

# Cangrejo fantasma (*Ocypode quadrata*) y cangrejo violonista (*Uca thayeri*): bioindicadores de la erosión costera en Playa Puerto Vargas, Limón, Costa Rica

## Ghost Crab (*Ocypode quadrata*) and Fiddler Crab (*Uca thayeri*): Bioindicators of Coastal Erosion at Puerto Vargas Beach, Limón, Costa Rica

Max Laguna Cruz<sup>1</sup>  
Lilliana Piedra Castro<sup>2</sup>

DOI: 10.22458/rb.v37i1.6662

Recibido – Received: 30/ 01/ 2026 / Corregido – Revised: 09/ 03/ 2026/ Aceptado – Accepted: 27/ 03/ 2026

### RESUMEN

Las playas arenosas son ecosistemas dinámicos que albergan una gran biodiversidad. En ellas, habitan especies como el cangrejo fantasma (*Ocypode quadrata*) y el cangrejo violinista (*Uca thayeri*), organismos clave para la estabilidad y función del ecosistema costero. El estudio analizó la diversidad, abundancia y distribución de estas especies en la playa Puerto Vargas, Limón, Costa Rica con el fin de evaluar su relación con la erosión costera. Se realizaron un total de 144 transectos, se compararon sitios con y sin procesos erosivos, se midieron variables ambientales como temperatura, salinidad, pH, pendiente y ancho de playa. Los resultados indican que la abundancia de estos crustáceos es significativamente mayor en los sectores erosionados ( $p = 0,03$ ), donde factores como la pendiente ( $p = 0,003$ ), la temperatura ( $p = 0,01$ ) y la reducción del ancho de playa ( $p = 0,02$ ) actúan como moduladores de su distribución espacial. Se concluye que, aunque la erosión altera la morfodinámica costera, estas especies muestran una especialización de nicho que les permite explotar nuevos microhábitats. La investigación resalta la vulnerabilidad de estos bioindicadores ante la pérdida de refugios térmicos debido al retroceso del bosque costero. Asimismo, se señala la urgencia de integrar el monitoreo de la fauna bentónica, referida a los organismos que habitan en los fondos y sedimentos costeros, en las estrategias de gestión y adaptación climática para las áreas protegidas del Caribe Sur.

**Palabras clave:** erosión costera; bioindicadores; crustáceos; distribución espacial; Caribe Sur.

### ABSTRACT

Sandy beaches are dynamic ecosystems that host a high level of biodiversity. Species such as the ghost crab (*Ocypode quadrata*) and the fiddler crab (*Uca thayeri*) inhabit these environments and play key roles in the stability and functioning of coastal ecosystems. This study analyzed the diversity, abundance, and distribution of these species at Puerto Vargas Beach, Limón, Costa Rica so as to assess their relationship with coastal erosion. A total of 144 transects were conducted, comparing sites with and without erosive processes. Environmental variables such as temperature, salinity, pH, slope, and beach width were measured. The results indicate that the abundance of these crustaceans is significantly higher in eroded sectors ( $p = 0.03$ ), where factors such as slope ( $p = 0.003$ ), temperature ( $p = 0.01$ ), and the reduction in beach width ( $p = 0.02$ ) act as modulators of their spatial distribution. It is concluded that, although erosion alters coastal morphodynamics, these species exhibit niche specialization that allows them to exploit new microhabitats. The research highlights the vulnerability of these bioindicators to the loss of thermal refuges caused by the retreat of the coastal forest. It also emphasizes the urgency of integrating the monitoring of benthic fauna—referring to organisms that inhabit coastal bottoms and sediments—into management and climate adaptation strategies for protected areas in the South Caribbean.

**Keywords:** coastal erosion; bioindicators; crustaceans; spatial distribution; South Caribbean.

1 Universidad Estatal a Distancia, Enseñanza de las Ciencias (UNED), San José, Costa Rica. [mlaguna@uned.ac.cr](mailto:mlaguna@uned.ac.cr)  
ID: <https://orcid.org/0000-0003-2226-830X>

2 Universidad Nacional, Escuela de Ciencias Biológicas, Heredia, Costa Rica. [lilliana.piedra.castro@una.ac.cr](mailto:lilliana.piedra.castro@una.ac.cr)  
ID: <https://orcid.org/0000-0002-6823-0326>

## Introducción

Las playas arenosas son ecosistemas dinámicos sometidos a cambios continuos debido a la interacción de factores naturales y antrópicos. En Costa Rica, la erosión costera ha experimentado un incremento significativo en los últimos años, impulsado por el cambio climático y diversas actividades humanas que alteran el equilibrio sedimentario (Lizano, 2013).

La sobreexplotación de los recursos costeros y la expansión del desarrollo turístico han sido identificadas como causas determinantes en la intensificación de la erosión y la progresiva degradación del hábitat de numerosas especies intermareales (Barrantes et al., 2021). Estos procesos evidencian la necesidad de adoptar estrategias de manejo sostenible que integren medidas de mitigación y conservación para garantizar la estabilidad de estos ecosistemas, cuya resiliencia se ve comprometida por la sinergia entre las presiones climáticas y las actividades antrópicas.

El cangrejo fantasma (*O. quadrata*) y el cangrejo violinista (*U. thayeri*) son especies clave para monitorear la salud de las zonas intermareales, ya que su actividad de excavación afecta la composición del sustrato y la disponibilidad de nutrientes (García y Ramírez, 2015). Estas alteraciones impactan la biodiversidad local y afectan la resiliencia del litoral frente al cambio climático (Harley et al., 2006). Además, la pérdida de hábitats adecuados puede generar cambios en la distribución y abundancia de especies clave, comprometiendo la estabilidad del equilibrio marino-costero (Mishra et al., 2025).

**Figura 1**

*Cangrejos fantasma (O. quadrata)*



**Nota.** Fotografía de Max Laguna. Parque Puerto Vargas, Cahuita, noviembre de 2018.

**Figura 2**

*Cangrejos violinista (U. thayeri)*



**Nota.** Fotografía de Max Laguna. Parque Puerto Vargas, Cahuita, noviembre de 2018.

Así mismo, el cambio climático puede provocar presiones sobre las poblaciones del cangrejo fantasma (*O. quadrata*) y el cangrejo violinista (*U. thayeri*) en las playas arenosas, afectando la distribución y la capacidad de adaptación en estos ecosistemas costeros. El aumento de la temperatura y la modificación de los patrones de sedimentación pueden alterar la disponibilidad de hábitats para dichas especies, reduciendo el acceso a las zonas de refugio y perturbando sus ciclos

reproductivos. Sumado a lo anterior, la acidificación de los océanos y la variabilidad en la salinidad influyen en la fisiología de estos crustáceos, afectando su sobrevivencia en ambientes intermareales (Laguna, 2021).

Diversos estudios han señalado que las alteraciones en los patrones de sedimentación intervienen negativamente en la reproducción y movilidad de los cangrejos excavadores, lo que compromete la estabilidad de sus poblaciones (Dugan et al., 2001). Asimismo, la progresiva reducción de zonas de refugio derivada del cambio climático constituye un desafío adicional para la conservación de estas especies frente a las condiciones ambientales cambiantes (Harley et al., 2006).

La pérdida de refugios, la alteración de los ciclos reproductivos y los procesos de erosión costera intensificados por eventos climáticos extremos, constituyen una amenaza directa para la integridad biológica de las zonas intermareales (Castillo-Chinchilla et al., 2023). Estos fenómenos modifican la estructura del sustrato y limitan la capacidad de excavación de ambas especies. Por lo anterior, se plantea la necesidad de proponer estrategias de conservación basadas en los resultados del monitoreo, las cuales consideren los efectos del cambio climático sobre estas comunidades de crustáceos y su papel fundamental en la dinámica sedimentaria de las playas arenosas.

En el estudio se analiza la diversidad y distribución de ambas especies de cangrejos en la playa Puerto Vargas, ubicada en el Parque Nacional Cahuita, Limón. Se busca determinar la relación entre estas poblaciones y las variables locales críticas como la temperatura, la salinidad, el pH, la pendiente y el ancho de playa.

Los resultados evidencian cómo el retroceso de la línea costera modifica el hábitat de estos crustáceos. Más que simples habitantes de la playa arenosa, los cangrejos fantasma y violinistas actúan como 'termómetros' biológicos que nos alertan sobre la salud de estas costas. Esta información resulta vital para diseñar estrategias de conservación en el Caribe Sur de Costa Rica, permitiendo que las comunidades locales y los gestores ambientales tomen decisiones basadas en evidencia ante los desafíos que impone el cambio en la línea de costa.

## Metodología

### Ubicación y área de estudio

El estudio se realizó de junio a noviembre de 2018 en la playa Puerto Vargas, ubicada dentro del Parque Nacional Cahuita (PNC), Limón, Costa Rica (9°59'N, 83°00'W). Esta zona se ubica a 42 km al sureste de Puerto Limón y forma parte del Área de Conservación La Amistad Caribe (ACLAC), adscrita al Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC, 2012). El sitio fue seleccionado por su alta vulnerabilidad a la erosión costera; se han reportado retrocesos de hasta 2 m/año (Castillo-Chinchilla et al., 2023).

### Diseño del muestreo y selección de sitios

A lo largo de los 8 km de playa arenosa de la Playa Puerto Vargas, se establecieron ocho sitios de muestreo: cuatro con evidencia de erosión costera y cuatro en sectores estables (sin erosión). La clasificación se determinó mediante una matriz de presencia basada en tres criterios físicos: grado de pendiente, formación de taludes y exposición de raíces de la

vegetación litoral. En cada sitio, se delimitaron tres zonas perpendiculares a la costa: intermareal (zona de disipación de la ola), medio litoral (línea de marea alta) y supralitoral (berma contigua a la vegetación). Se realizaron seis réplicas mensuales por sitio, acumulando un esfuerzo total de 144 transectos (72 en sectores con erosión y 72 en sectores sin ella).

## Procedimiento y esfuerzo de muestreo

Acorde con las directrices del Protocolo del Programa Nacional de Monitoreo Ecológico (PRONAMEC) para playas arenosas, los muestreos se ejecutaron durante la marea baja en las fases de luna llena. Esta temporalidad se eligió debido a que la mayor fuerza gravitatoria favorece las mareas más extremas y coincide con los picos de actividad y migraciones reproductivas del cangrejo fantasma (*O. quadrata*) y el cangrejo violinista (*U. thayeri*), lo que facilitó su detección y registro. En cada zona se estableció un transecto de 100 m<sup>2</sup> (50 m x 2 m); tras un periodo de estabilización de 10 minutos para reducir el efecto de perturbación, se procedió al conteo e identificación de los individuos observados. La identificación taxonómica se realizó *in situ* utilizando las claves de Abele y Kim (1986), y Lemaitre y Tavares (2015).

## Variables fisicoquímicas y granulometría

Para caracterizar el hábitat, se midió la temperatura de la arena (termómetro de vidrio a 20 cm de profundidad), salinidad (refractómetro) y pH (cinta colorimétrica), siguiendo procedimientos estandarizados para el análisis fisicoquímico de muestras ambientales (APHA, 2017; USEPA, 2007). La topografía se

evaluó mediante el ancho de playa (cinta métrica y GPS) y la pendiente (clinómetro y vara), tomando como referencia la vegetación litoral. Adicionalmente, se recolectaron muestras de 100 g de arena por zona para un análisis granulométrico en laboratorio mediante tamices estandarizados, clasificando el sedimento según la escala de Wentworth (1922) para determinar la composición del sustrato disponible para la excavación que realizan los crustáceos en estudio.

## Análisis estadístico

Para evaluar la relación entre la abundancia de los cangrejos y las condiciones ambientales, se empleó un Modelo Lineal Generalizado con distribución de Poisson. Esta técnica es idónea para analizar datos de conteo y frecuencia de ocurrencia en relación con las variables fisicoquímicas de la playa (Arroyo et al., 2014). Los análisis se realizaron en el programa IBM SPSS Statistics 23,0. Se aplicaron además pruebas de Kruskal-Wallis para comparar la abundancia entre sitios con y sin erosión, y pruebas de normalidad de Kolmogorov-Smirnov para validar los supuestos estadísticos.

## Resultados y discusión

### Efectos de los procesos erosivos en la abundancia y distribución del cangrejo fantasma y del cangrejo violinista

Se registraron un total de 685 individuos pertenecientes a la familia Ocypodidae, identificándose dos especies dominantes: el cangrejo fantasma (*O. quadrata*) y el cangrejo violinista (*U. thayeri*). En los sectores con procesos erosivos, la abundancia relativa fue superior, con medias para *O. quadrata* de 2,7

(intermareal), 3,54 (medio litoral) y 2,83 (supralitoral); mientras que *U. thayeri* presentó valores de 2,0, 2,95 y 2,62 respectivamente. Por el contrario, en áreas sin erosión, las densidades fueron menores para ambas especies.

Esta diferencia resultó estadísticamente significativa ( $p = 0,03$ , Kruskal-Wallis), lo que sugiere que las zonas erosionadas en Puerto Vargas, a pesar de su inestabilidad aparente, podrían actuar como áreas de concentración de recursos. Según Defeo et al., (2009), la alteración del perfil de playa puede exponer nuevos nichos de alimentación y facilitar la creación de refugios temporales en los taludes de arena, lo que explicaría la mayor presencia de estos decápodos en sitios con retroceso de la línea de costa.

### Influencia del microclima y la temperatura del sustrato

Se identificó una variabilidad térmica relevante entre los sectores de la playa. En los sitios con procesos erosivos, la temperatura promedio se mantuvo en un rango de 31-33 °C. No obstante, se determinó que la temperatura ejerce una influencia estadísticamente significativa en la abundancia de cangrejos específicamente en los sitios sin procesos erosivos ( $p = 0,01$ ). En estas zonas estables, las poblaciones tienden a resguardarse del calor en la proximidad de la vegetación, la cual actúa como un regulador térmico vital. Lo anterior responde a que los crustáceos de la familia Ocypodidae presentan un rango de tolerancia limitado, situándose generalmente entre los 26 °C y 38 °C, por lo que la pérdida de cobertura vegetal y el aumento de la temperatura ambiental representan una amenaza directa para su permanencia en el ecosistema.

La diferencia fue significativamente mayor en la zona supralitoral ( $p=0,01$ , Poisson), dato que confirma cómo la pérdida de cobertura vegetal y la exposición directa al sol en áreas erosionadas incrementan el calor del suelo. Este aumento térmico impacta directamente el comportamiento del cangrejo violinista (*U. thayeri*), el cual tiende a profundizar sus madrigueras o buscar sombra en la vegetación remanente para termorregularse (Nobbs, 2003). No obstante, el retroceso de los bosques costeros debido al ascenso del nivel del mar (Castillo-Chinchilla et al., 2024) está reduciendo estos refugios térmicos, comprometiéndose la resiliencia de las poblaciones de estos crustáceos ante el calentamiento global.

### Morfodinámica: pendiente y ancho de playa

La configuración física de la playa mostró ser el factor más determinante para la distribución de la biota. Las mayores pendientes se registraron en sitios erosivos (máximo 7°, media 2,4°), diferenciándose significativamente de los sitios estables ( $p=0,003$ , Wilcoxon-Mann-Whitney). Una inclinación moderada de hasta 3° parece optimizar el drenaje de las madrigueras, evitando la inundación y facilitando la oxigenación del sustrato para *O. quadrata*.

En cuanto al ancho de playa, los sitios con erosión presentaron una reducción crítica (media 15,2 m  $\pm$  2,1) en comparación con los sitios sin erosión (media 24,8 m  $\pm$  2,5). Esta diferencia ( $p=0,02$ , ANDEVA) representa una pérdida directa de hábitat. Mientras que el cangrejo fantasma (*O. quadrata*) mostró mayor abundancia en playas anchas donde el sustrato es más estable, el cangrejo violinista (*U. thayeri*) presentó densidades mayores en zonas angostas y compactas. Esto sugiere

una especialización de nicho: *U. thayeri* aprovecha su capacidad de adaptación a sedimentos más consolidados y húmedos, típicos de playas en proceso de compresión por erosión (Bezerra et al., 2006).

### Estabilidad química y eventos estocásticos (granulometría)

Factores como la salinidad (media 2,1 UPS) y el pH (promedio 7,6) no mostraron variaciones significativas ( $p > 0,05$ ), lo que indica que la química del agua intersticial es homogénea en Puerto Vargas y no actúa como una barrera para la distribución de los cangrejos excavadores.

Respecto a la granulometría, la playa mantiene 92% de arena fina (escala de Wentworth), lo que la clasifica como una “playa buena” según el protocolo PRONAMEC (SINAC, 2016). No obstante, durante el mes de agosto de 2018, se registró un evento anómalo: el contenido de arena gruesa aumentó a 87% en la zona intermareal. Este cambio súbito coincidió con los efectos indirectos de una fuerte marejada y ráfagas de viento registradas por el Instituto Meteorológico Nacional (IMN), asociadas a sistemas de baja presión en el Caribe. Esta alteración fue transitoria (28-30 días), normalizándose el sedimento en el muestreo de setiembre. A diferencia de lo reportado por Piedra et al. (2021), quienes hallaron arenas medianas predominantes en 87,5% del Caribe Sur. Así, Puerto Vargas se distingue por preservar una granulometría fina debido a su protección como Parque Nacional y al aporte constante de sedimentos calcáreos de la estructura coralina de Punta Cahuita.

## Conclusiones

La comunidad de crustáceos decápodos en la playa Puerto Vargas está compuesta de forma dominante por dos especies de la familia Ocypodidae: el cangrejo fantasma (*O. quadrata*) y el cangrejo violinista (*U. thayeri*). La mayor abundancia combinada de ambas especies se registró en los sitios con procesos erosivos activos, específicamente en la zona del medio litoral. Estos resultados presentan diferencias significativas respecto a los sitios libres de estos procesos, donde la densidad poblacional fue menor y se desplazó principalmente hacia la zona supralitoral.

Se observó que la similitud generalizada de abundancia para el conjunto de ambas especies es de 80% entre las seis zonas de estudio (intermareal, medio litoral y supralitoral de ambos escenarios). Asimismo, la riqueza de especies en esta playa arenosa mostró una tendencia a la estabilidad, y permaneció constante en dos especies a partir de la onceava muestra del inventario, lo que valida la representatividad del esfuerzo de muestreo realizado.

El ancho de la playa y la morfología costera son factores críticos que dictan la distribución espacial, los patrones de actividad y el comportamiento de *O. quadrata* y *U. thayeri*. La reducción de la playa, impulsada por la erosión costera y el ascenso del nivel del mar, representa una amenaza directa que reduce la disponibilidad de hábitats adecuados. Esta pérdida de espacio vital no solo compromete la abundancia de estos cangrejos excavadores a largo plazo, sino que genera un efecto en cadena que afecta la integridad de la red trófica litoral, dado su rol como procesadores de materia orgánica.

Al ser *O. quadrata* y *U. thayeri* bioindicadores clave de la salud ecosistémica, su sensibilidad ante cambios en la pendiente y la temperatura del sustrato los convierte en centinelas del cambio climático. Se recomienda establecer programas de monitoreo periódico en el Parque Nacional Cahuita que utilicen estas poblaciones para evaluar la efectividad de las estrategias de manejo y conservación de los ecosistemas costeros del Caribe Sur.

Finalmente, es importante que en investigaciones futuras se profundice en el impacto de la modificación del ancho de playa sobre la estabilidad reproductiva de los cangrejos excavadores. Comprender cómo la erosión altera la fisiología y el éxito poblacional de estos crustáceos permitirá implementar medidas de mitigación efectivas y promover un uso sostenible de los recursos marinos-costeros, con el fin de asegurar la protección de estas especies vitales para el equilibrio de las playas tropicales.

## Agradecimientos

Se agradece la colaboración del proyecto 031-2017 Laboratorio de Recursos Naturales y Vida Silvestre (LARNAVISI) y al Programa de Maestría en Ciencias Marinas y Costeras de la Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Costa Rica; al Área de Gestión Ambiental del Centro Nacional de Alta Tecnología (CeNAT); al Área de Conservación La Amistad Caribe, al Consejo Local del Parque Nacional Cahuita y a la UNED.

## Uso de la inteligencia artificial (IA)

Se empleó el modelo de lenguaje Gemini (Google, 2025) para apoyar la revisión de estilo y la coherencia lógica de los párrafos. El análisis de los datos, la interpretación de los resultados y la redacción final fueron realizados íntegramente por los autores.

## Referencias

- Abele, L. & Kim, W. (1986). *An illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida*. Florida State University. [https://www.researchgate.net/publication/268441667\\_An\\_Illustrated\\_Guide\\_to\\_the\\_Marine-Decapod\\_Crustaceans\\_of\\_Florida](https://www.researchgate.net/publication/268441667_An_Illustrated_Guide_to_the_Marine-Decapod_Crustaceans_of_Florida)
- American Public Health Association (APHA). (2017). *Standard methods for the examination of water and wastewater* (23ª ed.). APHA.
- Arroyo, I., Bravo, L., Llinás, H. y Muñoz, F. (2014). Distribuciones Poisson y Gamma: una discreta y continua relación. *Prospectiva*, 12(1). <https://doi.org/10.15665/rp.v12i1.156>
- Barrantes, G., Valverde, J., Rojas, D., Badilla, N. B., Paniagua, D., & Silva, A. L. C. da. (2021). Cambios estacionales del perfil de playa en Cieneguita, Limón, Costa Rica. *Revista Geográfica de Chile Terra Australis*, 57 (Número Especial 1) 12-28. <https://doi.org/10.23854/07199562.2021571esp.Barrantes12>
- Bezerra, L. E. A., Dias, C. B., Santana, G. G., & Matthews, H. R. (2006). Spatial distribution of fiddler crabs (genus *Uca*) in a tropical mangrove of Northeast Brazil. *Scientia Marina* 70(4), 759 – 766. ISSN: 0214-8358. <https://scientiamarina.revistas.csic.es/index.php/scientiamarina/article/view/82/79>
- Castillo-Chinchilla, M., Piedra-Castro, L., Pereira-Chaves, J., Sierra-Cortés, L., & Carvajal-Villalobos, J. (2023). Variación espacial y multitemporal de la línea de costa en playas arenosas del Caribe Sur de Costa Rica. *Investigaciones Geográficas*, (111). <https://doi.org/10.14350/riq.60726>
- Castillo-Chinchilla, M., Piedra-Castro, L., Pereira-Chaves, J., Sierra, L., & Carvajal, J. (2024). Caracterización del bosque y el gradiente ambiental en dos áreas protegidas con erosión costera en el Caribe Sur, Costa Rica. *Acta Biol. Colomb.*, 29(3), 156-165. <https://doi.org/10.15446/abc.v29n3.110919>
- Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D. S., Schlacher, T. A., Dugan, J., Jones, A., Lastra, M., & Scapini, F. (2009). Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.09.022>

- Dugan, J. E., Hubbard, D. M., & Lastra, M. (2000). Burrowing abilities and swash behavior of three crabs, *Emerita analoga* Stimpson, *Blepharipoda occidentalis* Randall, and *Lepidopa californica* Efford (Anomura, Hippoidea), of exposed sandy beaches. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 255(2), 229–245. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00294-X](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00294-X)
- García, J. y Ramírez, A. (2015). Orden decápoda. Dep. Biología Animal, Fac. Ciencias, Univ. Málaga, España: *Revista IDE@ - SEA*, 80, p.1–17. [http://sea-entomologia.org/IDE@/revista\\_80.pdf](http://sea-entomologia.org/IDE@/revista_80.pdf)
- Google. (2025). *Gemini* [Large language model]. Google.
- Harley, C. D. G., Hughes, A. R., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J. B., Thornber, C. S., Rodríguez, L. F., Tomanek, L., & Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9(2), 228–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>
- Laguna, M. (2021). *Relación de la comunidad de cangrejos con los procesos erosivos de la Playa Puerto Vargas, Parque Nacional Cahuita, Limón, para el planteamiento de acciones de conservación*. Tesis de maestría Universidad Nacional, Costa Rica. <https://repositorio.una.ac.cr/server/api/core/bitstreams/2f4a828d-6102-4d0d-b769-cdab13ccb956/content>
- Lemaitre, R., & Tavares, M. (2015). New taxonomic and distributional information on hermit crabs (Crustacea: Anomura: Paguroidea) from the Gulf of Mexico, Caribbean Sea, and Atlantic coast of South America. *Zootaxa*, 3994(4), 451–506. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3994.4.1>
- Lizano, O. (2013). Erosión en las playas de Costa Rica, incluyendo la Isla del Coco. *Intercedes*, 14(27) 6-27. ISSN 2215-2458. <https://www.scielo.sa.cr/pdf/is/v14n27/a01v14n27.pdf>
- Mishra, M., Dash, B., Chand, P., Paul, S., Bhattacharyya, D., Guria, R., Goswami, S., Kumar, R., da Silva, R., & Santos, C. (2025). Assessing shoreline dynamics and human impacts on horseshoe crab habitats along the Balasore coast, India. *Journal of Coastal Conservation*, 29, 61. <https://doi.org/10.1007/s11852-025-01136-8>
- Nobbs, M. (2003). Effects of vegetation differ among three species of fiddler crabs (*Uca* spp.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 284(1–2), 41–57. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00488-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00488-4)
- Piedra-Castro, L., Castillo-Chinchilla, M., & Morales-Cerdas, V. (2021). Characterization of sandy beaches of the Southern Caribbean of Costa Rica. *Revista Tecnología en Marcha*, 34(3), 120-133. <https://dx.doi.org/10.18845/tm.v34i3.5197>
- Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC). (2012). *Plan General de Manejo del Parque Nacional Cahuita*. Área de Conservación Amistad Caribe (ACLAC). Caribe Sur Costa Rica. 131p. <https://www.sinac.go.cr/ES/planmanejo/Plan%20Manejo%20ACLAC/Plan%20General%20de%20Manejo%20del%20Parque%20Nacional%20Cahuita%202016-2026.pdf>
- Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC). (2016). *Protocolo Pronamec: Protocolo para el monitoreo ecológico de las playas arenosas*. Proyecto Consolidación de las Áreas Marinas Protegidas. Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD) y El Fondo para el Medio Ambiente Mundial (GEF), 39 p. <https://www.sinac.go.cr/ES/docu/ASP/Protocolo-PRONAMEC-PlayaArenosas.pdf>
- United States Environmental Protection Agency (USEPA). (2007). *Method 9045D: Soil and waste pH*. <https://www.epa.gov/sites/default/files/2015-12/documents/9045d.pdf>
- Wentworth, C. K. (1922). A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The Journal of Geology*, 30(5), 377–392. <https://doi.org/10.1086/622910>