
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Gabriel Bovolon Rodriguez

Efeitos da habituação à presença humana nas respostas de fuga por caranguejos chama-maré



Rio Claro - SP
2022

Gabriel Bovolon Rodriguez

**Efeitos da habituação à presença humana nas respostas de fuga
por caranguejos chama-maré**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas

Orientadora: Dra. Gisela Barbosa Sobral de Oliveira (Washington University in St. Louis, EUA)

Coorientador: Profa. Dra. Tânia Marcia Costa (UNESP - Litoral paulista)

Supervisora: Prof. Dra. Laurence Marianne Vincianne Culot (UNESP- Rio Claro)

Rio Claro - SP
2022

R696e Rodriguez, Gabriel Bovolon
Efeitos da habituação à presença humana nas respostas de fuga por caranguejos chama-maré / Gabriel Bovolon Rodriguez. -- Rio Claro, 2022
34 f. : tabs., fotos

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) -
Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientadora: Gisela Barbosa Sobral de Oliveira
Coorientadora: Tânia Marcia Costa

1. Comportamento. 2. Etologia. 3. *Leptuca leptodactyla*. 4. Aprendizagem. 5.
Antropização. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Gabriel Bovolon Rodriguez

Efeitos da habituação à presença humana nas respostas de fuga por caranguejos chama-maré

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas

BANCA EXAMINADORA:

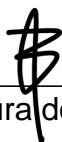
Dra. Gisela Barbosa Sobral de Oliveira (Orientadora)

Profa. Dra. Tânia Marcia Costa (Coorientadora)

Profa. Dra. Laurence Marianne Vincianne Culot

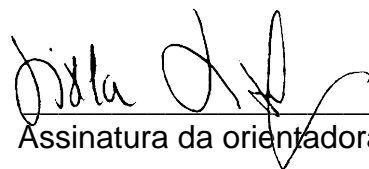
Me. Felipe Soares Búfalo

Aprovado em: 16 de novembro de 2022



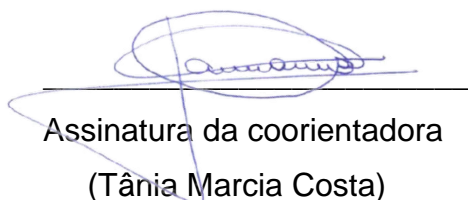
Assinatura do discente

(Gabriel Bovolon Rodriguez)



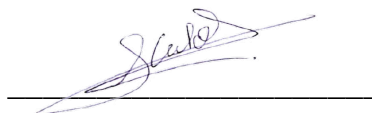
Assinatura da orientadora

(Gisela Barbosa Sobral de Oliveira)



Assinatura da coorientadora

(Tânia Marcia Costa)



Assinatura da supervisora

(Laurence Marianne Vincianne Culot)

AGRADECIMENTOS

Primeiro, gostaria de agradecer as minhas duas orientadoras, Gisela Sobral e Tânia Marcia Costa.

A Gisela foi responsável por me orientar semanalmente, mesmo com as dificuldades devido à distância, em todas as etapas do processo de produção. Foi fonte de questionamentos pertinentes e incontáveis inspirações. Muito obrigado por tudo.

A professora Tânia possibilitou a execução deste trabalho em sua gênese. Sem a professora, e sua benevolência, juntamente com o auxílio de seus alunos (Alexandre, Ana e Glauco), muito provavelmente esta pesquisa não existiria. Obrigado professora.

Gostaria também de agradecer a Unesp Rio Claro e todo o seu corpo docente que possibilitaram a realização desta pesquisa. Um agradecimento especial a professora Laurence Marianne Vincianne Culot, que atendeu como supervisora durante diversas atividades da minha graduação e deste trabalho. Também gostaria de agradecer as seções técnicas da Unesp e o conselho de curso, em especial Wilson Rizzo e Elton de Paula.

Por último, e não menos importante, gostaria de agradecer a minha família. Sem o suporte direto, ou indireto, de vocês, eu não teria conseguido realizar este trabalho de maneira nenhuma. Amo vocês.

RESUMO

Habituação é um processo de aprendizagem no qual os animais diminuem a resposta a um estímulo repetitivo. Essa capacidade de filtrar estímulos é importante pois os animais podem manter suas atividades essenciais, como o forrageio. Espécies que vivem em constante contato com seres humanos, como os caranguejos chama-maré, podem se habituar à presença humana. Todavia, tal conhecimento ainda é pouco compreendido entre espécies brasileiras. O presente estudo testou se caranguejos chama-maré, *Leptuca leptodactyla*, são habituados à presença humana e como a habituação altera o comportamento dos indivíduos (e.g., retomada de forrageio). Nossa hipótese é que os indivíduos da população antropizada são mais tolerantes à aproximação de um observador e retomam suas atividades mais rapidamente que indivíduos da população não-antropizada (e.g., passam menos tempo dentro da toca). O estudo foi realizado em Ubatuba, SP, com 80 machos adultos de duas populações de distintos graus de influência antropogênica. O experimento ocorreu em julho de 2022 e envolveu a aproximação de um observador às tocas dos indivíduos e a resposta dos indivíduos foi gravada em vídeo. Contrariamente ao esperado, os indivíduos da população antropizada foram menos tolerantes, passando maior tempo dentro da toca, além de demorarem mais para retomar as atividades pré-estímulo (e.g., forrageio). Portanto, os caranguejos da população antropizada não se habituaram à presença humana, comprometendo o tempo de forrageio, o que pode consequentemente prejudicar outras demandas energéticas, como a reprodução ou disputa por tocas e territórios. Esses resultados auxiliam na compreensão sobre o processo de aprendizado em invertebrados e sua capacidade de seleção de estímulos, assim como contribuem para o entendimento do impacto das interações ser humano-vida selvagem.

Palavras-chave: Comportamento; etologia; *Leptuca leptodactyla*; aprendizagem; antropização; resposta a predador.

ABSTRACT

Habituation is a learning process in which animals decrease the response to a repetitive stimulus. The ability to filter out stimuli is important because animals can maintain their essential activities, such as foraging. Species that live in constant contact with humans, such as fiddler crabs, can habituate to human presence. However, such knowledge is still poorly understood among Brazilian species. The present study tested whether fiddler crabs *Leptuca leptodactyla* are habituated to human presence and how habituation alters individuals' behavior (e.g., resuming foraging). Our hypothesis is that individuals living in highly anthropized mangroves are more tolerant to the approach of an observer and resume their activities more quickly than individuals from the non-anthropized population (e.g., they spend less time inside their burrow). The study was carried out in Ubatuba, SP, with 80 adult males from two populations with different degrees of anthropogenic influence. The experiment took place in July 2022 and consisted in the approach of an observer to the burrows, and the response of the individuals was recorded on video. Contrary to our hypothesis, individuals from the anthropized population were less tolerant, spending more time inside the burrow, taking longer to resume their pre-stimulus activities (e.g., forage). Therefore, fiddler crabs from the anthropogenic population were not habituated to human presence, potentially compromising foraging, which can consequently jeopardize other energetic demands, such as reproduction or territoriality. These results help us understand the learning process in invertebrates and their ability to select of stimuli, as well as contribute to understanding the impacts of human-wildlife interactions.

Keywords: Behaviour; ethology, *Leptuca leptodactyla*; learning; anthropogenic disturbances; predator response.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Imagem obtida via Google Maps mostrando as duas praias em que o estudo foi realizado. A) Praia antropizada. B) Praia não antropizada.....14
- Figura 2: Imagem obtida pela câmera, com a área de gravação medida e marcada. As setas amarelas mostram alguns indivíduos de chama-maré adultos da espécie *Leptuca leptodactyla*.....15
- Figura 3: Latência arredondada em blocos de 10 segundos de cada um dos comportamentos analisados em machos adultos de *Leptuca leptodactyla* vivendo em duas praias, antropizada e não antropizada, no mangue da Praia Dura de Ubatuba, SP.....21
- Figura 4: Comparação entre as latências médias, em segundos, para cada um dos comportamentos analisados em machos adultos de *Leptuca leptodactyla* vivendo em duas praias com diferentes graus de antropização no mangue da Praia Dura em Ubatuba-SP.....22

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Etograma construído para os indivíduos machos adultos de *Leptuca leptodactyla* vivendo no manguezal do Rio Escuro em Ubatuba, SP baseado em Pratt e colaboradores (2003).....19

Tabela 2: Médias e desvios-padrões da duração em segundos de cada comportamento e a distância da toca em centímetros para cada uma das populações de machos adultos de *Leptuca leptodactyla* vivendo em Ubatuba, SP.....20

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	8
2	OBJETIVOS E HIPÓTESE.....	10
2.1	Hipótese.....	10
2.2	Objetivos.....	10
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	11
3.1	Local de estudo e caracterização das praias.....	11
3.2	Animais do estudo.....	12
3.3	Experimento.....	13
3.4	Análise dos vídeos.....	14
3.5	Análises estatísticas.....	15
4	RESULTADOS.....	16
4.1	Caracterização das praias.....	16
4.2	Etograma e diferenças entre populações.....	16
5	DISCUSSÃO.....	21
5.1	Comportamentos.....	21
5.2	Contínuo tímido-ousado.....	24
5.3	Possíveis explicações para a não habituação.....	24
5.4	Limitações do estudo.....	25
5.5	Considerações finais.....	26
6	CONCLUSÕES.....	27
	Referências.....	28

1 INTRODUÇÃO

O desenvolvimento exponencial das cidades e a urbanização têm resultado em uma crescente alteração dos ambientes naturais (HAMER; MCDONNELL, 2009), aumentando a frequência de interações e conflitos entre populações humanas e a vida selvagem (ABRAHAMS; PERES; COSTA, 2018; WALTON; FINDLAY; HILL, 2022). Com a perda dos recursos naturais e do habitat, juntamente com elevados graus de distúrbios antrópicos, as espécies mais sensíveis tendem a desaparecer, enquanto espécies menos sensíveis, dependendo do nível de degradação/alteração ambiental, conseguem resistir a essas mudanças e coexistir com os seres humanos (MCKINNEY, 2006).

Esta flexibilidade pode ser observada a nível comportamental, onde indivíduos que são capazes de ajustar seu comportamento são mais propensos a tolerarem a presença humana (LOWRY; LILL; WONG, 2013; SIH; FERRARI; HARRIS, 2011; SOL; LAPIEDRA; GONZÁLEZ-LAGOS, 2013). Um mecanismo importante dessa flexibilidade é a habituação, definida como redução gradativa da responsividade a eventos recorrentes (RANKIN et al., 2009). A habituação aos humanos é considerada como um resultado negativo da interação com a vida selvagem, uma vez que essas interações proporcionam diversos riscos aos animais e suas populações, (ALMERÍA et al., 2021; GEIST, 2011; ORAMS, 2002). Entretanto, alguns animais não se habitam aos predadores, porém podem apresentar habituação à presença humana (KNIGHT, 2009; MACFARLANE; KING, 2002; WALKER, 1972). Conclusões essas demonstram que os animais são capazes de filtrar os estímulos não ameaçadores daqueles necessários para a sua sobrevivência de modo a evitar gastos energéticos desnecessários (GEIST, 2011; HEMMI; MERKLE, 2009; RADERSCHALL; MAGRATH; HEMMI, 2011). Essa seleção de determinados estímulos possibilita maiores períodos de forrageio e menores períodos em estado de alerta, sendo assim uma vantagem competitiva e conseqüentemente uma melhora na aptidão dos animais que conseguem exibir esta capacidade de seleção de estímulos (HEMMI, 2005a).

Os manguezais, um dos ecossistemas mais produtivos e necessários para a manutenção da biodiversidade do planeta, atualmente se encontram extremamente ameaçados e vêm sofrendo de forma aguda com o avanço da colonização humana (ANGELINI et al., 2018; LEONARDI et al., 2018). Reduções consideráveis em suas

distribuições ao redor do globo, com números declinando entre 1 e 2% ao ano, faz necessária a compreensão dos diversos elementos que compõem estes ecossistemas e como eles vêm sendo alterados (ALONGI, 2015), estimulando assim estudos que abordem as diferentes facetas entre estas interações cada vez mais constantes entre seres humanos e vida selvagem.

O nome Chama-maré compreende diversos gêneros de caranguejos da família Ocypodidae que apresentam uma distribuição bem ampla ao redor do mundo, estando presentes em todos os continentes, exceto na Antártida, abrangendo regiões temperadas, subtropicais e tropicais (CRANE, 1975; ROSENBERG, 2019). Esses caranguejos são caracterizados por cores chamativas e por um acentuado dimorfismo sexual: os machos apresentam forte heteroquelia e executam um aceno sexual com o quelípodo maior (CRANE, 1975; ROSENBERG, 2019). São animais gregários, a maioria ativos durante o período de maré baixa (CRANE, 1975). Devido à sua ampla distribuição (ROSENBERG, 2019) e características marcantes, os caranguejos chama-maré são apreciados por naturalistas amadores e cientistas de todo o mundo, possibilitando assim uma ampla produção de estudos e conteúdos sobre os mesmos a partir de diversos aspectos e regiões (DYSON et al., 2020; MOKHTARI et al., 2016; SIDDIQUI; SAHER, 2022; ZEIL; HEMMI, 2006).

A espécie-alvo do presente estudo é *Leptuca leptodactyla*, uma espécie comumente encontrada no litoral brasileiro, em regiões arenosas sem cobertura vegetal (CHECON; COSTA, 2017), fatores esses que favorecem o estabelecimento de populações destes caranguejos em ambientes antropizados, uma vez que a presença humana altera a paisagem drasticamente com desflorestamento, erosão e outros fatores ambientais (DJANE FONSECA; FRANCISCO DE ASSIS SALVIANO, 2008). Entretanto, embora pesquisas já tenham sido realizadas com diversas espécies ao redor do mundo, na qual é demonstrado que os chama-maré são capazes de filtrar os mais variados estímulos e exibir a capacidade de se habituarem a constantes estímulos antropogênicos (DYSON, 2008; GRUBER; KAHN; BACKWELL, 2019; HEMMI, 2005a, 2005b; PEREZ; CHRISTY; BACKWELL, 2016), ainda existe uma grande necessidade, e interesse, na compreensão de comportamentos de animais de ambientes ecologicamente tão importantes para a manutenção da vida selvagem como são os ambientes estuarinos e de manguezais (DUKE et al., 2014).

2 HIPÓTESE E OBJETIVOS

2.1 Hipótese

A hipótese do presente trabalho é de que os caranguejos chama-maré são capazes de filtrar estímulos, apresentando habituação à presença humana. Dessa forma, é esperado que na população com maior grau de antropização, menos indivíduos respondessem à aproximação de um observador e, quando respondessem, passariam menos tempo em suas tocas antes do reaparecimento.

2.2 Objetivos

O presente estudo teve como objetivo avaliar o comportamento de habituação em caranguejos chama-maré, *Leptuca leptodactyla*, de ambientes com distintos graus de antropização. Especificamente, verificou-se se populações desenvolveram habituação à antropização a partir da análise comparativa de duração e latência da resposta comportamental entre populações. Os resultados desse trabalho têm a intenção de agregar na compreensão sobre o aprendizado em invertebrados e sua seleção de estímulos, assim como contribuir para o entendimento da influência das populações humanas sobre a vida selvagem.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Local de estudo e caracterização das praias

O estudo foi realizado no município de Ubatuba, São Paulo (23° 26' 2"S -45° 5' 9"O) no mangue da Praia Dura/ Rio Escuro (23°29'3"S 45°09'5"O) (Fig. 1) com duas populações que vivem em duas praias distintas no interior do próprio manguezal, com uma distância de 160m, aproximadamente, entre elas. As populações foram escolhidas com base nas diferenças observáveis dos níveis de antropização, considerando-se também as limitações de acesso e logística. Para avaliar o nível/grau de antropização, foram utilizados os critérios de González e colaboradores (GONZÁLEZ; YÁÑEZ-NAVEA; MUÑOZ, 2014) com adaptações. Primeiro, foi realizada a contagem manual dos turistas presentes (MORGAN, 2018). Além disso, foram consideradas seis das sete variáveis de urbanização propostas por González e colaboradores (2014) para a caracterização das praias: Proximidade com centros urbanos; Construções na areia; Limpeza da praia a partir de veículos; Lixos sólidos na areia; Tráfego de veículos na areia; e Frequência de visitantes. Sendo que cada uma dessas variáveis recebeu notas de 0-5 que foram classificadas em três níveis de desenvolvimento: Baixo (0-1); Médio (2-3); Alto (4-5). Todas as mensurações foram efetuadas diretamente no campo durante o mesmo período de gravação das imagens. A mensuração da distância aos centros urbanos foi realizada a partir do Google Maps.

Para o cálculo do índice de urbanização de cada uma das praias, foi utilizado o método de Gover, $X' = \frac{X - X_{min}}{X_{max} - X_{min}}$ que reduz os valores dos indicadores para uma amplitude entre 0 e 1, onde X é o valor designado para cada uma das seis variáveis e $X_{max} - X_{min}$ corresponde aos valores extremos da distribuição, 0 a 5 no caso. Os valores de índice urbano mais próximos de "1" indicam uma alta taxa de urbanização e valores de índice urbano mais próximos de "0" indicam uma baixa ou nula intervenção humana, sendo o valor calculado para cada variável individualmente e a partir de uma média aritmética é dado o valor total de cada praia. A partir desses valores, as praias foram separadas entre antropizada e não-antropizada. Portanto, animais que vivem em praias com maior nível de antropização seriam animais mais expostos à presença humana se comparados aos animais vivendo em praias com menor nível de antropização.

Figura 1: Imagem obtida via Google Maps mostrando as duas praias em que o estudo foi realizado. A) Praia antropizada. B) Praia não antropizada



Fonte: Google Maps

3.2 Animais do estudo

Cada população (antropizada e não-antropizada) foi amostrada duas vezes. Os dois subgrupos distanciavam-se entre si por cerca de 25m. Em cada um desses subgrupos, foram analisados 20 machos adultos selecionados aleatoriamente, totalizando 80 animais avaliados durante o estudo (Fig. 2). Os indivíduos puderam ser facilmente separados de acordo com o sexo devido à heteroquelia bem aparente (CRANE, 1975). Os caranguejos também poderiam ser identificados individualmente pois cada toca era utilizada por um único indivíduo (HEMMI, 2005a). Também não houve interferência de turistas durante o período de experimento. A identificação das espécies seguiu os parâmetros de CRANE (1975), DE MELO (1996)

e ROSENBERG (2019) de modo que a espécie de estudo foi identificada como *Leptuca leptodactyla*.

Figura 2 – Imagem obtida pela câmera, com a área de gravação medida e marcada. As setas amarelas mostram alguns indivíduos de chama-maré adultos da espécie *Leptuca leptodactyla*.



Fonte: Elaborado pelo autor

3.3 Experimento

O experimento foi conduzido durante o mês de julho de 2022, reduzindo as possíveis diferenças ambientais. No mês de julho ocorrem férias escolares, aumentando o número de visitantes em até 500%, e os impactos relacionados a presença dos mesmos, como o depósito de lixo e maior pressão antrópica (ASENSIO-MONTESINOS et al., 2019; POLETTI; BATISTA, 2008; VINCENT; HOELLEIN, 2017). O estudo foi realizado sob as mesmas condições climáticas, ou seja, em dias ensolarados e sem fortes tempestades nos dias que antecederam as amostragens, conforme De Grande e colaboradores (2018) e mantendo um limite máximo de 30 minutos para amostrar cada população para evitar alterações ambientais significativas entre as gravações. Além disso, o experimento começou logo após os chama-maré iniciarem suas atividades durante a maré baixa.

O experimento consistiu em uma única aproximação por parte do observador. Uma câmera (Iphone 8), fixada em um tripé com altura total de 80cm e com uma angulação de 45° em direção ao solo, gravou uma área de 1,2m², uma única vez, onde a resposta dos chama-maré em relação à presença do observador foi registrada. A aproximação ocorreu a partir da mesma distância de início e término do movimento, iniciando a 10 metros da região de gravação e terminando nos limites do campo de visão da câmera, na mesma velocidade e o observador utilizou a mesma vestimenta em todas as aproximações, garantindo assim padronização no experimento (HEMMI; MERKLE, 2009). Além disso, para evitar possíveis respostas tendenciosas à presença da câmera, do tripé e do observador, foram dados dez minutos de aclimação após a instalação da câmera para que os caranguejos retornassem às suas atividades normalmente (HEMMI; MERKLE, 2009). A duração das gravações consistiu de um período de três minutos e dez segundos o que possibilitou a gravação de um período de 10s antes do início do estímulo e 3 minutos durante e após o estímulo (HEMMI; MERKLE, 2009), permitindo assim que os chama-maré respondessem ao estímulo e retomassem suas atividades pré estímulo durante toda a duração gravação.

3.4 Análise dos vídeos

Após a obtenção das imagens, estas foram analisadas com a ajuda do software BORIS (FRIARD; GAMBÀ, 2016), a partir das quais foi construído um etograma, adaptado de comportamentos já previamente descritos para outras espécies (PRATT; MCLAIN; LATHROP, 2003). Após a confecção do etograma (Tabela 1), as gravações foram avaliadas quanto à quantidade de indivíduos que responderam à aproximação do observador, o tempo de início de cada comportamento e a duração de cada comportamento. Além disso, a distância entre os chama-maré e as suas respectivas tocas no momento da aproximação também foi medida, utilizando-se o software ImageJ (ABRÀMOFF; MAGALHÃES, 2004).

Cada toca era ocupada por um único indivíduo, porém os indivíduos que estavam do lado oposto ao lado dos estímulos encontravam-se um pouco mais distantes do estímulo em questão, então separamos os grupos de 20 indivíduos entre frente e fundo para elucidar se haveria uma resposta diferente nesses dois blocos.

3.5 Análises estatísticas

As análises estatísticas foram conduzidas no software R versão 4.0.3 (R Developmental Team, 2020). As variáveis foram testadas para normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk. Uma vez que todas as variáveis não apresentaram distribuição normal, a diferença das médias entre subgrupos foi testada pelo teste de Dunn (pacote FSA). Foi também realizada uma correlação de Pearson entre a posição do chamaré e duração do seu movimento de fuga, para considerar o viés da distância no tempo em que cada animal levou para chegar à sua toca. A distância média dos caranguejos às suas tocas também foi testada com relação à cada praia (antropizadas e não-antropizadas). Em adicional, foram calculadas as significâncias das diferenças de médias da latência entre tratamentos, para cada um dos comportamentos, a partir do teste de Dunn (pacote FSA) com os valores de latência arredondados para blocos de 10 segundos e foi calculada a latência média entre populações para uma melhor elucidação das diferenças entre tratamentos.

4 RESULTADOS

4.1 Caracterização das praias

A praia antropizada do mangue da Praia Dura/Rio Escuro apresentou valores de X (método de Gover) entre 0,0 e 0,6 (0,3 de média) no índice de urbanização com apenas duas variáveis apresentaram, limpeza mecânica e tráfego de veículos, valores 0,0. Já a praia não antropizada do mangue da Praia Dura/Rio Escuro apresentou valores de X para os índices de urbanização entre 0,0 e 0,4 (0,066 de média), onde quase todos os parâmetros foram 0,0 com exceção da “proximidade aos centros urbanos” que $X=0,4$.

4.2 Etograma e diferença entre populações

Todos os indivíduos contidos nas filmagens, e conseqüentemente analisados neste trabalho, apresentaram resposta ao estímulo de aproximação do observador, ou seja, todos os caranguejos apresentaram o comportamento de fuga e entraram em suas tocas ao final do movimento realizado pelo observador. Foram selecionados 8 comportamentos, a partir de filmagens prévias e um etograma auxiliar (PRATT; MCLAIN; LATHROP, 2003), para compor o etograma do presente estudo (Tabela 1). Destes comportamentos, seis estão relacionados às tocas diretamente (“Fugir”, “Entrar na toca”, “Dentro da toca”, “Emergir”, “Desancorar” e “Manutenção das tocas”) e dois relacionados a alimentação e forrageio (“Alimentação – pré estímulo”, “Alimentação – pós estímulo”).

Em relação à duração média do tempo de cada um dos comportamentos, foram encontradas diferenças entre as populações para seis dos oito comportamentos analisados, sendo estes os seguintes: “Alimentação – pós estímulo”; “Alimentação – pré estímulo”; “Dentro da toca”; “Fugir”; “Emergir”; e “Desancorar” (Teste de Dunn $p<0.001$) (Tabela 2). A população antropizada apresentou médias de tempo maiores nos comportamentos: “Dentro da toca”, “Emergir” e “Desancorar”. Enquanto a população natural apresentou médias de duração de tempo maiores nos comportamentos de “Alimentação pré-estímulo”, “Fugir” e “Alimentação pós-estímulo”. O teste de Dunn, não detectou diferença entre as médias dos comportamentos “Entrar na toca” e “Organização da toca”. Vale ressaltar que, o

segundo foi registrado em um número muito pequeno de indivíduos ($n < 6$), inviabilizando qualquer análise estatística robusta.

Tabela 1: Etograma construído para os indivíduos machos adultos de *Leptuca leptodactyla* vivendo no manguezal do Rio Escuro em Ubatuba, SP baseado em Pratt e colaboradores (2003).

Comportamento	Descrição
Alimentação – pré estímulo	O caranguejo repetidamente raspa (com a movimentação dos dactílos) um pouco do substrato com o quelípodo menor e leva o mesmo até a cavidade bucal
Fugir	O caranguejo se movimenta rapidamente em direção a sua toca. O movimento de fugir termina quando ocorre de um, ao menos, pereópode encostar ou ancorar na borda da toca.
Entrar na toca	O caranguejo realiza o movimento de adentrar à toca. Este é dado a partir do momento em que ele encosta a borda da toca com, ao menos, um pereópode até estar completamente fora do campo de visão
Emergir	O caranguejo realiza o movimento de saída da toca. Este é dado a partir do momento em que o indivíduo adentra no campo de visão até que fique com a orientação corporal paralela ao substrato (horizontalmente posicionado).
Desancorar	O caranguejo realiza o movimento de desancoragem de seus pereópodes da borda da toca e inicia a sua movimentação para longe da mesma. Este é dado a partir do término do “Emergir” até a desancoragem completa de seus pereópodes
Alimentação – pós estímulo	Mesmo comportamento de alimentação, porém após o estímulo.
Dentro da toca	O caranguejo está fora do campo de visão da câmera e seguramente dentro da toca
Manutenção das tocas	O caranguejo repetidamente empurra as esferas (<i>pellets</i>) de substrato com auxílio do quelípodo maior para longe de sua toca.

Fonte: Elaborado pelo autor

O teste de correlação de Pearson detectou uma forte e positiva correlação ($cor = 0.67$; $p < 0.001$) entre o comportamento “Fugir” e a distância inicial dos indivíduos em relação as suas tocas. Então, animais que apresentaram uma maior duração no comportamento “Fugir” estavam, conseqüentemente, a maiores distâncias iniciais de suas tocas se comparado com aqueles que apresentam uma menor duração no comportamento “Fugir”.

Em relação à latência dos comportamentos (Fig. 2), é possível verificar a partir do teste de Dunn que, com exceção de “Entrar na toca”, “Alimentação pré estímulo” e “Fugir” que apresentaram $p=0.85$, $p=0.04$ e $p=0.02$, respectivamente, todos os outros

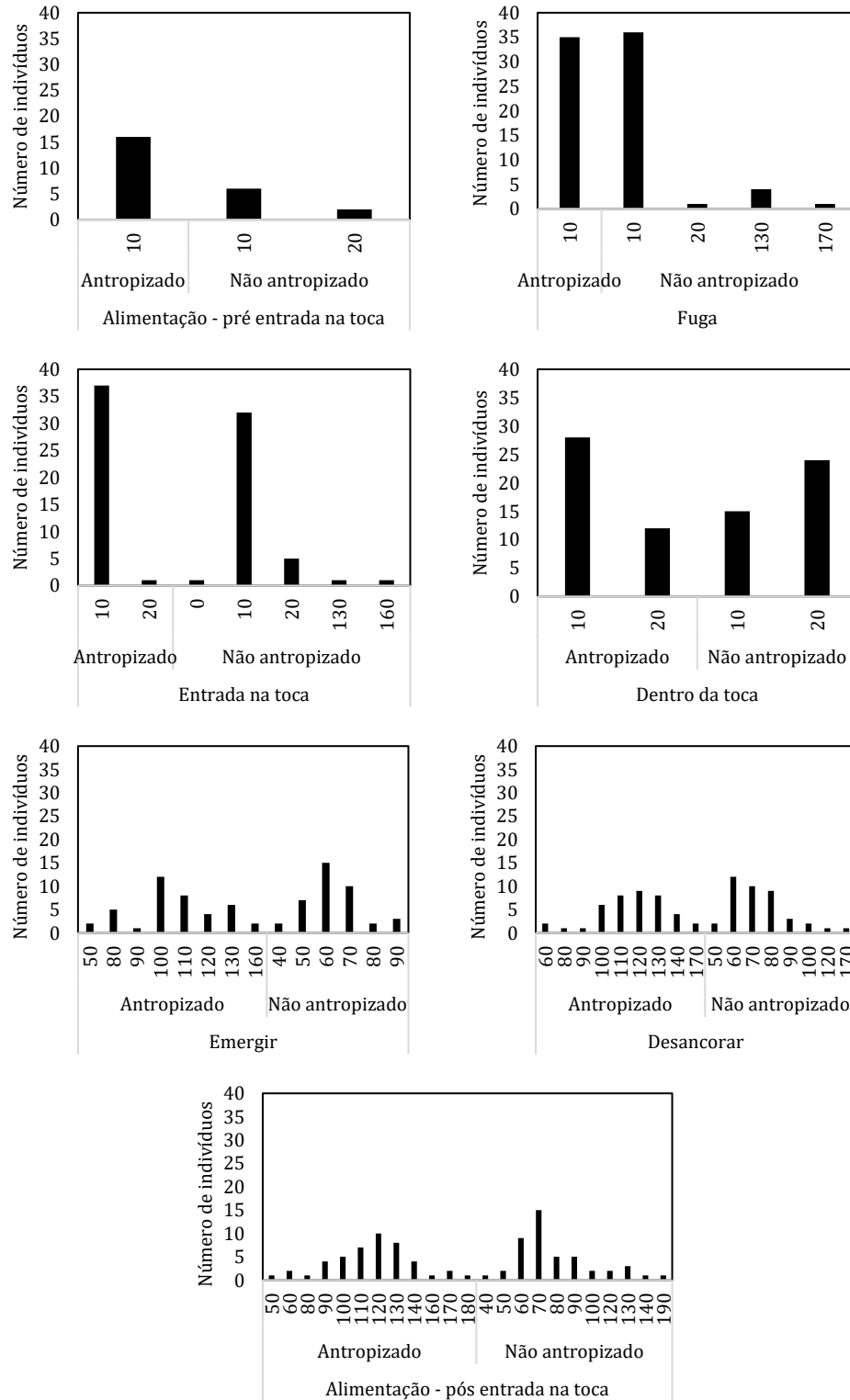
comportamentos apresentaram um valor de $p < 0.001$. Vale ressaltar que alguns comportamentos não apresentam quarenta representantes, pois esta é uma medição de latência e os caranguejos estavam realizando alguma atividade no início das gravações, o que acarretou valores de latência igual a zero para aquele comportamento em questão. As diferenças das médias das latências demonstram valores menores nos comportamentos de “Alimentação pré-estímulo”, “Fugir”, “Entrar na toca” e “Dentro da toca” para a população antropizada e valores mais elevados para “Emergir”, “Desancorar” e “Alimentação pós-estímulo” nesta mesma população. Ocorreram também pequenas interferências durante as gravações por aves predadoras e disputas entre os próprios chama-maré, que ocasionaram comportamentos normalmente experienciados em situações pré estímulo em momentos mais tardios (Fig. 4)

O vídeo de cada um dos experimentos pode ser encontrado online (<https://bit.ly/3s7oomE>)

Tabela 2: Médias e desvios-padrões da duração em segundos de cada comportamento e a distância da toca em centímetros para cada uma das populações de machos adultos de *Leptuca leptodactyla* vivendo em Ubatuba, SP.

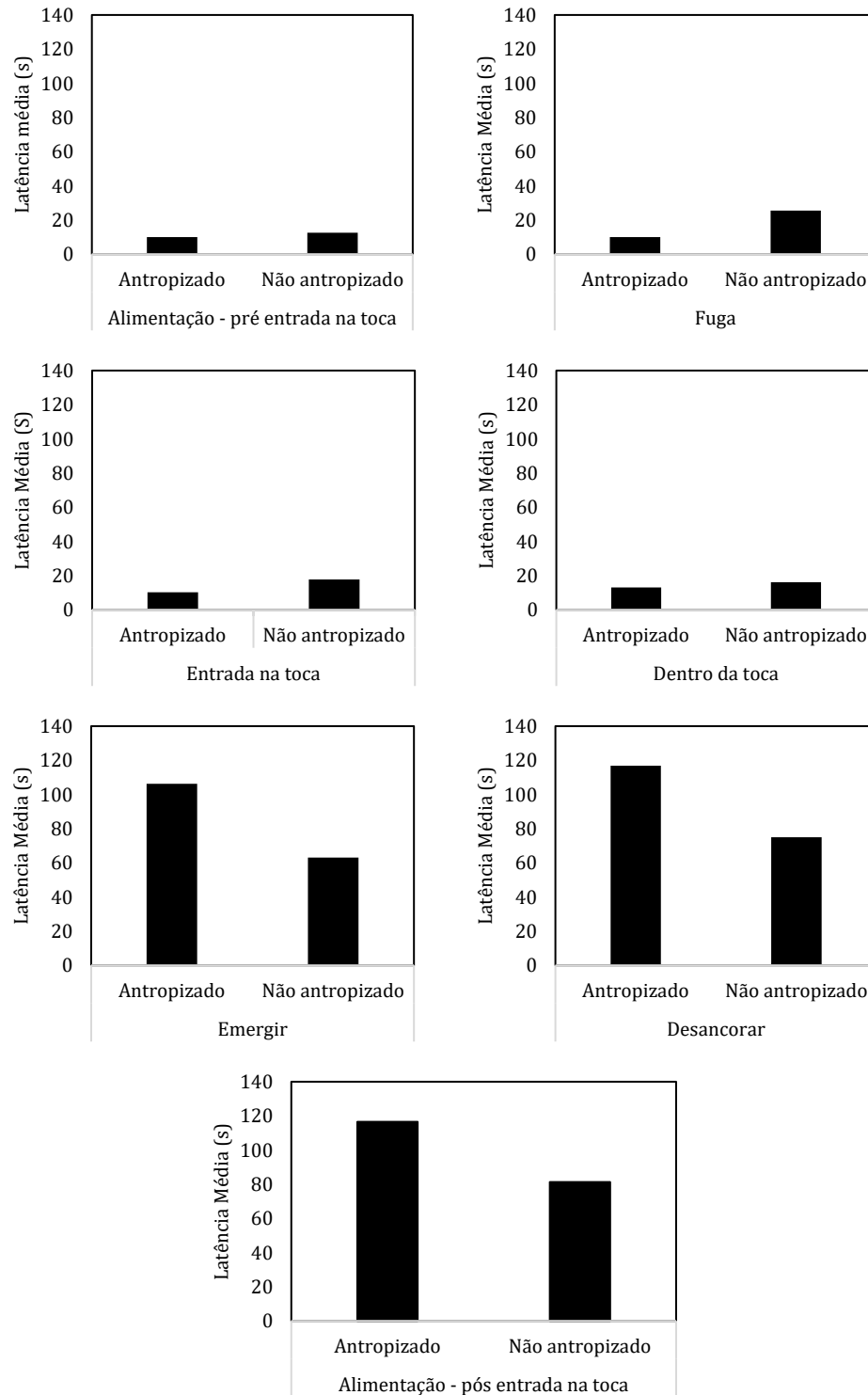
Comportamento	Antropizada	Não antropizada
	Média (DP)	
Emergir (s)	29.4 (26.7)	17.2 (21.6)
Desancorar (s)	9.1 (4.2)	8.5 (8.5)
Organização (s)	3.9 (2.8)	9.2 (13.1)
Fugir (s)	0.10 (0.1)	0.15 (0.1)
Entrar na toca (s)	3.1 (3.3)	2.7 (2.5)
Alimentação – pré (s)	9.0 (5.2)	11.2 (4.9)
Dentro da toca (s)	92.2 (22.8)	47.0 (12.1)
Alimentação – pós (s)	63.6 (32.6)	100.0 (35.2)
Distância da toca (cm)	1.7 (1.0)	2.7 (1.8)

Figura 3: Latência (em blocos de 10 segundos) de cada um dos comportamentos analisados em machos adultos de *Leptuca leptodactyla* vivendo em duas praias, antropizada e não antropizada, no mangue da Praia Dura/Rio Escuro de Ubatuba, SP.



Fonte: Elaborado pelo autor

Figura 4: Comparação entre as latências médias, em segundos, para cada um dos comportamentos analisados em machos adultos de *Leptuca leptodactyla* vivendo em duas praias com diferentes graus de antropização no mangue da Praia Dura em Ubatuba-SP



Fonte: Elaborado pelo autor

5 DISCUSSÃO

Este trabalho investigou se existe habituação em *L. leptodactyla* e se populações de regiões com efeitos antropogênicos mais intensos são caracterizadas por maior habituação e, conseqüentemente, uma redução na intensidade das respostas de fuga. A hipótese do trabalho não foi suportada, pois os caranguejos não antropizados apresentaram respostas de fuga menos intensas a aproximação do observador e, conseqüentemente, retomaram as atividades pré-estímulo muito mais rapidamente. As populações sobre influência antrópica, em contrapartida, apresentaram respostas de fuga com maior intensidade e, conseqüentemente, demoraram mais tempo, em média, para retornarem as suas atividades pré-estímulo e desempenharam as mesmas atividades por períodos reduzidos.

5.1 Comportamentos

A alimentação foi repartida em duas categorias, pré e pós estímulo para facilitar a análise e as observações das respostas em momentos distintos. Esta divisão conceitual de um mesmo comportamento possibilitou uma compreensão mais refinada sobre o forrageio, uma atividade que representa estado de normalidade para as populações quando não estimuladas, e o principal comportamento representado nos orçamentos de atividades diárias (WEIS; WEIS, 2004). A alimentação é a principal atividade realizada pelos chama-maré, pois mesmo durante diversas atividades estes continuam se alimentando simultaneamente (WEIS; WEIS, 2004).

A alimentação pré estímulo é um comportamento chave para a compreensão das diferenças nas respostas entre as populações. Todos os indivíduos analisados estavam se alimentando antes do estímulo, mesmo aqueles que se encontravam sobre a entrada de sua toca. A percepção do observador por parte dos animais causou a interrupção deste comportamento, uma reação similar a outras espécies de chama-maré (HEMMI, 2005a). Portanto, a duração de forrageio pré-estímulo representa o momento em que o animal reagiu ao estímulo de aproximação. Considerando-se que todos os indivíduos foram expostos ao mesmo intervalo de estímulo, um caranguejo chama-maré com uma maior duração na alimentação pré estímulo apresenta uma resposta mais tardia à aproximação do observador. Portanto, esses animais podem ser chamados de mais tolerantes.

Uma maior duração na alimentação pré estímulo era prevista na população com maiores influências de estímulos antropogênicos (RADERSCHALL; MAGRATH; HEMMI, 2011). Entretanto, a população não antropizada apresentou médias maiores de duração neste comportamento (mais tolerantes), contestando a hipótese deste trabalho e da literatura (HEMMI; MERKLE, 2009; RADERSCHALL; MAGRATH; HEMMI, 2011). Era esperado que a população antropizada apresentasse maior habituação antrópica uma vez que a habituação é um processo de aprendizado e seleção de estímulos. Entretanto, a população antropizada apresentou uma resposta antecipada por parte dos indivíduos dessa população (menos tolerantes).

O comportamento exibido pelos animais à aproximação do observador foi o comportamento de fuga. Esse momento pode ser considerado como a latência à aproximação do observador. Além disso, foi detectada forte correlação entre a distância da toca e a duração no comportamento de fugir. Portanto, uma maior duração neste comportamento indica os animais que estão mais distantes de suas tocas. A população não-antropizada apresentou maior distância de suas tocas, além das respostas mais tardias ao estímulo. Então estes animais estão fugindo por mais tempo, pois estão mais distantes de suas tocas. Esses resultados contradizem a literatura, pois é esperado que indivíduos mais distantes de suas tocas reajam mais rapidamente a estímulos (HEMMI; ZEIL, 2003).

O ato de entrar na toca, considerado a partir do momento em que o animal encosta as pernas no limite desta, foi apresentado em todos os casos aqui analisados, como resposta ao estímulo direto de aproximação do observador. Não houve diferenças entre as médias de duração das duas populações. Fato este que pode ser aventado a partir da perspectiva que comportamento de entrar na toca ocorre somente após o comportamento de fuga ter sido desencadeado (HEMMI, 2005a). Deste modo, “Entrar na toca”, por ser um comportamento de transição entre estar dentro e fora da toca, deve ser considerado como evento e não estado. Então, é parcimonioso que as durações médias e as latências dos comportamentos de entrada sejam parecidas. Similarmente, emergir também foi um comportamento que não apresentou diferenças significativas entre as populações e deve ser tratado como evento.

Comportamento de se manter dentro da toca apresenta uma íntima relação com o comportamento de alimentação pós estímulo, pois todos os animais retomavam atividades de forrageio após a saída da toca. Indivíduos da população antropizada passavam mais tempo dentro de suas tocas. Tal resultado demonstra que esses

animais apresentam resposta mais intensa à aproximação do observador, uma vez que o comportamento de ficar dentro da toca é diretamente associado a evitar predadores (BELLWOOD, 2002). Esses resultados contradizem novamente a literatura, pois é esperado uma resposta mais intensa à presença do observador (BLUMSTEIN, 2016).

O comportamento de desancorar está relacionado com animal deixar de tocar com seus pereópodes qualquer instância de sua toca, de modo que se os animais estão apresentando durações menores deste comportamento, então eles estão deixando sua toca mais rapidamente. Desancorar seguiu a tendência observada pelas populações no presente estudo, onde as populações antropizadas apresentaram respostas mais intensas em relação à aproximação do observador, de modo que a duração e latência médias da população antropizada foram significativamente maiores para este comportamento.

A duração e a latência alimentação pós estímulo estão intimamente ligadas ao comportamento de ficar dentro da toca, pois os animais só reiniciam a alimentação após o comportamento de emergir ter sido realizado. Em concordância com os resultados observados para alimentação pré estímulo, os indivíduos da população não antropizada apresentaram, também, uma duração média maior no comportamento de forrageio pós-estímulo. Então, fica evidente que as populações não antropizadas e antropizadas apresentam um contraste em ambos os comportamentos de alimentação, onde as primeiras têm uma duração média superior, ou seja, uma menor intensidade de resposta ao estímulo antropogênico. Vale ressaltar que comportamentos de forrageio são essenciais para animais heterótrofos, pois estão diretamente ligados à ingestão calórica e o déficit de calorias pode comprometer a saúde e a reprodução dos animais (NAVEDO et al., 2019).

Contudo, há questão inerentes à coleta de dados. Considerando-se que o tempo de gravação é limitado, uma maior duração de um determinado comportamento necessariamente implica e menor tempo disponível para outro. Por exemplo, uma maior duração no comportamento de alimentação pós estímulo representa uma menor duração de estar dentro da toca. Contudo, isso pode não representar a totalidade das atividades realizadas pelos chama-maré quando um intervalo maior é analisado. Faz-se necessária uma análise mais longa para se entender se há, de fato, comprometimento de ingestão calórica por parte dos chama-maré.

5.2 Contínuo tímido-ousado

A partir de Harcourt (2009) e Stamps (2007), podemos classificar comportamentos como Ousados ou tímidos. Todos aqueles comportamentos que expõem os animais a situações de risco, são comportamentos considerados ousados. Comportamentos tímidos, em contrapartida, estão relacionados a situações de segurança, onde o animal fica próximo ou no interior de sua zona de segura evitando potenciais riscos (HARCOURT et al., 2009; STAMPS, 2007; TOMS; ECHEVARRIA; JOUANDOT, 2010). No contexto do atual trabalho, comportamentos ousados seriam todas as atividades realizadas pelos chama-maré fora de sua toca, região onde estão mais expostos a eventos ambientais (STAMPS, 2007). A partir desta óptica e dos resultados obtidos, os chama-maré da população antropizada, analisada neste trabalho, apresentaram uma maior duração média dos comportamentos relacionados ao espectro tímido. Estes mantiveram-se no interior, ou em regiões próximas, de suas tocas por mais tempo, assim como apresentaram respostas mais rápidas ao estímulo de aproximação.

Esse resultado contesta diretamente a literatura (RADERSCHALL; MAGRATH; HEMMI, 2011), pois os chama-maré da população antropizada deveriam apresentar habituação aos estímulos antropogênicos e mais comportamentos relacionados ao espectro ousado (LOWRY; LILL; WONG, 2013; SIH; FERRARI; HARRIS, 2011; SOL; LAPIEDRA; GONZÁLEZ-LAGOS, 2013)). A habituação está relacionada com a queda da responsividade a partir estímulos repetitivos e constantes sem a fadiga motora (RANKIN et al., 2009). Então uma menor responsividade e um aumento direto nos comportamentos relacionados ao eixo ousado em uma população sobre influência antropogênica constante representaria habituação. Portanto, a população antropizada não estão habituados à presença humana.

5.3 Possíveis explicações para a não habituação

As respostas da vida selvagem aos distúrbios antropogênicos são complexas e influenciadas por vários fatores (BEJDER et al., 2009). Sendo assim, existem diversas possíveis explicações para o fenômeno aqui relatado (BEJDER et al., 2009; BLUMSTEIN, 2016; LECLERC; ZEDROSSER; PELLETIER, 2017; SADOUL et al., 2021; TABLADO; D'AMICO, 2017). O presente trabalho discute duas das possíveis

explicações elucidadas na literatura. A primeira explicação refere-se ao efeito dado como o direto oposto da habituação, a sensibilização (PEEKE, 2012). A sensibilização é marcada pela intensificação da resposta a partir da exposição contínua a estímulos repetitivos. Então devido à época do ano em que as gravações foram feitas, as pressões turísticas estavam bastante exacerbadas e estas, por sua vez, geraram estímulos mais frequentes e possivelmente mais intensos, na população sob maiores influências antropogênicas (TSAGBEY; MENSAH; NUNOO, 2009). Esse cenário podem ter contribuído para que os chama-maré sofressem o processo de sensibilização ao invés de apresentar habituação, aumentando assim sua responsividade a estímulos antropogênicos e exibindo mais comportamentos considerados tímidos (BEJDER et al., 2009).

A segunda possível explicação diz respeito ao passado dessas populações. É possível que elas tenham sofrido pressões seletivas prévias que causaram seleção de determinados indivíduos (e.g., indivíduos tímidos). Essas pressões seletivas – antropogênicas ou não – à nível individual (BEJDER et al., 2009), podem ter resultado em uma população majoritariamente tímida. Deste modo, a população seria tímida não em resposta à antropização, mas sim a fatores históricos ou de passado recente, geradas pelo turismo e urbanização, inclui-se a exposição a novos químicos (protetor solar ou aerossóis); poluição da água e ar; e maior incidência de luz (por meios artificiais ou remoção de vegetação) (SADOUL et al., 2021).

5.4 Limitações do estudo

Existem certas limitações de universalização dos resultados obtidos pela pesquisa. Primeiro, a habituação e sensibilização são processos que demandam tempo para serem observados (BEJDER et al., 2009), podendo ser mais bem aventado a partir de um acompanhamento prolongado destas populações. Segundo, apesar de 80 indivíduos terem sido analisados, apenas duas praias foram amostradas no interior de um único manguezal. Então, com a inclusão de réplicas de outros manguezais e praias, adicionaria mais robustez aos resultados aqui observados. Terceiro, um levantamento ambiental mais detalhado pode elucidar sobre os efeitos de outras variáveis ambientais, obtendo uma compreensão mais holística do fenômeno aqui observado. Algumas destas variáveis são: percentagem de umidade do substrato entorno da toca e no interior da toca; granulometria do substrato; biomassa aderida ao substrato; composição química e propriedades físicas da água

no interior ou nas redondezas de suas tocas; incidência de predadores; e tamanho médio dos indivíduos (CHECON; COSTA, 2017), variáveis essas que influenciam na distribuição das espécies, porém pouco se sabe se há influência individual.

As limitações nos equipamentos também foram fatores que podem ter causado algumas alterações nos resultados. O fato da câmera estar fixada em um ângulo de 45 graus ao invés de 90 graus como descrito por (HEMMI, 2005a, 2005b) acabou causando certa distorção nas distâncias das imagens e ofereceu certos desafios para a análise dos vídeos devido à angulação dos indivíduos em relação ao posicionamento da câmera. Porém, consideramos que as alterações não são significativas a ponto de invalidar os resultados.

5.5 Considerações Finais

Os resultados observados e discutidos mostram como os caranguejos chama-maré respondem à presença humana. Além disso, o presente trabalho também evidencia como tal interação influencia não apenas o comportamento de fuga desses animais, mas também mostra o efeito cascata, com menor tempo dedicado ao forrageio. Esse efeito cascata pode ser intensificado durante períodos de alta temporada turística, comprometendo a ingestão calórica e, conseqüentemente, podendo influenciar a saúde e a reprodução dos animais (NAVEDO et al., 2019). Esses efeitos de curto e longo prazo causados pela presença humana, ainda que pacífica (como é o caso do turismo), é alvo de intensas pesquisas com outros grupos taxonômicos, com conseqüências em diversos aspectos da vida selvagem como: área territorial, comportamento de forrageio, sucesso reprodutivo, entre outros (BEJDER, 2005; BEJDER et al., 2006; CHRISTIANSEN; LUSSEAU, 2014; GANDER; INGOLD, 1997).

6. CONCLUSÕES

- Os caranguejos da população antropizada passaram mais tempo nas tocas após estímulo;
- Os caranguejos da população não-antropizada forrageiam mais distante de suas tocas;
- A reação dos indivíduos à aproximação do observador foi mais rápida em caranguejos vivendo na população antropizada;
- Em geral, a resposta dos indivíduos chama-maré da população antropizada mostra como é o efeito cascata da interação com seres humanos;
- As diferenças encontradas podem ser associadas ao eixo ousado-tímido, onde os indivíduos da população antropizada apresentaram uma maior duração em seus comportamentos dentro do espectro tímido, enquanto os chama-maré da população natural apresentam uma maior duração em seus comportamentos do espectro ousado;
- A retomada do forrageio após estímulo demorou mais na população antropizada;
- A utilização do índice de urbanização para a categorização das praias se mostrou uma boa metodologia para avaliação delas, conseguindo apresentar diferenças entre elas, mesmo estando relativamente próximas;
- Os caranguejos chama-maré *Leptuca leptodactyla* podem servir como modelo para o estudo dos efeitos ecológicos oriundos da interação humana nos animais.

REFERÊNCIAS

ABRAHAMS, M. I.; PERES, C. A.; COSTA, H. C. M. Manioc losses by terrestrial vertebrates in western Brazilian Amazonia. **The Journal of wildlife management**, v. 82, n. 4, p. 734–746, maio 2018.

ABRÀMOFF; MAGALHÃES. Image processing with ImageJ. **Biophotonics international**, 2004.

ALMERÍA, S. et al. Seroprevalence and risk factors of *Toxoplasma gondii* infection in wild ungulates that cohabit in a natural park with human-animal interaction in the Mediterranean ecosystem. **Zoonoses and public health**, v. 68, n. 3, p. 263–270, maio 2021.

ALONGI, D. M. **The Impact of Climate Change on Mangrove Forests. Current Climate Change Reports**, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s40641-015-0002-x>>

ANGELINI, C. et al. The importance of an underestimated grazer under climate change: how crab density, consumer competition, and physical stress affect salt marsh resilience. **Oecologia**, v. 187, n. 1, p. 205–217, maio 2018.

ASENSIO-MONTESINOS, F. et al. Seasonal comparison of beach litter on Mediterranean coastal sites (Alicante, SE Spain). **Ocean & coastal management**, v. 181, p. 104914, 1 nov. 2019.

BEJDER, L. **Linking short and long-term effects of nature-based tourism on cetaceans**. PhD dissertation—[s.l.] Dalhousie University, Halifax, NS , 2005.

BEJDER, L. et al. Decline in relative abundance of bottlenose dolphins exposed to long-term disturbance. **Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology**, v. 20, n. 6, p. 1791–1798, dez. 2006.

BEJDER, L. et al. Impact assessment research: use and misuse of habituation, sensitisation and tolerance in describing wildlife responses to anthropogenic stimuli. **Marine ecology progress series**, v. 395, p. 177–185, 3 dez. 2009.

BELLWOOD, O. The occurrence, mechanics and significance of burying behaviour in crabs (Crustacea: Brachyura). **Journal of natural history**, v. 36, n. 10, p. 1223–1238, 1 jun. 2002.

BLUMSTEIN, D. T. Habituation and sensitization: new thoughts about old ideas. **Animal behaviour**, v. 120, p. 255–262, 1 out. 2016.

CHECON, H. H.; COSTA, T. M. Fiddler crab (Crustacea: Ocypodidae) distribution and the relationship between habitat occupancy and mouth appendages. **Marine biology research**, v. 13, n. 6, p. 618–629, 3 jul. 2017.

CHRISTIANSEN; LUSSEAU. Understanding the ecological effects of whale-watching on cetaceans. **Whale-watching, sustainable tourism**, 2014.

CRANE, J. **Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: Genus Uca**. New Jersey: Princeton University Press, 1975.

DJANE FONSECA, DA S.; FRANCISCO DE ASSIS SALVIANO, DE S. Ambient degradation, irregular occupation and sustainable handling in complex estuary-lagoon Mundaú/Manguaba, Alagoas State (AL). 2008.

DUKE, N. et al. **The importance of mangroves to people: a call to action**. Cambridge, UK: United Nations Environment Programme World Conservation Monitoring Centre (UNEP-WCMC), 2014. p. 128

DYSON, M. L. Factors Affecting Mating Tactics in the Fiddler Crab, *Uca vocans hesperiae*. **Ethology: formerly Zeitschrift fur Tierpsychologie**, v. 114, n. 1, p. 75–84, 8 jan. 2008.

DYSON, M. L. et al. The role of claw color in species recognition and mate choice in a fiddler crab. **Behavioral ecology and sociobiology**, v. 74, n. 10, p. 116, 4 set. 2020.

FRIARD, O.; GAMBA, M. BORIS : a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. **Methods in ecology and evolution / British Ecological Society**, v. 7, n. 11, p. 1325–1330, nov. 2016.

GANDER, H.; INGOLD, P. Reactions of male alpine chamois *Rupicapra r. rupicapra* to hikers, joggers and mountainbikers. **Biological conservation**, v. 79, n. 1, p. 107–109, 1 jan. 1997.

GEIST, V. advances in understanding and management application. **Human-wildlife interactions**, v. 5, n. 1, p. 9–12, 2011.

GONZÁLEZ, S. A.; YÁÑEZ-NAVEA, K.; MUÑOZ, M. Effect of coastal urbanization on sandy beach coleoptera *Phaleria maculata* (Kulzer, 1959) in northern Chile. **Marine pollution bulletin**, v. 83, n. 1, p. 265–274, 15 jun. 2014.

GRUBER, J.; KAHN, A.; BACKWELL, P. R. Y. Risks and rewards: balancing costs and benefits of predator avoidance in a fiddler crab. **Animal behaviour**, v. 158, p. 9–13, 1 dez. 2019.

HAMER, A. J.; MCDONNELL, M. J. The response of herpetofauna to urbanization: Inferring patterns of persistence from wildlife databases. **Austral ecology**, v. 35, n. 5, p. 568–580, 23 nov. 2009.

HARCOURT, J. L. et al. Personality counts: the effect of boldness on shoal choice in three-spined sticklebacks. **Animal behaviour**, v. 77, n. 6, p. 1501–1505, 1 jun. 2009.

HEMMI, J. M. Predator avoidance in fiddler crabs: 1. Escape decisions in relation to the risk of predation. **Animal behaviour**, v. 69, n. 3, p. 603–614, 1 mar. 2005a.

HEMMI, J. M. Predator avoidance in fiddler crabs: 2. The visual cues. **Animal behaviour**, v. 69, n. 3, p. 615–625, 1 mar. 2005b.

HEMMI, J. M.; MERKLE, T. High stimulus specificity characterizes anti-predator habituation under natural conditions. **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 276, n. 1677, p. 4381–4388, 22 dez. 2009.

HEMMI, J. M.; ZEIL, J. Burrow surveillance in fiddler crabs. II. The sensory cues. **The Journal of experimental biology**, v. 206, n. Pt 22, p. 3951–3961, nov. 2003.

KNIGHT, J. Making Wildlife Viewable: Habituation and Attraction. **Society & animals: social scientific studies of the human experience of other animals**, v. 17, n. 2, p. 167–184, 2009.

LECLERC, M.; ZEDROSSER, A.; PELLETIER, F. Harvesting as a potential selective pressure on behavioural traits. **The Journal of applied ecology**, v. 54, n. 6, p. 1941–1945, dez. 2017.

LEONARDI, N. et al. Dynamic interactions between coastal storms and salt marshes: A review. **Geomorphology (Amsterdam, Netherlands)**, v. 301, p. 92–107, jan. 2018.

LOWRY, H.; LILL, A.; WONG, B. B. M. Behavioural responses of wildlife to urban environments. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 88, n. 3, p. 537–549, ago. 2013.

MACFARLANE, G. R.; KING, S. A. Observer presence influences behaviour of the semaphore crab, *Heloecius cordiformis*. **Animal behaviour**, v. 63, n. 6, p. 1191–1194, jun. 2002.

MOKHTARI, M. et al. **Effects of Fiddler Crab Burrows on Sediment Properties in the Mangrove Mudflats of Sungai Sepang, Malaysia**. **Biology**, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.3390/biology5010007>>

MORGAN, D. Counting Beach Visitors: Tools, Methods and Management Applications. Em: BOTERO, C. M.; CERVANTES, O.; FINKL, C. W. (Eds.). **Beach Management Tools - Concepts, Methodologies and Case Studies**. Cham: Springer International Publishing, 2018. p. 561–577.

NAVEDO, J. G. et al. Assessing the effects of human activities on the foraging opportunities of migratory shorebirds in Austral high-latitude bays. **PloS one**, v. 14, n. 3, p. e0212441, 13 mar. 2019.

ORAMS, M. B. Feeding wildlife as a tourism attraction: a review of issues and impacts. **Tourism Management**, v. 23, n. 3, p. 281–293, 1 jun. 2002.

PEEKE, H. **Habituation, Sensitization, and Behavior**. [s.l.] Elsevier, 2012.

PEREZ, D. M.; CHRISTY, J. H.; BACKWELL, P. R. Y. Choosing a mate in a high predation environment: Female preference in the fiddler crab *Uca terpsichores*. **Ecology and evolution**, v. 6, n. 20, p. 7443–7450, out. 2016.

POLETTI; BATISTA. Sensibilidade ambiental das ilhas costeiras de Ubatuba, SP, Brasil. **Ambiente & Água-An Interdisciplinary Journal**, v. 3, n. 2, p. 106–121, 2008.

PRATT, A. E.; MCLAIN, D. K.; LATHROP, G. R. The assessment game in sand fiddler crab contests for breeding burrows. **Animal behaviour**, v. 65, n. 5, p. 945–955, 1 maio 2003.

RADERSCHALL, C. A.; MAGRATH, R. D.; HEMMI, J. M. Habituation under natural conditions: model predators are distinguished by approach direction. **The Journal of experimental biology**, v. 214, n. Pt 24, p. 4209–4216, 15 dez. 2011.

RANKIN, C. H. et al. Habituation revisited: an updated and revised description of the behavioral characteristics of habituation. **Neurobiology of learning and memory**, v. 92, n. 2, p. 135–138, set. 2009.

ROSENBERG, M. S. A fresh look at the biodiversity lexicon for fiddler crabs (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). Part 1: Taxonomy. **Journal of crustacean biology: a quarterly of the Crustacean Society for the publication of research on any aspect of the biology of crustacea**, 8 nov. 2019.

SADOUL, B. et al. Human protection drives the emergence of a new coping style in animals. **PLoS biology**, v. 19, n. 4, p. e3001186, abr. 2021.

SIDDIQUI, A. S.; SAHER, N. U. Effects of intrinsic and extrinsic factors on the heavy metal influx in fiddler crab (*Austruca iranica*) inhabiting the marine environment of Pakistan. **Continental shelf research**, v. 246, p. 104809, 1 set. 2022.

SIH, A.; FERRARI, M. C. O.; HARRIS, D. J. Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. **Evolutionary applications**, v. 4, n. 2, p. 367–387, mar. 2011.

SOL, D.; LAPIEDRA, O.; GONZÁLEZ-LAGOS, C. Behavioural adjustments for a life in the city. **Animal behaviour**, v. 85, n. 5, p. 1101–1112, 1 maio 2013.

STAMPS, J. A. Growth-mortality tradeoffs and “personality traits” in animals. **Ecology letters**, v. 10, n. 5, p. 355–363, maio 2007.

TABLADO, Z.; D’AMICO, M. Impacts of Terrestrial Animal Tourism. Em: BLUMSTEIN, D. T. et al. (Eds.). **Ecotourism’s Promise and Peril: A Biological Evaluation**. Cham: Springer International Publishing, 2017. p. 97–115.

TOMS, C. N.; ECHEVARRIA, D. J.; JOUANDOT, D. J. A Methodological Review of Personality-Related Studies in Fish: Focus on the Shy-Bold Axis of Behavior. **International journal of comparative psychology / ISCP ; sponsored by the International Society for Comparative Psychology and the University of Calabria**, v. 23, n. 1, 2010.

TSAGBEY, S. A.; MENSAH, A. M.; NUNOO, F. K. E. Influence of Tourist Pressure on Beach Litter and Microbial Quality - Case Study of Two Beach Resorts in Ghana. **West African journal of applied ecology**, v. 15, n. 1, 2009.

VINCENT, A. E. S.; HOELLEIN, T. J. Anthropogenic litter abundance and accumulation rates point to seasonal litter sources on a Great Lakes Beach. **Journal of Contemporary Water**, v. 160, n. 1, p. 72–84, 2017.

WALKER, I. Habituation to disturbance in the fiddler crab (*Uca annulipes*) in its natural environment. **Animal behaviour**, v. 20, n. 1, p. 139–146, fev. 1972.

WALTON, B. J.; FINDLAY, L. J.; HILL, R. A. Camera traps and guard observations as an alternative to researcher observation for studying anthropogenic foraging. **Ecology and evolution**, v. 12, n. 4, p. e8808, abr. 2022.

WEIS, J. S.; WEIS, P. Behavior of Four Species of Fiddler Crabs, Genus *Uca*, in Southeast Sulawesi, Indonesia. **Hydrobiologia**, v. 523, n. 1, p. 47–58, 1 jul. 2004.

ZEIL, J.; HEMMI, J. M. The visual ecology of fiddler crabs. **Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology**, v. 192, n. 1, p. 1–25, jan. 2006.