabiaguaba Beach ($p_{adj}=0.00188$).

DISCUSSION

The beaches analyzed in this study exhibit varying degrees of use. Futuro and Cumbuco beaches stand out in the metropolitan region of Fortaleza as the most frequented by tourists. Icarai Beach has been undergoing an erosive process over the past few decades (Farias and Maia 2010), which has reduced its attractiveness to tourists (Medeiros *et al.* 2016). Sabiaguaba Beach, although located within the metropolitan region of Fortaleza, lies in an environmentally protected area, lacking tourist infrastructure and therefore receiving few visitors. Canto Verde Beach is located in a conservation area with little tourist infrastructure. These differences are clearly reflected in the cluster analysis conducted during the study period.

To monitor potential negative effects of anthropogenic activities on sandy beaches, ghost crabs are often used as indicators of impacts such as trampling, erosion, and off-road vehicle use (Schlacher *et al.* 2016b; Costa *et al.* 2020). However, the use of ghost crab metrics (density and burrow diameter) to assess impacts on beaches has produced mixed results, although most studies show that more impacted areas have lower crab densities (Schlacher *et al.* 2016b).

In this study, in general, no significant differences in *O. quadrata* population characteristics were observed between the beaches. Despite the different uses, the synergistic effects of activities on the beaches appeared to yield similar results. Although Sabiaguaba Beach has little infrastructure and low visitor numbers, it recorded the highest maximum vehicle traffic. The impact of off-road vehicles on *Ocypode quadrata* populations is well documented (e.g., Schlacher *et al.* 2007; Hobbs *et al.* 2008; Thompson and Schlacher 2008; Schlacher and Lucrezi 2010; Schlacher *et al.* 2008), showing reduced burrow abundance in areas with heavy vehicle traffic due to increased mortality from crushing. Additionally, off-road vehicle impacts seem greater in less urbanized areas, where crabs are more abundant and active on the surface (Costa *et al.* 2020). Despite being in a conservation unit and having a low urbanization index, Sabiaguaba Beach is very close to an urban center, facilitating vehicle access. This may result in higher mortality rates of crabs due to crushing, reducing organism density on the beach and leading to no statistical difference in burrow density between this beach and more urbanized ones. This mortality may particularly affect younger crabs at Sabiaguaba Beach. The significant difference in the mean burrow opening diameter between Sabiaguaba and Canto Verde beaches could be due to the higher mortality of younger crabs on the beach with greater vehicle traffic, resulting in an increase in the mean burrow diameter at Sabiaguaba Beach.

Trampling can negatively affect benthic populations and communities, reducing the density of some species on sandy beaches (Fanini *et al.* 2005; Veloso *et al.* 2006). However, the direct effects of trampling on sandy beach fauna are difficult to measure due to the challenge of distinguishing them from other associated activities. According to Barros (2001), the number of users tends to be higher on beaches that have already undergone habitat modifications. In highly used beaches, there is also an increase in beach cleaning frequency. This activity, aimed at making the area more pleasant for users, removes macroalgae washed ashore, affecting trophic pathways and consequently ghost crab populations (McLachlan and Defeo 2017). The trampling apparently did not affect the average diameter of the burrows of *O. quadrata*. Comparing the group of urban beaches with higher levels of trampling and habitat modification (Cumbuco, Icarai, and Futuro) to the group of less urbanized beaches with lower levels of trampling (Sabiaguaba and Canto Verde), no differences were observed in the mean burrow diameter. In fact, Schlacher *et al.* (2016b), in a meta-analysis, noted that anthropogenic effects on ghost crab burrow opening size are highly variable. This variability may be due to multiple factors, including adult crabs' ability to stay in collapsed burrows longer, avoiding being trampled (Lucrezi *et al.* 2009). Furthermore, recruitment events may alter the mean burrow diameter on less impacted beaches, influencing comparisons between these areas and altered ones (Costa *et al.* 2022). The use of burrow diameter as an indicator of ecological disturbances seems to be notably variable, being more affected when multiple stressors are present (Costa *et al.* 2022), thus requiring caution when using this metric.

Urbanization significantly impacts natural communities on sandy beaches due to habitat modifications (Morteiro and Bemvenuti 2006), trampling (Comor *et al.* 2008), solid waste (Thiel *et al.* 2003; Bravo *et al.* 2009), and vehicle traffic. The studied beaches exhibited urbanization levels

that classify them as highly urbanized ($UI > 0.6$) (Cumbuco, Icaraí, and Futuro), moderately urbanized ($0.4 < UI < 0.6$) (Sabiaguaba), and low urbanization ($UI < 0.4$) (Canto Verde). This pattern was reflected in the dissimilarity analysis, forming four groups where two were made up of highly urbanized beaches, one group comprised a moderately urbanized beach, and another a minimally urbanized beach. Despite these urbanization differences, no significant differences were observed in burrow abundance and diameter for the ghost crabs between most beach comparisons.

The low densities observed in the present study are consistent with the findings of Girão (2016). The author, analyzing 17 beaches, reported burrow densities ranging from 0.0003 to 0.0751 burrows/m². Other studies have also reported low densities in various locations, such as Wolcott and Wolcott (1985) (0.005–0.014 burrows/m²), and Alberto and Fontoura (1999) (0.002–0.24 burrows/m²). In the case of the beaches analyzed in the present study, oligotrophic waters, along with low vegetation cover, high temperatures, and constant winds (Soares *et al.*, 2021), probable reduce the productivity of ghost crabs, resulting in low burrow densities. Moreover, Girão (2016) did not observe correlations between the population aspects studied (burrow density and burrow diameter) and environmental factors such as sediment grain size, beach slope, and beach width. Thus, the impact caused by urbanization was expected to have a greater effect than environmental differences. It is likely that, due to inhabiting a highly harsh environment with limited food availability, high temperatures, and strong, constant winds, the crabs on the analyzed beaches may have adapted to more severe conditions, making it more difficult to observe potential population differences caused by anthropogenic impacts.

The results obtained in this study align with authors who emphasized that using *Ocypode quadrata* as a bioindicator of urbanization effects on beaches requires caution (Pombo and Turra, 2019). Although urbanization affects the diameter and abundance of burrows, the potential for using this species as a bioindicator is limited. It is recommended mainly for dissipative beaches with low urbanization or intermediate/reflective beaches with low or moderate urbanization (Checon *et al.* 2023). Additionally, the variance in the population parameters analyzed is influenced by both environmental and urbanization variances (Checon *et al.* 2023), which may have affected the comparison of different *O. quadrata* populations on urbanized beaches along the semiarid Brazilian coast.

CONCLUSION

The use of population parameters (abundance and burrow diameter) of the ghost crab *Ocypode quadrata* as indicators of urbanization effects by comparing different urban beaches in the Brazilian semiarid region appears to be unfeasible. To assess the viability of using ghost crabs as bioindicators of such impacts on urban beaches, further studies comparing other parameters, such as behavioral changes and body condition, are necessary.

REFERENCES

- Alberto, R. M. F.; Fontoura, N. F. Distribuição e estrutura etária de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) em praias arenosas do litoral sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, v. 59, n. 1, p. 95-108. 1999.
- Albuquerque, M. G.; Calliari, L. J.; Corrêa, I. C. S. & Pinheiro, L. S. Morfodinâmica da Praia do Futuro, Fortaleza-CE: uma síntese de dois anos de estudo, Morphodynamic of Futuro Beach, Fortaleza-CE: a synthesis of two years of study. *Quaternary and Environmental Geosciences*, 01(2), 49-57. 2009.

Bal, M., B. Çağrı Yapan & K. Özkan. The response of Tufted Ghost Crab, *Ocypode cursor*, populations to recreational activities in an urbanized coast with small-scale protected zones. *Zoology in the Middle East* 67: 32–41, 2021.

Barbosa, C.A.M.; Mattos, G.; Soares-Gomes, A.; Zalmon I.R.; Costa, L.L. Low densities of the ghost crab *Ocypode quadrata* related to large scale human modification of sandy shores. *Frontiers in Marine Science*, 2021.

Barros, F. Ghost crabs as a tool for rapid assessment of human impacts on exposed sandy beaches. *Biological Conservation*. 97. p.399-404. 2001.

Borzzone, CA., Rosa, L.C., Guilherme, P.D.B., Vieira, J.V. Monitoramento de populações de *Ocypode quadrata* (crustacea: decapoda). In: Turra, A., and Denadai, Mr., orgs. *Protocolos para o monitoramento de habitats bentônicos costeiros – Rede de Monitoramento de Habitat Bentônicos Costeiros – ReBentos* [online]. São Paulo: Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, pp. 244-249, 2015.

Bravo, M., De Los Ángeles, M., Luna- Jorquera, G., Núñez, P., Vásquez, V., Thiel, M. Anthropogenic debris on the beaches in the SE Pacific (Chile): results from the national survey Tported for volunteers. *Marine. Pollution. Bulletins*. 58. P.1718–1726. 2009.

Comor, V., Orgeans, J., Renel, P., Rolando, C., Delettre, Y. Impact of anthropogenic disturbances on beetle communities of fresh Mediterranean coastal dune. *Biodiversity Conservation*. 17. p.837–852. 2008.

Costa, L. L.; Zalmon, I. R. Multiple metrics of the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) for impact assessments on sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 218: 237–245, 2019.

Costa, L.L.; Arueira, V.F.; Ocaña, F.A.; Soares-Gomes, A.; Zalmon, I.R. Are ghost crabs (*Ocypode sp.*) smaller on human-disturbed sandy beaches? A global analysis. *Hydrobiologia*. 849: 3287–3298, 2022.

Costa, L.L.; Madureira, J.; Zalmon, I.; Changes in the behavior of *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) after experimental trampling. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*. 99 (5), 2019.

Costa, L.L.; Secco, H.; Arueira, V.F.; Zalmon, I.R. Mortality of the Atlantic ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) due to vehicle traffic on sandy beaches: A road ecology approach. *Journal of Environmental Management*. 260. 110168, 2020.

De Paula, D.P.; Leisner, M.M. Social and recreational value of waves: application of the zonal travel cost method with surfers from Icaraí beach (Caucaia, Ceará, Brazil). *Ateliê Geográfico – Goiânia-GO*. V.15, n.1, p. 26-49. 2021.

Defeo, O. Marine invertebrate fisheries in sandy beaches: an overview. *Journal of Coastal Research*. 35. 56-65, 2003.

Defeo, O.; McLachlan, A.; Schoeman, D.S. Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. Volume 81, Issue 1, 1-12, 2009.

Fanini, L., Cantarino, C.L., Scapini, F. Relationship between the dynamics of two *Talitrus saltator* populations and the impacts of activities linked to tourism. *Oceanologia* 47, 93–112, 2005.

Farias, E.G.G., Maia, L.P. Uso de Técnicas de Geoprocessamento para a Análise da Evolução da Linha de Costa em Ambientes Litorâneos do Estado do Ceará, Brasil. *Journal of Integrated Coastal Zone Management*, V.10, n.4, p.521-544.2010.

FERCOMERCIO.<https://www.fecomercio-ce.com.br/noticias/fecomercio-e-sebrae-assinam-convenio-para-valorizacao-do-potencial-turistico-da-praia-do-futuro/>. Acessado em 28 de novembro de 2023. 2022

Folk, R.L., Ward, W.C. Brazos River bar (Texas); a study om the significant of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Research*. V. 27. N.1. p.3-26, 1957.

Gonzalez, S.A., Yanez-Navea, K., Munoz, M. Effect of coastal urbanization on sandy beach coleóptera *Phaleria maculata* (Kulzer, 1959) in Northern Chile. *Marine Pollution Bulletin*. 83. P. 265-274. 2014.

Hobbs Ch III, Landry CB, Perry Je III. Assessing anthropogenic and natural impacts on ghost crabs (*Ocypode quadrata*) at Cape Hatteras National Seashore, North Carolina. *Journal of Coastal Research*. 24. P.1450-1458. 2008.

KLEIN, Y.L., OSLEEB, J.P., VIOLA, M.R. Tourism-generated earnings in the coastal zone: a regional analysis. *Journal of Coastal Research*. 20, 1080-1088, 2004.

Lima, J.C, Lima, R.J, Barros, E.L., Paula, D.P. Análise Multitemporal da Variabilidade da Linha de Costa do litoral do Município de Caucaia, Ceará, Brasil. *Revista da Casa da Geografia de Sobral*. v. 21, n.2, p.864-884. 2019.

Lopes, P.D.P.; Teixeira, N.S.; Bentemuller, L.A.A.; Oliveira, M.M.N. Ocupações irregulares no parque natural municipal de dunas da Sabiaguaba, Fortaleza, Ceará. *Revista da Casa da Geografia de Sobral*, Sobral/CE, v. 21, n. 2, Dossiê: Estudos da Geografia Física do Nordeste brasileiro, p. 1321-1332. 2019,

Lucrezi, S., Schlacher, T.A., Robinson, W. Human disturbance as a cause of bias in ecological indicators for sandy beaches: experimental evidence for the effects of human trampling on ghost crabs (*Ocypode spp.*). *Ecological Indicators*. 9.p.913-921. 2009.

Machado, P.M.; Tavares, D.C.; Zalmon, I. Synergistic effect of extreme climatic events and urbanization on population density of the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). *Marine Ecology*. 40(2), 2019

Maciel, W.R.N. As barracas de praia e a “civilização” do lazer: espaço urbano, poder e sociabilidade na Praia do Futuro. *Revista de Ciências Sociais*, Fortaleza. V.51. n.1. p. 187-219. 2014.

Mclachlan, A., Dörvlo, A. Global Patterns in Sandy Beach Macrobenthic Communities. *Journal of Coastal Research*. V.21. n.4. 2005.

Mclachlan, A; Defeo, O. The ecology of sandy shores. *Academic press*, 2017.

McPhee, D.P., Skillerter, G.A. Harvesting of intertidal animals for bait for use in a recreational fishing competition. *The Proceedings of the Royal Society of Queensland*. 110. P.93-101. 2002.

Medeiros, E.C.S., Maia, L.P., Araújo, R.C.P. Percepção ambiental do impacto da erosão costeira e da obra de contenção (*Bagwall*) em uma praia no litoral do nordeste do Brasil. *Arquivos de Ciências do Mar*. 49(2). P.57-67. 2016.

Mendonça, T.C.M.; Morais, E.A.; Costa, M.A.M. Turismo e pesca nas Reservas Extrativistas Marinhas de Arraial do Cabo (RJ) e da Prainha do Canto Verde (CE): possibilidades e limites de complementaridade. *Caderno Virtual de Turismo*. V. 13. N.3. p.372-390. 2013.

Moreira, T.F.; Albuquerque, M.G.; Espinoza, J.M.A.; Paula, D.P.; Alves, D.C.L.; Barros, E.L.; Bendô, A.R.R.; Conceição, T.F. Estudo do comportamento da linha de costa na praia do Icaraí (Caucaia, Ceará), a partir dos métodos *digital shoreline analysis system* e do polígono de mudança. *Revista Brasileira de Geografia Física* v.13, n.07. 2020.

Morteiro, F., Bemvenuti, C. The ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) as a potential indicator of anthropic impact along the Rio Grande do Sul coast, Brazil. *Biological Conservation*. 133. P.431–435. 2006.

Ocaña, F. A., A. De Jesús-Navarrete & H. A. Hernández-Arana. Co-occurring factors affecting ghost crab density at four sandy beaches in the Mexican Caribbean. *Regional Studies in Marine Science* 36: 101310, 2020.

Paula, D.P., Dias, J.M.A., Ferreira, O., Morais, J.O. High-rise development of the seafront at Fortaleza (Brazil): Perspectives on its valuation and consequences. *Ocean & Coastal Management*, v.77, p.14–23. 2013

Paula, D.P., Farrapeira Neto, C.A. Resposta de uma praia arenosa a um evento de ressaca do mar: o caso da Praia do Icaraí (Caucaia, Ceará, Brasil). *Ateliê Geográfico*, v.11, p.184–204. 2017.

Paula, D.P.; Morais, J.O.; Dias, J.M.A.; Ferreira, O. A importância da Praia do Futuro para o desenvolvimento do turismo de sol e praia em Fortaleza, Ceará, Brasil. *Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities research medium*. n.2.V.3. p.299–316. 2012.

Pombo, M., Oliveira, A.L., Xavier, L.Y., Siegle, E., Turra, A. Natural drivers of distribution of ghost crabs *Ocypode quadrata* and the implications of estimatives from burrows. *Marine Ecology Progress Series*. V.565. p.131–147. 2017.

Pontes, E.S.; Silva, E.V. Análise da paisagem: Instrumentos para o turismo comunitário na Prainha do Canto Verde – Ceará. In: Silva, E.V.; Rodriguez, J.M.M.; Meireles, A.J.A. (orgs.) *Planejamento Ambiental e Bacias Hidrográficas*, p. 41. 2011.

Schlacher, T. A., R. De Jager & T. Nielsen. Vegetation and ghost crabs in coastal dunes as indicators of putative stressors from tourism. *Ecological Indicators* 11: 284–294, 2011.

Schlacher, T. A., Thompson, L., Price, S. Vehicles versus conservation of invertebrates on sandy beaches: mortalities inflicted by off-road vehicles on ghost crabs. *Marine Ecology*. 28, p.354–367 2007.

Schlacher, T.A., Lucresi, S., Connolly, R.M., Peterson, C.H., Gilby, B.L, Maslo, B., Olds, A.D., Walker, S.J., Leon, J.X., Huijbers, C.M., Weston, M.A., Turra, A., Hyndes, G.A., Holt, R.A., Schoeman, D.S. Human threats to sandy beaches: A meta-analysis of ghost crabs illustrates global anthropogenic impacts. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 169. 56–73, 2016b.

Schlacher, T.A., Lucresi, S., Peterson, C.H., Connolly, R.M., Olds, A.D., Althaus, F., Hyndes, G.A., Maslo, B., Gilby, B.L, Leon, J.X., Weston, M.A., Lastra, M., Williams, A., Schoeman, D.S. Estimating animal populations and body sizes from burrows: Marine ecologists have their heads buried in the sand. *Journal of Sea Research* 112. 5–64. 2016a.

Schlacher, T.A., Thompson, L.M.C., Walker, S.J. Mortalities caused by off-road vehicles (ORVs) to a key member of sandy beach assemblages, the surf clam *Donax deltoides*. *Hydrobiologia*. 610. P. 345 - 350. 2008.

Schlacher, T.A.; Lucrezi, S. Experimental evidence that Vehicle traffic changes burrow architecture and reduces population density of ghost crabs on sandy beaches. *Vie et Milieu – Life and Environment*. V.60. p.313-320. 2010.

Soares, M.O., Campos, C.C., Carneiro, P.B.M., Barroso, H.S., Marins, R.V., Teixeira, C.E.P., Menezes, M.O.B., Pinheiro, L.S., Viana, M.B., Feitosa, C.V., Sánchez-Botero, J.I., Bezerra, L.E.A., Rocha-Barreira, C.A., Matthews-Cascon, H., Matos, F.O., Gorayeb, A., Cavalcante, M.S., Moro, M.F., Rossi, S., Belmonte, G., Melo, V.M.M., Rosado, A.S., Ramires, G., Tavares, T.C.L., Garcia, T.M., Challenges and perspectives for Brazilian semi-arid coast under environmental changes. *Perspectives in ecology and conservation*. 19. 267-278, 2021.

Suguio, K. *Introdução à sedimentologia*. São Paulo-SP. Edgard Blucher. 1973.

Thiel, M., Hinojosa, I., Vásquez, N., Macaya, E. Floating marine debris in coastal waters of the SE-Pacific (Chile). *Marine Pollution. Bulletins*. 46. P.224–231. 2003.

Thompson, L.M.C., Schlacher, T.A. Physical damage to coastal foredunes and ecological impacts caused by vehicle tracks associated with beach camping on sandy shores: a case study from Fraser Island, Australia. *Journal of Coastal. Conservation*. 12. p.67-82. 2008.

Veloso, V.G., Silva, E.S., Caetano, C.H.S., *et al.* Comparison between the macroinfauna of urbanized and protected beaches in Rio de Janeiro State, Brazil. *Biological Conservation*. 127, 510–515, 2006.

Wolcott, T. G.; Wolcott, D. L. Extrarenal modification of urine for ionconservation in ghost crabs, *Ocypode quadrata* (Fabricus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 91, p. 93-107. 1985.

Wynberg, R.P., Branch, G.M. Disturbance associated with bait-collection for sandprawns (*Callinassa kraussi*) and mudprawns (*Upogebia africana*): long-term effects on the biota of intertidal sandflats. *Journal of Marine Research*.

CAPÍTULO 2

**ASSESSING INTRA-BEACH VARIATION OF GHOST CRAB POPULATIONS UNDER
URBANIZATION PRESSURE: A CASE STUDY OF PRAIA DO FUTURO,
BRAZIL**

INTRODUCTION

Sandy beaches are dynamic ecosystems strongly influenced by physical factors such as waves, wind, and currents, whose interactions drive changes in hydrodynamic and sedimentary patterns (McLachlan & Defeo, 2017). These environments play a critical role in coastal protection by dissipating wave energy and safeguarding continental areas from erosion and extreme weather events (Gonçalves & Ferreira, 2022).

Beyond their ecological significance, sandy beaches provide essential ecosystem services that support the economy, including tourism, recreation, and fisheries, representing an important source of income for coastal communities (Barros, 2001; Schlacher & Lucrezi, 2009; Checon et al., 2023). However, these ecosystems have been increasingly degraded by urban development and intense tourism, resulting in the loss of native vegetation, sediment compaction, increased erosion, and widespread habitat loss (Gonçalves & Ferreira, 2022; Costa et al., 2022). These pressures are further intensified by additional factors such as human trampling and off-road vehicle traffic, which produce direct negative effects on local fauna (Steiner & Leatherman, 1981; Schlacher et al., 2008; Costa et al., 2022).

Among the organisms inhabiting the upper zones of sandy beaches are ghost crabs of the genus *Ocypode*, considered the largest and most conspicuous invertebrates in these environments in tropical and subtropical regions (McLachlan & Defeo, 2017). In Brazil, the genus is represented solely by *Ocypode quadrata* Fabricius, 1787, which constructs semi-permanent burrows in the mesolittoral and supralittoral zones. These organisms play a key role in the functioning of sandy beach ecosystems by aerating sediments and recycling nutrients through constant burrow maintenance (Valero-Pacheco et al., 2007). Additionally, they occupy an important position in the food web, serving as prey for coastal birds, mammals, and reptiles (Lucrezi & Schlacher, 2014).

Numerous studies have demonstrated that the distribution and abundance of ghost crabs are significantly influenced by environmental alterations caused by human activities, including urbanization, trampling, and recreational use, often leading to population declines and even local extinctions (Neves & Bemvenuti, 2006; Magalhães et al., 2009; Costa et al., 2022). The environmental heterogeneity of urban beaches is often reduced by intensive management and mechanical cleaning, limiting the crabs' ability to find suitable habitat or refugia (Costa, 2023).

In Brazil, urbanized beaches such as Praia do Futuro, located in the city of Fortaleza, represent critical landscapes where intensive tourism coexists with fixed infrastructure such

as beach shacks. These structures, commonly built in the supralittoral zone, directly impact the spatial distribution and population structure of local organisms through fragmentation and loss of natural habitat. Recent studies have highlighted the need for management strategies that balance biodiversity conservation with the economic benefits derived from tourism (Fanini et al., 2020).

Praia do Futuro is a major urban beach located in Fortaleza, the capital of Ceará State, northeastern Brazil ($3^{\circ}44'00.54''\text{S}$, $38^{\circ}27'19.05''\text{W}$) (Figure 1). It extends for approximately 8 km and is known for its high tourist flow and vibrant commercial activity, being one of the city's most popular tourist attractions (Albuquerque et al., 2009; Martins et al., 2021; Saboia et al., 2022). This coastal area is characterized by persistent southeasterly trade winds, which may shift seasonally to the northeast, and by a mesotidal regime with an average tidal range of approximately 3.1 m (Morais, 1980; Albuquerque et al., 2009).

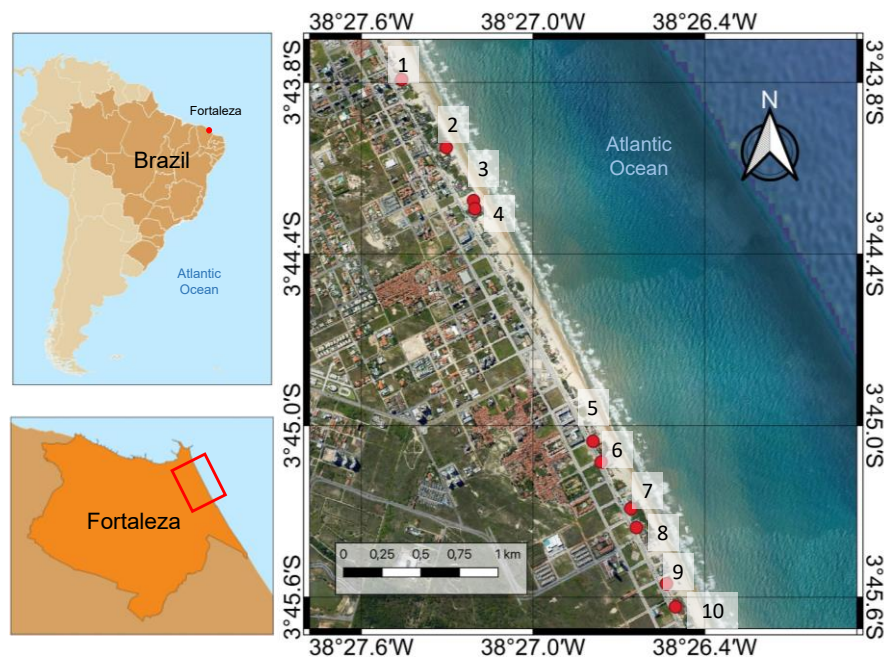


Figure 1. Study areas on Futuro beach. Areas without shacks (1, 4, 6, 8, 10) and areas with shacks (2, 3, 5, 7, 9).

Praia do Futuro is also notable for the presence of beach shacks—structures that range from simple wooden stalls to large entertainment complexes. These shacks first appeared in the late 1960s to accommodate the growing demand from both residents and tourists, especially after improved road access in the 1980s (Maciel, 2014; Paula et al., 2012). In the following decades, particularly during the 1990s, these establishments underwent a significant transformation, increasingly offering services such as massage rooms, water

parks, and performance stages. Today, although still colloquially referred to as “beach shacks,” they function as full-scale leisure and gastronomic centers (Paula et al., 2012; Martins et al., 2021).

Currently, Praia do Futuro is one of Fortaleza’s most visited and promoted destinations, reportedly receiving around 200,000 visitors per week. It is a major economic engine and source of employment in the region (Fecomercio, 2022; Saboia et al., 2022). However, the intensive development of this infrastructure has also produced significant environmental impacts, including alteration of the beach profile, destruction of foredunes, construction of paved walkways and introduction of non-native vegetation, increased shading from umbrellas and permanent structures (Figure 2), and accumulation of solid waste such as food remnants left by beachgoers (Martins et al., 2021) (Figure 3).



Figure 2. Examples of modifications to the beach caused by the beach shack at Futuro beach. a) Entrance of a beach shack with a water fountain, stone columns, and non-native plants, b) Umbrellas, tables, and chairs on the sand, c) Rigid structure for shading, d) Non-native plants, e) Paving, f) Area with paving and thatched roofing.



Figure 3. Food scraps left on the sand by customers of the beach shacks at Futuro beach. Shrimp telsons (black arrows) and *Crassostrea* sp. shells (red arrows).

These environmental changes, combined with dense urban occupation and ongoing legal disputes over coastal land use, have led to persistent conflicts between local business owners, environmental authorities, and municipal and federal agencies. The legal status of these beach shacks is frequently contested, given that the beachfront is public property and classified as an area of common use (Martins et al., 2021).

Within this context, the present study aims to evaluate the specific impacts of beach shack infrastructure on ghost crab (*Ocypode quadrata*) populations by examining burrow density, zonation, and burrow characteristics in areas with and without beach shacks along Praia do Futuro. The findings are expected to contribute to a better understanding of how urban development affects coastal biodiversity and may inform future conservation and management strategies.

METHODS

Sampling

Field sampling to assess the burrow density and burrow diameter of *Ocypode quadrata* was conducted at Praia do Futuro between March and April 2023. Data collection was carried out exclusively in the early morning hours, a period considered ideal since ghost crabs typically maintain their burrows during the night and the structures remain intact at dawn. Additionally, early sampling minimized interference from pedestrians and beach cleaning machinery (Noriega et al., 2012).

On each sampling day, two nearby sites were selected, located less than 400 meters apart:

one with the presence of beach shacks and the other without any fixed structures such as shacks, pools, or sports courts. This design allowed for a direct comparison of the potential anthropogenic impacts associated with beach shack infrastructure (Martins et al., 2021; Saboia et al., 2022). At each site, three 10-meter-wide transects were established perpendicular to the shoreline and spaced 10 meters apart. Each transect extended from 5 meters below the high tide line to the upper limit of the beach, typically marked by a sidewalk or the edge of the urban area.

Each transect was subdivided into contiguous 5 m × 10 m rectangles, in which all visible crab burrows were counted and their opening diameters measured using a digital caliper with 0.01 mm precision (Figure 4). For statistical analysis, these rectangles were grouped into beach zones according to local physiography, following the classification proposed by Borzone et al. (2015): the intertidal zone (IT), the detritus zone (DZ), and the supralittoral zone (SP).

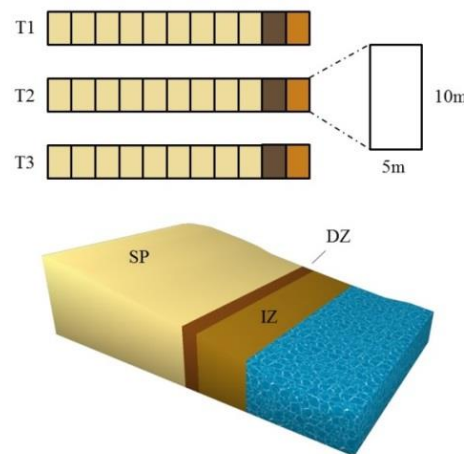


Figure 4. Sampling design for each area analyzed (with and without beach shack) indicating the zones according to the beach physiography: intertidal zone (IZ), detritus zone (DZ) and supralittoral (SP). Modified from Borzone et al. (2015)

Statistical analysis

All statistical analyses were conducted using R version 4.4.1 (R Core Team, 2024). To assess the effect of beach shack presence on the burrow density of *Ocypode quadrata*, a Negative Binomial regression model was fitted using the `glm.nb` function from the MASS package (Venables & Ripley, 2002). This model was selected due to overdispersion in the count data, as the variance exceeded the mean and the distribution was right-skewed with a high frequency of zero values. The categorical variable “Area” (with or without shack) was included as a fixed effect, and the dispersion parameter (θ) was estimated automatically. The statistical significance of model terms was evaluated based on p-values, adopting a

significance threshold of $\alpha = 0.05$.

As a complementary approach, the non-parametric Mann–Whitney U test was used to compare burrow density between areas with and without shacks, independently of transect structure. This test does not require the assumption of normal distribution and is suitable for comparing independent groups with different variances or sample sizes.

In addition to density, burrow diameter was also analyzed to evaluate potential differences in crab size between the two types of areas. Since the burrow diameter data did not meet the assumptions of normality (Shapiro–Wilk test, $p < 0.05$) and homogeneity of variance (Levene’s test, $p < 0.05$), the Mann–Whitney U test was likewise applied to compare diameter values between the two groups. All tests were two-tailed, and significance was set at $\alpha = 0.05$. Results were interpreted in terms of both statistical significance and ecological relevance.

All data visualization was performed using the ggplot2 package (Wickham, 2016).

RESULTS

Density

The generalized linear model with a Negative Binomial distribution revealed no statistically significant effect of beach shack presence (AREA) or physiographic zone (ZONE) on the overall burrow density of *Ocypode quadrata*. Although the model intercept was significant ($p = 0.003$), indicating a low baseline burrow density, neither the presence of shacks ($\beta = 0.13$, $p = 0.91$) nor the zones IT and SP ($p = 0.78$ and $p = 0.20$, respectively) contributed significantly to variation in burrow density. Likelihood ratio tests also confirmed that removing AREA ($p = 0.91$) or ZONA ($p = 0.48$) did not significantly worsen model fit, suggesting that these predictors do not explain major differences in crab abundance under the modeling framework.

However, the non-parametric Mann–Whitney U test, used to complement model results and compare burrow density between areas with and without beach shacks, revealed important spatial patterns. When considering all zones together, no significant difference in density was observed ($W = 30,804$, $p = 0.168$) (Figure 5), consistent with the Negative Binomial results. However, when zones were analyzed individually, burrow density in the detritus zone (DZ) was significantly higher in areas without shacks ($W = 58$, $p = 0.0187$) (Figure 6), whereas in the supralittoral zone (SP), density was significantly higher in areas with shacks ($W = 23,668$, $p = 0.046$) (Figure 7). No significant difference was observed in the intertidal zone (IT), though the result was marginal ($W = 70.5$, $p = 0.0601$) (Figure 8).

These findings suggest a redistribution of burrow location driven by local habitat conditions, with ghost crabs shifting from the detritus zone to the supralittoral in areas with beach shacks—likely due to increased food availability and environmental alteration in these upper beach areas.

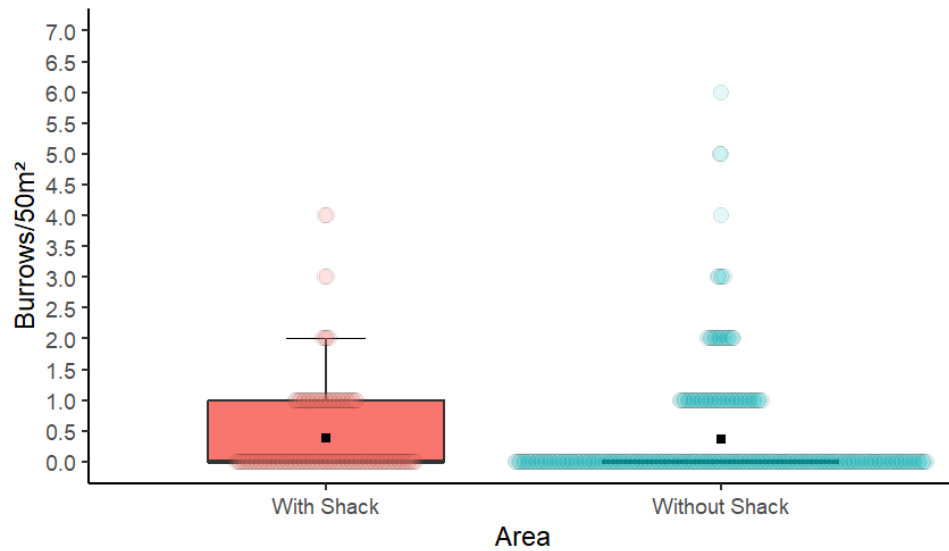


Figure 5. Median and standard error of *Ocypode quadrata* burrows density of areas with and without shacks in Futuro beach. Square = mean.

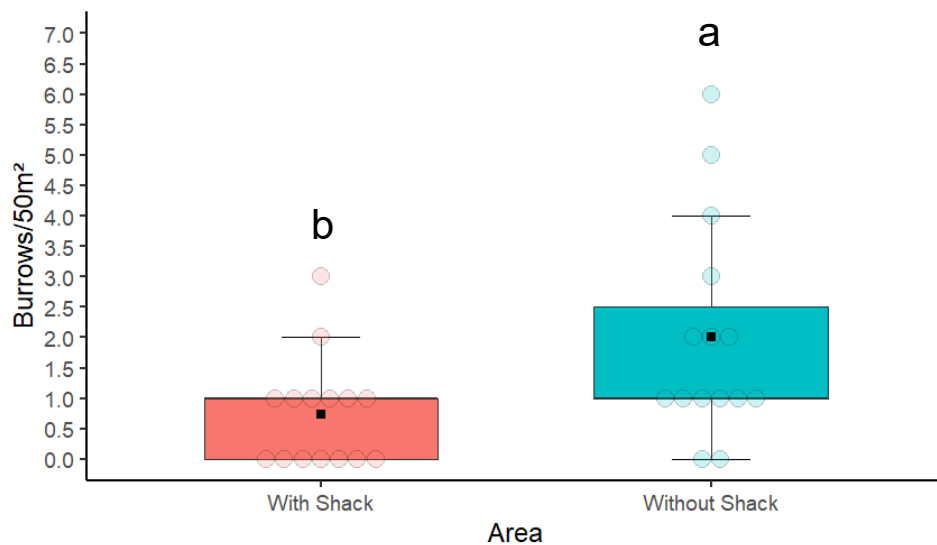


Figure 6. Median and standard error of *Ocypode quadrata* burrows density of detritus zone of areas (with and without shack) in Futuro beach. Different letters above the bars (standard error) indicate significant differences in burrow density. Square = mean.

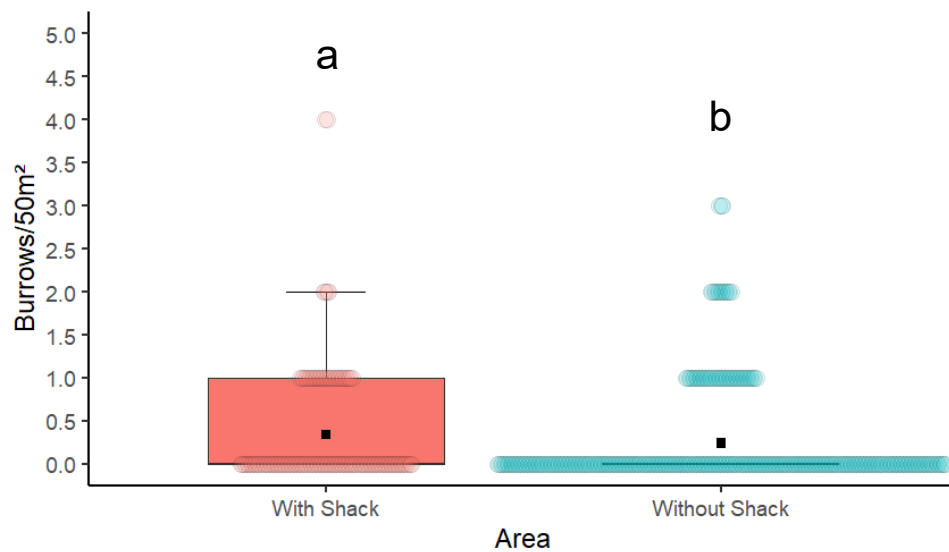


Figure 7. Median and standard error of *Ocypode quadrata* burrows density of supralittoral zone of areas (with and without shack) in Futuro beach. Different letters above the bars (standard error) indicate significant differences in burrow density Square = mean

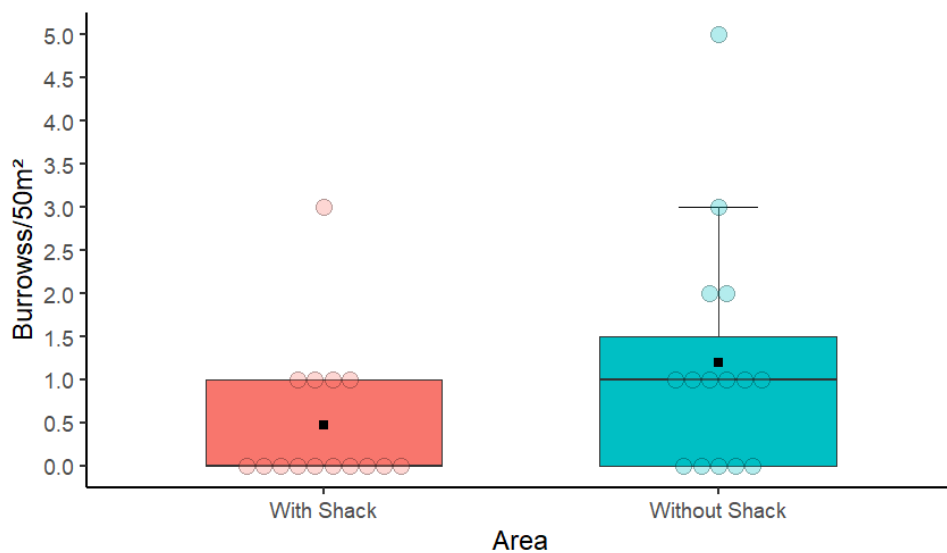


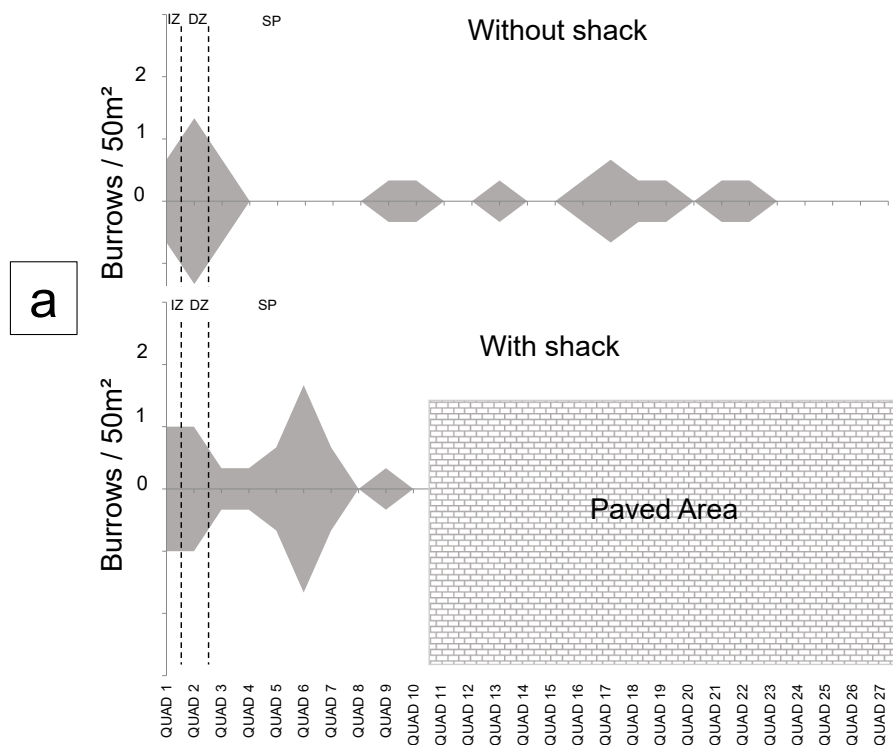
Figure 8. Median and standard error of *Ocypode quadrata* burrows density of intertidal zone of áreas (with and without shack) in Futuro beach. Square = mean

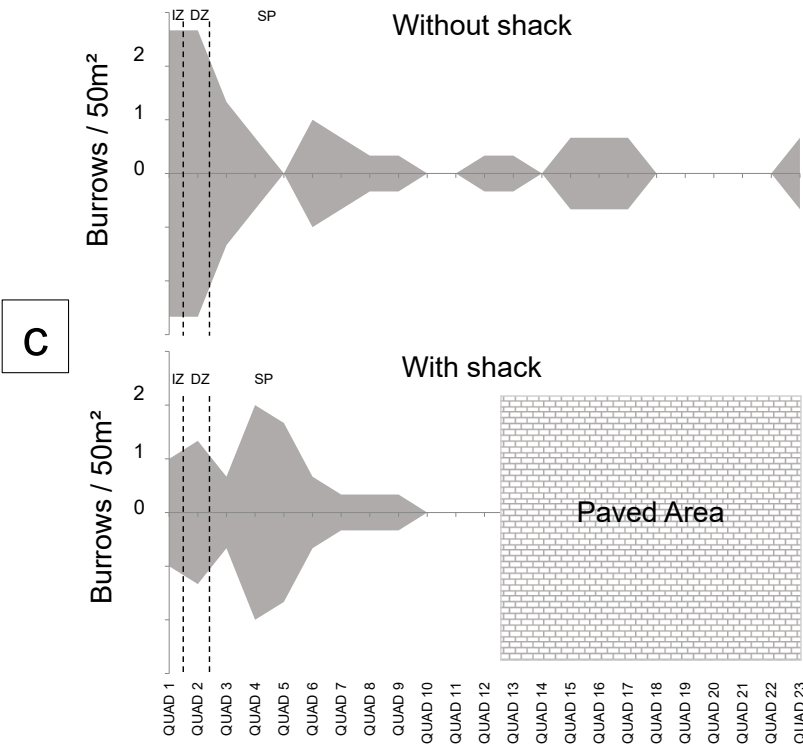
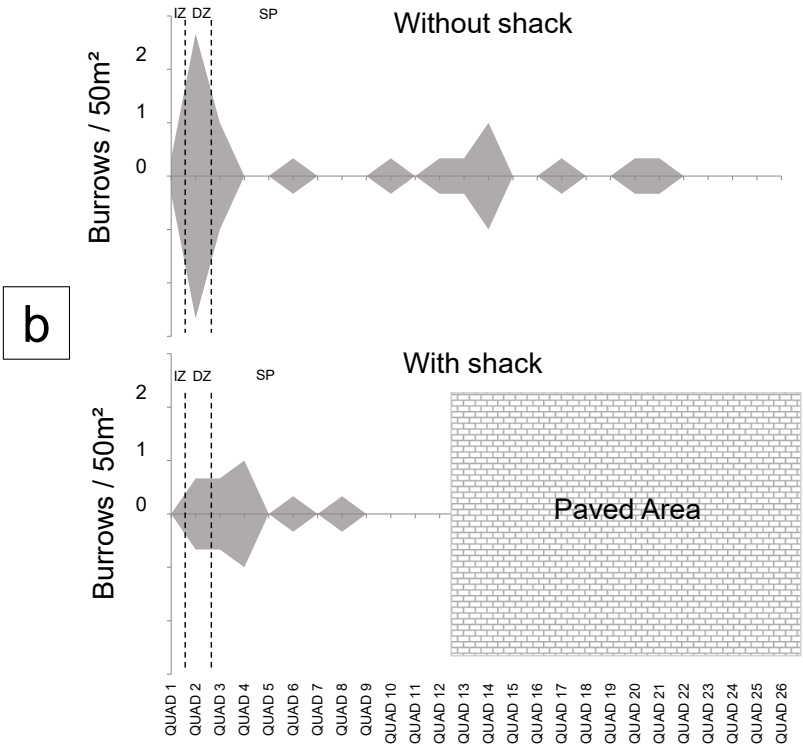
Zonation of Ghost Crab Burrows

The results revealed marked differences in the spatial distribution of *Ocypode quadrata* burrows between areas with and without beach shacks along Futuro Beach. In the absence of shacks, burrows were predominantly concentrated in the detritus zone (DZ), suggesting that this intermediate region between the intertidal and supralittoral zones represents a preferred habitat when not directly impacted by tourism infrastructure. In contrast, in areas with beach shacks, burrows were primarily recorded in the supralittoral zone (SP), indicating a shift in

spatial occupation patterns potentially associated with habitat modification and the continuous presence of users and fixed structures along the beachfront (Figure 9).

Furthermore, when assessing the longitudinal extent of ghost crab burrow distribution—from 5 meters below the high tide line to the beginning of the urban pavement—a mean reduction of 68 ± 11.51 meters (standard deviation) was observed in areas with shacks compared to adjacent areas without shacks. This spatial contraction may reflect a restriction in habitat use caused by factors such as sediment compaction, the presence of permanent furniture, and increased human activity in the upper beach zones.





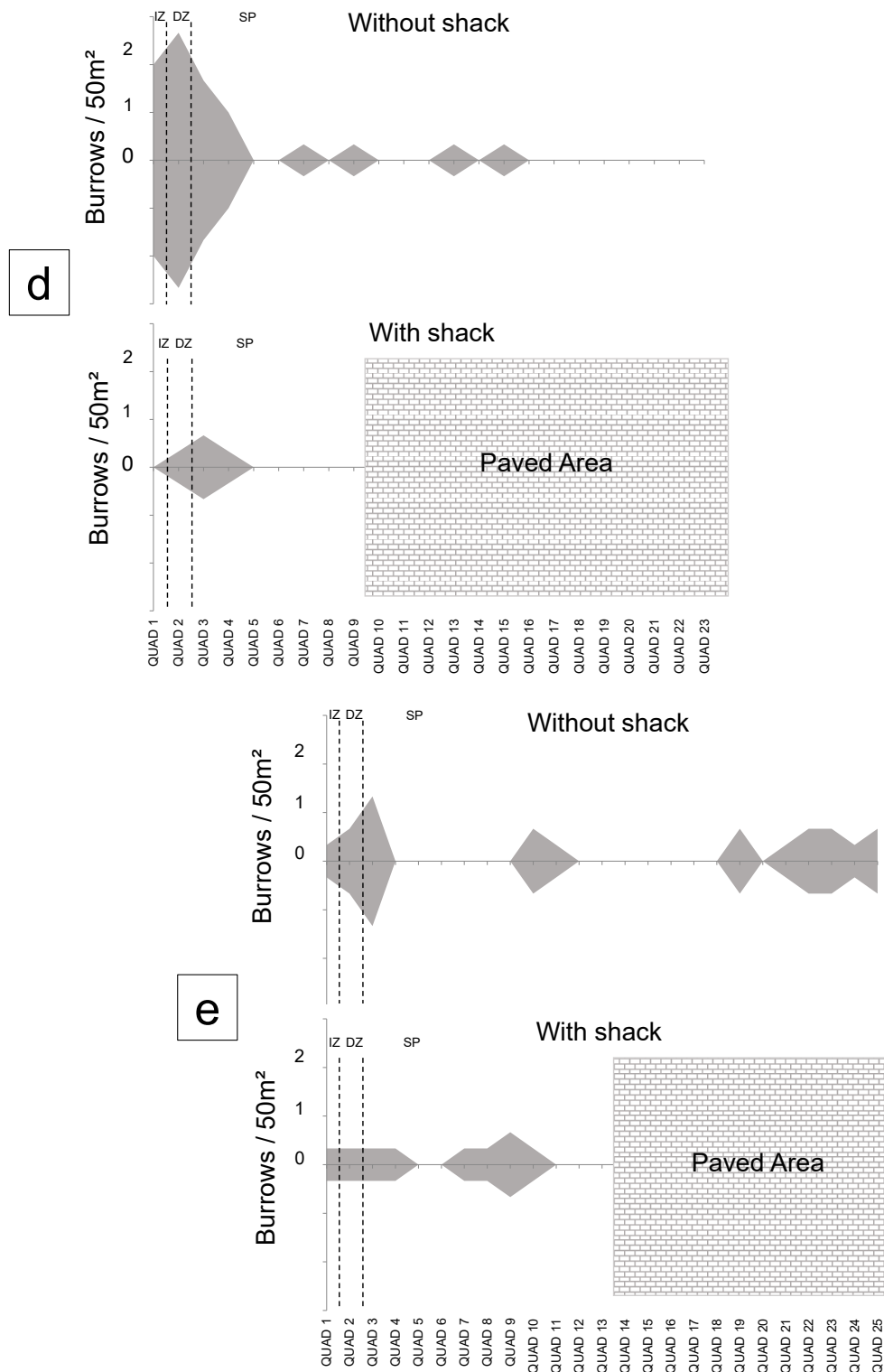


Figure 9. Distribution of *Ocypode quadrata* burrows in adjacent areas (with and without beach shacks) at Futuro Beach. a) areas 1 and 2, b) areas 3 and 4, c) areas 5 and 6, d) areas 7 and 8, e) areas 9 and 10. IZ – intertidal zone; DZ – detritus zone; SP – supralittoral.

Diameter burrows of *Ocypode quadrata* at Futuro beach

The analysis of burrow diameters of *Ocypode quadrata* revealed significant differences between areas with and without beach shacks. When considering all zones combined, crabs

in areas with shacks constructed significantly larger burrows ($W = 6624$, $p < 0.0001$) (Figure 10). Zone-specific analysis showed that this difference was particularly pronounced in the detritus zone ($W = 292.5$, $p = 0.0002$) (Figure 11) and supralittoral zone ($W = 2996.5$, $p < 0.0001$) (Figure 12), where median burrow diameters were 37.4 mm and 43.0 mm, respectively, compared to 27.1 mm and 31.0 mm in the corresponding zones without shacks. In contrast, no significant difference was observed in the intertidal zone ($W = 73.5$, $p = 0.5432$), where both areas exhibited similar median values (26.5 mm with shacks vs. 24.9 mm without shacks) (Figure 13).

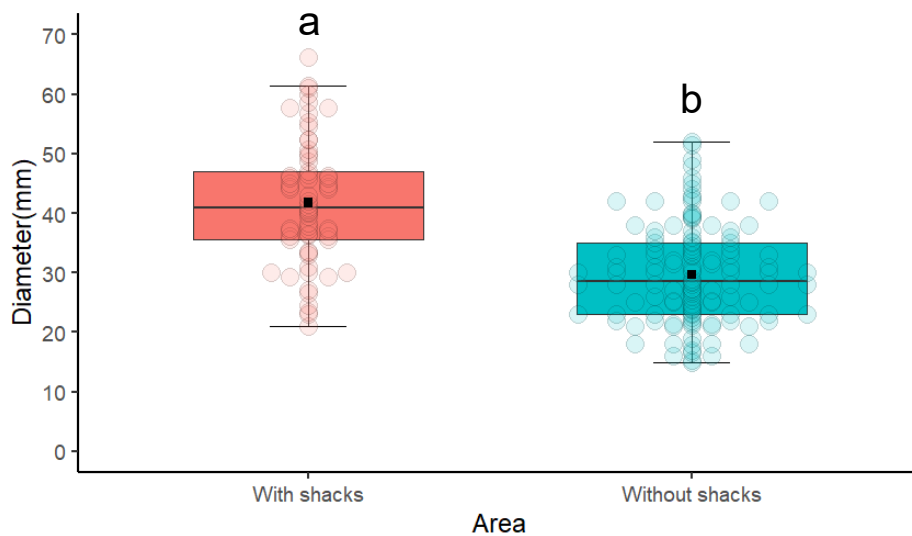


Figure 10. Median and standard error of *Ocypode quadrata* burrows diameter of areas with and without shack in Futuro beach. Different letters above the bars (standard error) indicate significant differences in burrow diameter Square = mean

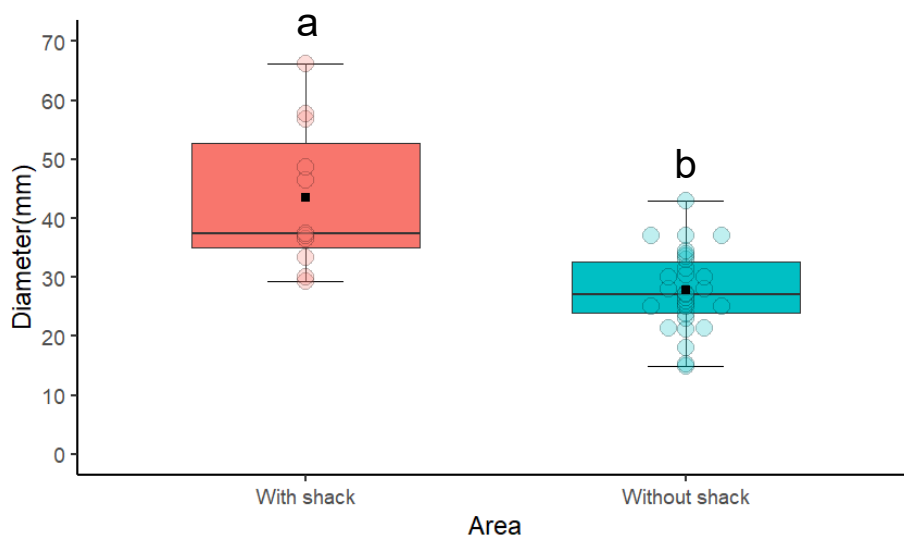


Figure 11. Median and standard error of *Ocypode quadrata* burrows diameter of detritus zone of areas with and without shack in Futuro beach. Different letters above the bars (standard error) indicate significant differences in burrow diameter Square = mean.

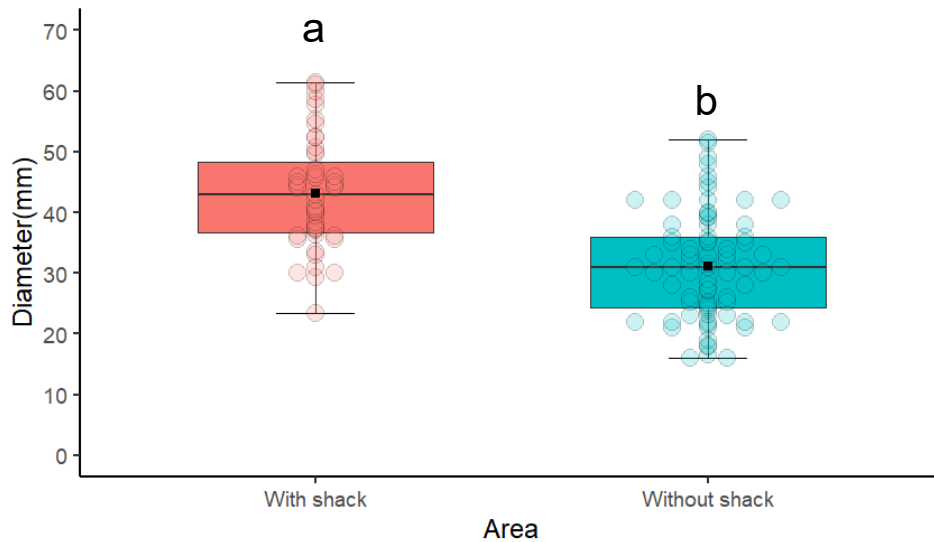


Figure 12. Median and standard error of *Ocypode quadrata* burrows diameter of supralittoral zone of areas with and without shack in Futuro beach. Different letters above the bars (standard error) indicate significant differences in burrow diameter Square = mean.

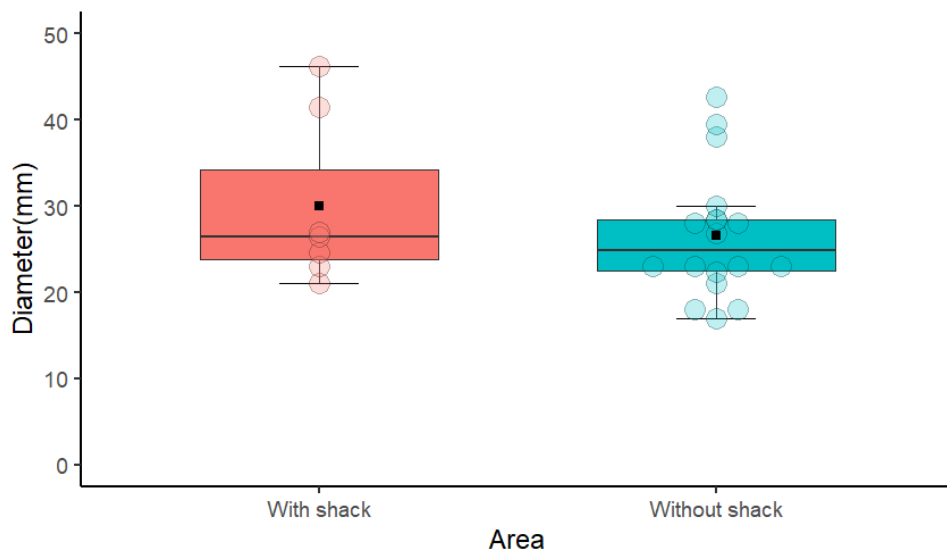


Figure 13. Median and standard error of *Ocypode quadrata* burrows diameter of intertidal zone of areas with and without shack in Futuro beach. Different letters above the bars (standard error) indicate significant differences in burrow diameter Square = mean

DISCUSSION

Ghost crabs have been widely used as bioindicators of anthropogenic impacts on sandy beaches due to their sensitivity to environmental alterations and ease of observation (Barros, 2001; Schlacher et al., 2008). Previous studies have shown that the density of ghost crab burrows is significantly lower in urbanized and heavily trampled areas when compared to more pristine environments (Barros, 2001; Lucrezi et al., 2008). This pattern has been

consistently observed in different coastal systems, suggesting that human disturbance generally leads to habitat degradation and reduced ghost crab populations.

However, the results of this study revealed a more nuanced scenario. When comparing areas with and without beach shacks on Futuro Beach, no significant difference in the overall density of *Ocypode quadrata* burrows was observed. This contradicts expectations based on the traditional negative association between infrastructure and crab abundance. A possible explanation lies in the trophic plasticity of ghost crabs. These crabs feed opportunistically on a broad range of food resources—from detritus to animal prey and carrion—and prefer animal-based food due to its higher nitrogen content and nutritional value (Lucrezi & Schlacher, 2014; Rae et al., 2019). In oligotrophic coastal environments like Futuro Beach, primary productivity is low, and food availability is generally limited. Under these conditions, the beachfront restaurants (shacks) inadvertently provide a food subsidy through scraps dropped by customers, increasing the availability of high-quality animal-based food in the sand.

This trophic enrichment may have compensated for the expected negative effects of human presence. Indeed, zonation analysis showed that although overall burrow density was similar between areas, crabs shifted their distribution toward the supralittoral zone in areas with shacks—precisely where food scraps accumulate under customers' tables. In contrast, in areas without shacks, crabs were more concentrated in the detritus zone. This spatial shift likely reflects behavioral adaptation to food availability rather than avoidance of human infrastructure.

In contrast to the density results, burrow diameter was significantly larger in areas with shacks. When analyzed by zone, this difference was most pronounced in the detritus (37.4 mm vs. 27.1 mm) and supralittoral zones (43.0 mm vs. 31.0 mm), while no significant difference was found in the intertidal zone (26.5 mm vs. 24.9 mm). Since all burrows were associated with adult individuals, these differences cannot be attributed to ontogenetic variation. Instead, they likely reflect differences in body condition or behavioral investment in burrow construction due to environmental factors such as increased food availability or altered sediment characteristics in shack areas. This pattern is consistent with Schlacher et al. (2011), who observed better body condition in ghost crabs inhabiting human-impacted camping areas despite higher trampling and vehicle pressure, suggesting that increased food supply can partially offset the costs of habitat disturbance.

Other studies support this dual role of human presence: while generally detrimental due

to trampling, pollution, and habitat fragmentation, it may occasionally promote ghost crab populations via increased food availability. Steiner and Leatherman (1981) and Strachan et al. (1999) both observed higher burrow densities in areas with more beachgoers, linking this pattern to food discarded by tourists. Similarly, Yosef et al. (2022) reported more and larger *Ocypode saratan* individuals on tourist beaches compared to restricted-access beaches in Israel. Gul and Griffen (2020) showed that food type affects ghost crab physiology and behavior: individuals feeding predominantly on plant material exhibit poorer condition and more aggressive behavior than those with access to animal protein, which supports growth, reproduction, and population stability.

At Futuro Beach, beach cleaning activities associated with urban tourism likely reduce natural food resources by removing wrack and debris, which are typical feeding grounds for ghost crabs. However, the presence of shacks counteracts this effect locally by enriching the supralittoral zone with organic matter. This may explain why crabs in these areas not only shift their distribution but also build larger burrows—possibly reflecting better nutritional condition and energy availability.

CONCLUSION

In summary, although the beach shack infrastructure did not reduce ghost crab abundance, it significantly influenced burrow morphology and spatial distribution. These findings highlight that urban structures can simultaneously exert negative pressures and create localized positive effects via resource enrichment. Therefore, metrics such as burrow diameter, which are sensitive to changes in individual condition and behavior, may complement density measures in assessing the ecological impact of coastal urbanization. Ghost crabs appear to balance risk and reward in human-modified environments, adjusting their behavior in response to both disturbance and opportunity.

REFERENCES

- ALBUQUERQUE, M. G.; CALLIARI, L. J.; CORRÊA, I. C. S. & PINHEIRO, L. S. 2009. Morfodinâmica da Praia do Futuro, Fortaleza-CE: uma síntese de dois anos de estudo, Morphodynamic of Futuro Beach, Fortaleza-CE: a synthesis of two years of study. Quaternary and Environmental Geosciences, 01(2), 49-57.
- BARROS, F. 2001. Ghost crabs as a tool for rapid assessment of human impacts on exposed sandy beaches. Biological Conservation, 97, 399-404.
- BLANKENSTEYN, A. 2006. O uso do caranguejo maria-farinha *Ocypode quadrata* (Fabricius) (Crustacea, Ocypodidae) como indicador de impactos antropogênicos em praias arenosas da Ilha de Santa Catarina, Santa Catarina, Brasil. Revista Brasileira De Zoologia, 23, 870-876.
- BORZONE, C.A.; ROSA, L.C.; GUILHERME, P.D.B. & VIEIRA, J.V. 2015. Monitoramento

- de populações de *Ocypode quadrata* (Crustacea: Decapoda). In: Protocolos Para Monitoramento De Habitats Bentônicos Costeiros – Rede De Monitoramento De Habitats Bentônicos Costeiros – REBENTOS. Instituto Oceanográfico da Universidade Federal de São Paulo.
- Brook, S., Grant, A., & Bell, D. (2009). Can land crabs be used as a rapid ecosystem evaluation tool? A test using distribution and abundance of several genera from the Seychelles. *Acta Oecologica*, 35(5), 711-719.
- Barboza, C. A., Mattos, G., Soares-Gomes, A., Zalmon, I. R., & Costa, L. L. (2021). Low densities of the ghost crab *Ocypode quadrata* related to large scale human modification of sandy shores. *Frontiers in Marine Science*, 8, 589542.
- CHECON, H.H.; CORTE, G.N.; ESMAEILI, Y.S.; LAURINO, I.R.A. & TURRA, A. 2023. Sandy beach indicators: How each benthic taxon tells its own story. *Ocean and Coastal Management*. V.240.
- COSTA, L. L. 2023. Walkways as an environmental enrichment tool on sandy beaches? A case study with ghost crabs (Crustacea, Ocypodidae). *Animal Biodiversity and Conservation*, 46(2), 219-224.
- COSTA, L. L.; FANINI, L.; ZALMON, I. R.; DEFEO, O.; MCLACHLAN, A. 2022. Cumulative stressors impact macrofauna differentially according to sandy beach type: A meta-analysis. *Journal of Environmental Management*, 307, 114594.
- COSTA, L.; SOARES-GOMES, A.; ZALMON, I. 2022. Sandy Beach Heterogeneity: Intertidal and Supralittoral Communities. In: Gonçalves, S. C., Ferreira, S. M. F. (Eds.), *Sandy Beaches as Endangered Ecosystems: Environmental Problems, Possible Assessment and Management Solutions*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Costa, L. L., Soares-Gomes, A., & Zalmon, I. R. (2021). Burrow occupation rates and spatial distribution within habitat of the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787): Implications for impact assessments. *Regional Studies in Marine Science*, 44, 101699.
- Defeo, O.; McLachlan, A.; Schoeman, D.S. 2009. Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. Volume 81, Issue 1, 1-12.
- Defeo, O., & Elliott, M. (2021). The ‘triple whammy’ of coasts under threat—why we should be worried!. *Marine pollution bulletin*, 163, 111832.
- Barboza, C. A., Mattos, G., Soares-Gomes, A., Zalmon, I. R., & Costa, L. L. 2021. Low densities of the ghost crab *Ocypode quadrata* related to large scale human modification of sandy shores. *Frontiers in Marine Science*, 8, 589542.
- de Araujo, C. C. V., de Melo Rosa, D., & Fernandes, J. M. (2008). Densidade e distribuição espacial do caranguejo *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787)(Crustacea, Ocypodidae) em três praias arenosas do Espírito Santo, Brasil. *Biotemas*, 21(4), 73-80.
- FANINI, L.; DEFEO, O. & ELLIOT, M. 2020. Advances in sandy beach research – Local and

- global perspectives. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. V.234.
- FERCOMERCIO. 2022.-<https://www.fecomercio-ce.com.br/noticias/fecomercio-e-sebrae-assinam-convenio-para-valorizacao-do-potencial-turistico-da-praia-do-futuro/>. Acessado em 28 de novembro de 2023.
- Galil, B. S., Goren, M., Gayer, K., & Bronstein, O. (2024). No place to call home: Distribution patterns of the tufted ghost crab, *Ocypode cursor*, populations in nature reserves, Israel, Eastern Mediterranean. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 34(3), e4116.
- GOMES, T.T.; GHELIER-COSTA, C.; RINALDI, C.A. & SANTANA, W. 2019. Natural diet of *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Decapoda, Brachyura) from the Northern Coast of São Paulo, Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*. V.59.
- GONÇALVES, S. C.; FERREIRA, S. M. F. 2022. Sandy Beaches as Endangered Ecosystems: Environmental Problems, Possible Assessment and Management Solutions. CRC Press, Boca Raton, FL.
- HOBBS, C.H.; LANDRY, C.B. & PERRY, J.E. 2008. Assessing anthropogenic and natural impacts on Ghost Crabs (*Ocypode quadrata*) at Cape Hatteras National Seashore, North Carolina. *Journal of Coastal Research*, 24, 1450-1458.
- JARAMILLO, E.; CONTRERAS, H. & QUIJON, P. 1996. Macroinfauna and human disturbance in a sandy beach of South-Central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 69, 655-663.
- Lucrezi, S., & Schlacher, T. A. (2010). Impacts of off-road vehicles (ORVs) on burrow architecture of ghost crabs (Genus *Ocypode*) on sandy beaches. *Environmental management*, 45(6), 1352-1362.
- LUCREZI, S & SCHALCHER, T.A. 2014. The ecology of ghost crabs. *Oceanography and Marine Biology: An annual review*. V.52. p.201-256.
- LUCREZI, S.; SCHLACHER, T.A. & ROBINSON, W. 2009. Human disturbance as a cause of bias in ecological indicators for sandy beaches: Experimental evidence for the effects of human trampling on ghost crabs (*Ocypode spp.*). *Ecological Indicators*. V.9. p.913-921.
- LUCREZI, S.; SCHLACHER, T.A. & WALKER, S. 2009. Monitoring human impacts on sandy shores ecosystems: a test of ghost crabs (*Ocypode spp.*) as biological indicators on an urban beach. *Environmental Monitoring and Assessment*, 152. 413-424.
- Lucrezi, S. (2010). *Ghost crabs as ecological indicators of human stressors on sandy beaches* (Doctoral dissertation, University of the Sunshine Coast).
- MACCARONE, A.D. & MATHEWS, P.L. 2007. Effect of human disturbance on the abundance and spatial distribution of the Atlantic ghost crab (*Ocypode quadrata*) (Fabricius 1798) on a Texas beach. *Texas Journal of Science*, 59, 51-60.
- MACIEL, W.R.N. 2014. As barracas de praia e a “civilização” do lazer: espaço urbano, poder e sociabilidade na Praia do Futuro. *Revista de Ciências Sociais, Fortaleza*. V.51. n.1. p. 187-219.
- MAGALHÃES, W.F.; LIMA, J.B.; BARROS F. & DOMINGUEZ, J.M.L. 2009. Is *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) a useful tool for exposed sandy beaches management in

- Bahia State (Northeast Brazil)? *Brazilian Journal of Oceanography*, 57, 149-152.
- MARTINS, D. B., LOPES, A. E. C., & CAÚLA, B. Q. 2021. A mediação ambiental para a gestão compartilhada do conflito referente à permanência das barracas da Praia do Futuro, em Fortaleza, Ceará. *Direito, Estado e Sociedade*, Ahead of Print, n. XX, 1-11.
- MCLACHLAN, A. & DEFEO, 2017. *O. The ecology of sandy shores*. Academic Press.
- MORAIS, J.O. 1980. Aspectos do transporte de sedimentos no litoral do município de Fortaleza, estado do Ceará, Brasil. *Arquivos de Ciências Mar*, 20(1/2), 71-100.
- MOSS, D. & MCPHEE, D.P. 2006. The impacts of recreational four-wheel driving on the abundance of the ghost crab (*Ocypode cordimanus*) on a subtropical sandy beach in SE Queensland. *Coastal Management*, 34, 133-140.
- NEVES, F.M. & BEMVENUTI, C.E. 2006. The ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) as a potential indicator of anthropic impact along the Rio Grande do Sul coast, Brazil. *Biological Conservation*, 133, 431-435.
- NORIEGA, R.; SCHLACHER, T.A. & SMEUNINX, B. 2012. Reductions in Ghost Crab Populations Reflect Urbanization of Beaches and Dunes. *Journal of Coastal Research*, 28(1), 123-131.
- PAULA, D.P.; MORAIS, J.O.; DIAS, J.M.A. & FERREIRA, O. 2012. A importância da Praia do Futuro para o desenvolvimento do turismo de sol e praia em Fortaleza, Ceará, Brasil. *Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities research medium*. n.2.V.3. p.299-316.
- PROJETO ORLA. 2006. *Plano de Gestão Integrada da Orla do Município de Fortaleza – Prefeitura Municipal de Fortaleza*.
- R CORE TEAM. R. 2024. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.
- RAE, C.; HYNDES, G.A. & SCHLACHER, T.A. 2019. Trophic ecology of ghost crabs with diverse tastes: Unwilling vegetarians. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. V.224. p.272-280.
- SABOIA, A. C. S. O., TAVARES, J. M., & PERINOTTO, A. R. C. 2022. Inovação em serviços no setor turístico: um estudo de caso nas barracas da Praia do Futuro (Fortaleza-Ceará-Brasil). *Revista Anais Brasileiros de Estudos Turísticos / ABET*, v.12, n. único, 1–12.
- SCHLACHER, T. A. & LUCREZI, S. 2009. Monitoring beach impacts: a case for ghost crabs as ecological indicators. 2nd Queensland Coastal Conference, Gold Coast, May.
- SCHLACHER, T. A.; SCHOEMAN, D. S.; DUGAN, J.; LASTRA, M.; JONES, A.; SCAPINI, F. & MCLACHLAN, A. 2008. Sandy beach ecosystems: key features, sampling issues, management challenges and climate impacts. *Marine Ecology*, 29(1), 70-90.
- SCHLACHER, T.A.; JAGER, R. & NIELSEN, T. 2011. Vegetation and ghost crabs in coastal dunes as indicators of putative stressors from tourism. *Ecological Indicators*. V.11. p.284-294.
- SCHLACHER, T.A.; THOMPSON, L.M.C. & PRICE, S. 2007. Vehicles versus conservation of invertebrates on sandy beaches: quantifying direct mortalities inflicted by off-road vehicles (ORVs) on ghost crabs. *Marine Ecology Evolutionary Perspective*, 28, 354-367.
- Schlacher, T. A., Lucrezi, S., Peterson, C. H., Connolly, R. M., Olds, A. D., Althaus, F., ... &

- Schoeman, D. S. (2016). Estimating animal populations and body sizes from burrows: Marine ecologists have their heads buried in the sand. *Journal of Sea Research*, 112, 55-64.
- SOUZA, J.R.B.; LAVOIE, N.; BONIFACIO, P.H. & DA ROCHA, C.M.C. 2008. Distribution of *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) on sandy beaches of northeastern Brazil. *Atlântica*, Rio Grande, 30, 139-145.
- STEINER, A.J. & LEATHERMAN, S.P. 1981. Recreational impacts on the distribution of Ghost Crabs (*Ocypode quadrata*). *Biological Conservation*, 20, 111-122.
- STRACHAN, P.H.; SMITH, R.C.; HAMILTON, D.A.B.; TAYLOR, A.C. & ATKINSON, R.J.A. 1999. Studies on the ecology and behaviour of the ghost crab, *Ocypode cursor* (L.) in northern Cyprus. *Scientia Marina*. V.63(1). p. 51-60.
- Thompson, L. M., & Schlacher, T. A. (2008). Physical damage to coastal dunes and ecological impacts caused by vehicle tracks associated with beach camping on sandy shores: a case study from Fraser Island, Australia. *Journal of Coastal Conservation*, 12(2), 67-82.
- VALE, J.G.; BARRILI, G.H.C.; CHAHAD-EHLERS, S. & BRANCO, J.O. 2022. Factors influencing the feeding habits of the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) on subtropical sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. V.269.
- VALERO-PACHECO, E.; ALVAREZ, F.; ABARCA-ARENAS, L.G. & ESCOBAR, M. 2007. Population density and activity pattern of the ghost crab, *Ocypode quadrata*, in Veracruz, Mexico. *Crustaceana*, 80 (3), 313-325.
- VENABLES, W. N., & RIPLEY, B. D. 2002. Modern applied statistics with S (4th ed.). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2>.
- WICKHAM, H. 2016. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag. <https://ggplot2.tidyverse.org/>.
- WOLCOTT, T. G. & WOLCOTT, D. L. 1984. Impact of off-road vehicles on macroinvertebrates of a Mid-Atlantic beach. *Biological Conservation*, 29, 217-240.
- YONG, A.Y.P. & LIM, S.S.L. 2009. The Potential of *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas, 1772) as a bioindicator of human disturbance on Singapore beaches. *Crustaceana*, 82, 1579-1597.
- YOSEF, R.; SPIVAK, V.; EDELMAN, S. & KOSICKI, J.Z. 2022. Anthropogenic beach-activities influences the endemic Red Sea Ghost Crab (*Ocypode saratan*). *Marine Policy*. V.138.
- Turra, A.; Gonçalves, M.A.O.; Denadai, M.R. 2005. Spatial distribution of the ghost crab *Ocypode quadrata* in low-energy tide-dominated sandy beaches. *Journal of Natural History*. V.39. p.2163-2177.
- Pombo, M., Cornwell, T., & Turra, A. (2023). Beach morphodynamics modulate the effects of multidirectional habitat loss on population density and size structure of the Atlantic ghost crab *Ocypode quadrata*. *Marine Environmental Research*, 190, 106107.

Pombo, M., & Turra, A. (2019). The burrow resetting method, an easy and effective approach to improve indirect ghost-crab population assessments. *Ecological Indicators*, 104, 422-428.

CONCLUSÃO GERAL

Com base nos resultados e análises apresentados nos dois capítulos — “The use of population aspects of the ghost crabs as indicators of anthropogenic impact on urban beaches of the Brazilian semiarid coast” e “Assessing intra-beach variation of ghost crab populations under urbanization pressure: a case study of Praia do Futuro, Brazil” — é possível sintetizar diversas conclusões gerais sobre o uso de caranguejos-fantasma (*Ocypode quadrata*) como indicadores de impactos antrópicos em praias arenosas.

O primeiro capítulo avaliou populações de caranguejos-fantasma em cinco praias com diferentes níveis de urbanização e revelou que métricas populacionais tradicionais, como densidade e diâmetro de tocas, nem sempre refletem de forma direta o grau de impacto humano, especialmente quando fatores múltiplos e interativos como tráfego de veículos, pisoteio e modificações no habitat estão envolvidos. Embora não tenha sido observado um padrão claro de abundância entre as praias, variações no diâmetro das tocas sugeriram possíveis respostas ao estresse local relacionadas ao tamanho dos indivíduos. Um exemplo foi a diferença significativa entre os diâmetros das tocas nas praias de Sabiaguaba e Canto Verde, atribuída a uma maior mortalidade de juvenis decorrente da pressão antrópica por veículos.

O segundo capítulo realizou uma análise mais detalhada, comparando áreas adjacentes com e sem barracas de praia na Praia do Futuro. Embora a densidade geral de tocas não tenha diferido significativamente entre as áreas com e sem barraca, observaram-se diferenças marcantes na distribuição espacial e no diâmetro das tocas. Em áreas com barracas, os caranguejos concentraram suas tocas na zona supralitoral e construíram tocas significativamente maiores, provavelmente beneficiando-se da maior disponibilidade de alimento (como restos deixados por clientes), mesmo diante de uma possível degradação do habitat. Esses resultados indicam que os caranguejos-fantasma apresentam considerável plasticidade comportamental, ajustando seus padrões espaciais e possivelmente sua condição corporal em resposta às alterações ambientais.

Conjuntamente, os dois estudos reforçam a ideia de que, embora a densidade de tocas nem sempre seja um indicador confiável de impacto antrópico de forma isolada, métricas como distribuição espacial e diâmetro das tocas fornecem informações valiosas sobre as respostas comportamentais e fisiológicas desses organismos às perturbações humanas. Os resultados também evidenciam a necessidade de abordagens integradas de monitoramento, que levem em consideração tanto os estressores ambientais quanto a disponibilidade de recursos, já que

ambientes alterados pelo ser humano podem, ao mesmo tempo, impor desafios e criar novas oportunidades ecológicas para algumas espécies.

Essas conclusões têm implicações importantes para a gestão costeira. A aparente capacidade de adaptação dos caranguejos-fantasma sugere que estratégias de conservação devem não apenas reduzir pressões humanas diretas — como o tráfego de veículos e a ocupação da faixa de praia —, mas também considerar como insumos antrópicos, como resíduos alimentares, podem influenciar o comportamento e a condição física dos organismos. Dessa forma, a inclusão dos caranguejos-fantasma em programas de monitoramento de longo prazo continua sendo fundamental, desde que múltiplos parâmetros ecológicos sejam considerados para capturar a complexidade das interações entre humanos e fauna em praias arenosas urbanas.