

DENSIDAD Y TAMAÑO POBLACIONAL DEL CANGREJO FANTASMA (*OCYPODE GAUDICHAUDII*) EN CUATRO PLAYAS DEL ECUADOR CONTINENTAL

DENSITY AND POPULATION SIZE OF THE GHOST CRAB (*OCYPODE GAUDICHAUDII*) IN FOUR BEACHES FROM ECUADOR MAINLAND

Leonel Briones

leonel.brionesc@ug.edu.ec

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6331-2595>

Biólogo por la Universidad de Guayaquil (Ecuador).

René Zambrano

eddie_zam89@hotmail.com

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0603-7475>

Maestro en Ecología y Pesquerías por la Universidad Veracruzana (México).

Pág. 80-93

RECIBIDO

[30/01/2022]

ACEPTADO

[31/03/2022]

PUBLICADO

[30/04/2022]



BY NC ND

RESUMEN

La densidad y el tamaño poblacional se relacionan con las condiciones y efectos del ambiente sobre una población. En ese sentido, el objetivo del presente trabajo fue determinar la densidad y tamaño poblacional de la especie *Ocypode gaudichaudii* en cuatro playas de la provincia de Manabí, Ecuador; las cuales fueron Punta Bikini, San Jacinto, Los Ranchos y La Boca. La estimación de la densidad poblacional se realizó mediante el método por distancias con transectos lineales. Por otro lado, los datos fueron procesados con el *software* especializado Distance 7.3 y se utilizaron distintas funciones de detección y ajustes. A partir de ello, se registró un total de 1600 madrigueras en el área de estudio de las cuatro playas. La densidad poblacional estimada fue 0.42 ind/m² (I. C.: 0.36-0.48 ind/m²), con 7.29 % CV; mientras que el tamaño poblacional, 5911 individuos (I. C.: 5098-6854 individuos). Entre los principales resultados se identificó que la densidad y el tamaño poblacional de *O. gaudichaudii* difirió entre sitios de muestreo. Estas diferencias estuvieron relacionadas con el impacto antropogénico como la movilización de vehículos y arrastre de embarcaciones (i. e., Los Ranchos) y la influencia estuarina (i. e., San Jacinto). Se concluye que es necesario determinar la influencia del

ambiente físico y químico de las variables ambientales en la densidad y tamaño poblacional de *O. gaudichaudii*.

PALABRAS CLAVE

Cangrejo fantasma; función de detección; muestreo por distancias; provincia de Manabí; transectos lineales.

ABSTRACT

Population density and population size are related to the conditions and effects of the environment on a population. In this sense, the objective of this study was to determine the density and population size of the species *Ocypode gaudichaudii* in four beaches of the province of Manabí, Ecuador; which were Punta Bikini, San Jacinto, Los Ranchos and La Boca. Population density was estimated using the distance method with linear transects. On the other hand, the data was processed with the specialized Distance 7.3 software and different detection functions and definitions were used. From this, a total of 1600 burrows were obtained in the study area of the four beaches. The estimated population density was 0.42 ind/m² (I. C.: 0.36-0.48 ind/m²), with 7.29% CV; while the population size, 5911 individuals (I. C.: 5098-6854 individuals). Among the main results, it was identified that the density and population size of *O. gaudichaudii* differed between test sites; These differences were related to the anthropogenic impact such as the mobilization of vehicles and boat dragging (i. e., Los Ranchos) and the estuarine influence (i. e., San Jacinto). It is concluded that it is necessary to determine the influence of the physical environment and environmental and chemical of variables on the density and population size of *O. gaudichaudii*.

KEYWORDS

Ghost crab; detection function; sampling distance; province of Manabí; lineal transects.

INTRODUCCIÓN

El cangrejo fantasma es un crustáceo que pertenece a la familia *Ocypodidae*, habita en zonas intermareal de playas arenosas, en regiones tropicales y subtropicales (Quijón *et al.*, 2001). El *Ocypode gaudichaudii* se distribuye en las regiones tropicales y subtropicales, desde Baja California (México) hasta Chile, incluyendo a las Islas Galápagos (Brown, 2001; Rathbun, 1910). Algunas de

sus características morfológicas son las coloraciones naranja y crema.

Esta especie de crustáceos puede excavar madrigueras con una profundidad de 8.1 a 60 cm (Yong y Lim, 2009). Habita en playas disipativas, intermedias y reflectivas, y se caracteriza por presentar un grano medio de 250-500 micras (Turra *et al.*, 2005). Además, es un organismo semiterrestre, ya que requiere del ambiente marino para su

desarrollo larval (Pombo *et al.*, 2017). Se alimentan de los restos de plantas y animales que llegan con la marea (Dahl, 1952). Además, presentan hábitos diurnos/nocturnos, pero el caso de *Ocypode gaudichaudii* es particular porque es principalmente diurno (Crane, 1947; Dahl, 1952; Quijón *et al.*, 2001).

Se ha reportado que esta especie tolera la presencia humana dentro de su hábitat e, incluso, su densidad poblacional puede incrementarse en las cercanías de los puertos pesqueros donde existan desechos de la pesca, los cuales aprovecha para alimentarse (Koepcke y von Mikulicz-Radecki, 1953). Por lo tanto, la presencia humana y la disposición de alimento pueden influir

en la densidad poblacional de los cangrejos fantasma (Barros, 2001; Yong y Lim, 2009; Yong y Lim, 2021).

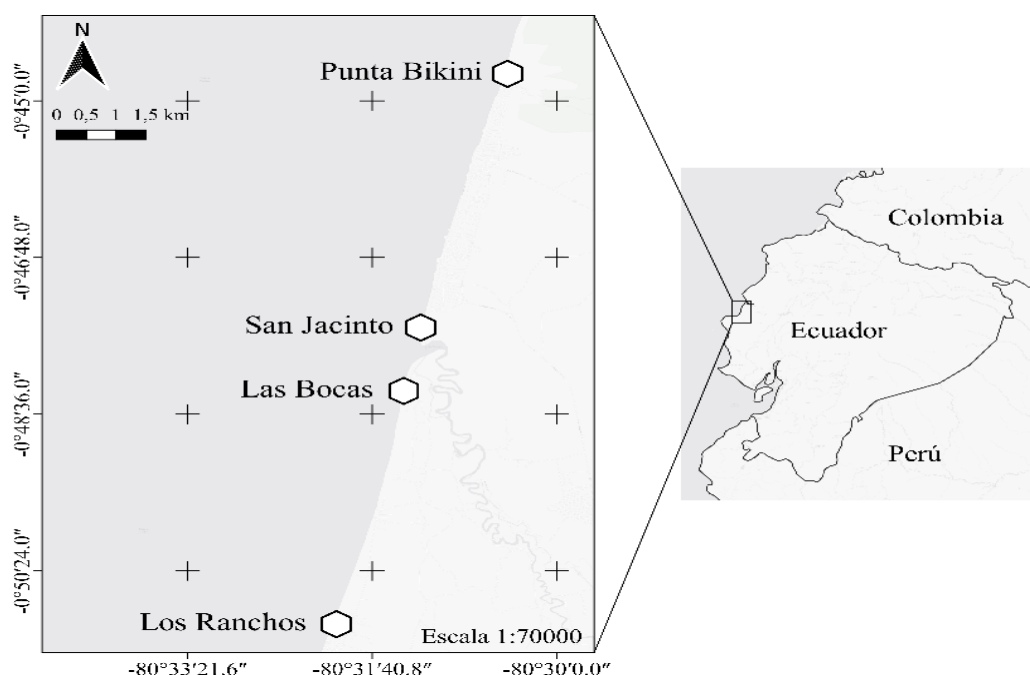
Los estudios disponibles de densidad poblacional para *O. gaudichaudii* son escasos a nivel general y casi nulos para Perú (Pastor *et al.*, 2018); mientras que, para Ecuador, inexistentes. El objetivo del presente trabajo es determinar la densidad y tamaño poblacional de *O. gaudichaudii* en cuatro playas de la provincia de Manabí, Ecuador. En relación con ello, se pretende generar una línea base para comparar cambios poblacionales relacionados con características ecológicas, incluyendo las actividades humanas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio y sitios de muestreo

El área de estudio fue la zona central de la costa continental ecuatoriana, en la cercanía del estuario del río Portoviejo, provincia de Manabí. El muestreo se realizó en junio del 2021, en los sitios correspondientes a las playas Punta Bikini, San Jacinto, Las Bocas y Los Ranchos (Figura 1). Los datos recolectados están disponibles en Mendeley Data (Brionel y Zambrano, 2021).

Figura 1. Sitios de muestreo de la densidad y tamaño poblacional de *Ocypode gaudichaudii*, en la provincia de Manabí, costa continental ecuatoriana

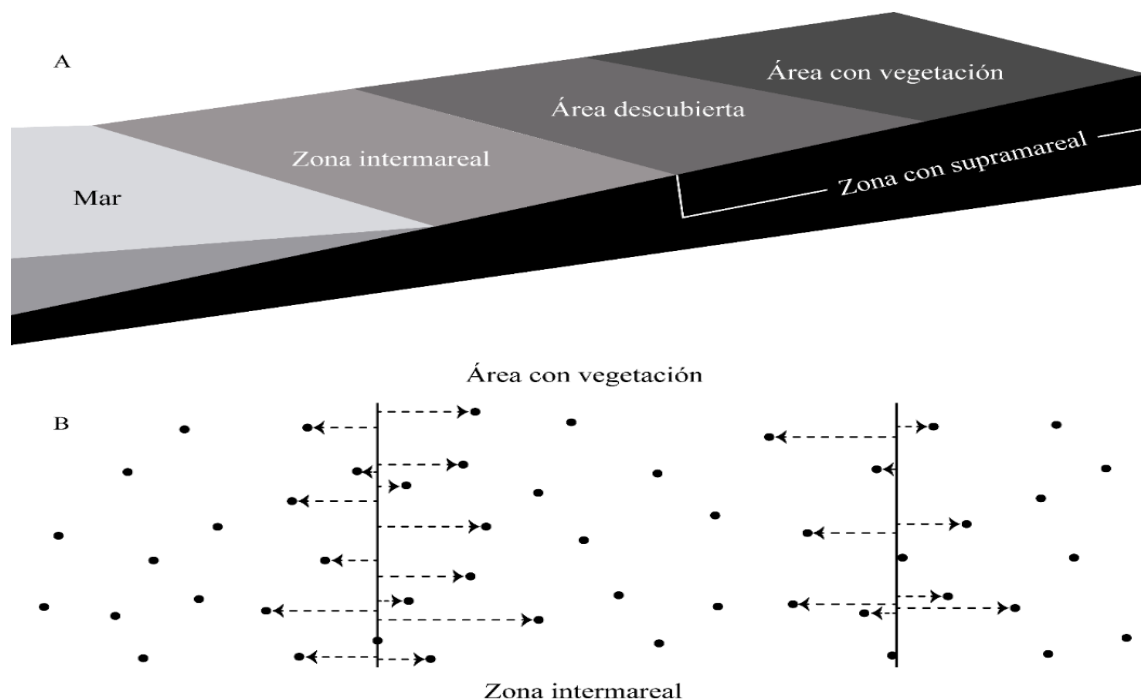


La estimación de la densidad poblacional se realizó mediante el método por distancias con transectos lineales, el cual es aplicable a múltiples especies y ambientes (Burnham *et al.*, 1980; Buckland *et al.*, 1993). Los transectos se establecieron independientemente de la ubicación de las madrigueras (Buckland *et al.*, 2015a), en el área descubierta de la zona supramareal (Figura 2A).

En cada sitio de muestreo, los transectos fueron marcados en la arena y dispuestos de manera perpendicular al mar (Buckland *et al.*, 2015a). Las distancias perpendiculares se registraron desde la línea del transecto hasta el objeto de estudio (Thomas *et al.*, 2002). El objeto fue el centro de la entrada de la madriguera, la cual representa la densidad poblacional en términos de individuos (Figura 2B). Además, se consideró que cada una posee un solo organismo y determina fiablemente la densidad poblacional de *O. gaudichaudii* (Warren, 1990; Barros, 2001).

En las dos zonas, Punta Bikini y Los Ranchos se establecieron ocho transectos, con una longitud de 10 m. Mientras que, en San Jacinto fueron seis de 15 m y en La Boca fueron de 8 de 6 m de longitud. Las áreas de los sitios de muestreo fueron las siguientes: Punta Bikini 4130 m², San Jacinto 4274 m², Las Bocas 2413 m² y Los Ranchos 3418 m².

Figura 2. Descripción horizontal e identificación de las zonas de la plataforma continental



Nota. (A) Esquema del ambiente físico de las playas muestreadas, en la Provincia de Manabí, Ecuador. (B) Esquema del registro de datos de densidad poblacional. Líneas continuas, transectos lineales; flechas con líneas discontinuas, distancias perpendiculares, puntos negros, entradas de las madrigueras la distancia del área con vegetación y zona intermareal.

Análisis de datos

La densidad poblacional de *O. gaudichaudii* $\hat{D}_{\text{ind}/\text{m}^2}$ se determinó según la siguiente fórmula:

$$\hat{D}_{\text{ind}/\text{m}^2} = \frac{n\hat{f}(0)}{2L}$$

Donde, n es la cantidad de madrigueras observadas; L es la longitud del transecto; $\hat{f}(0)$ es la función de densidad de probabilidad de las distancias perpendiculares, esto es, la función de detección convertida para integrarse a la unidad (Burnham y Anderson, 1976; Anderson *et al.*, 1985; Thomas *et al.*, 2002). Se combinaron distintas funciones de detección con distintos ajustes (i. e., series de expansión), esto es, *Uniform/Cosine*; *Half-normal/Hermite polynomial*; *Hazard-rate/Simple polynomial* (Thomas *et al.*, 2010).

El mejor modelo (i. e., función/ajuste) se seleccionó según el criterio de información de Akaike. En cuanto al ajuste de la función de detección a los datos observados, este fue analizado visualmente mediante un gráfico cuantil-cuantil (Q-Q plot), así

como con las pruebas de chi cuadrado (X^2_1) Kolmogorov-Smirnov (Buckland *et al.*, 2004; Miller *et al.*, 2019).

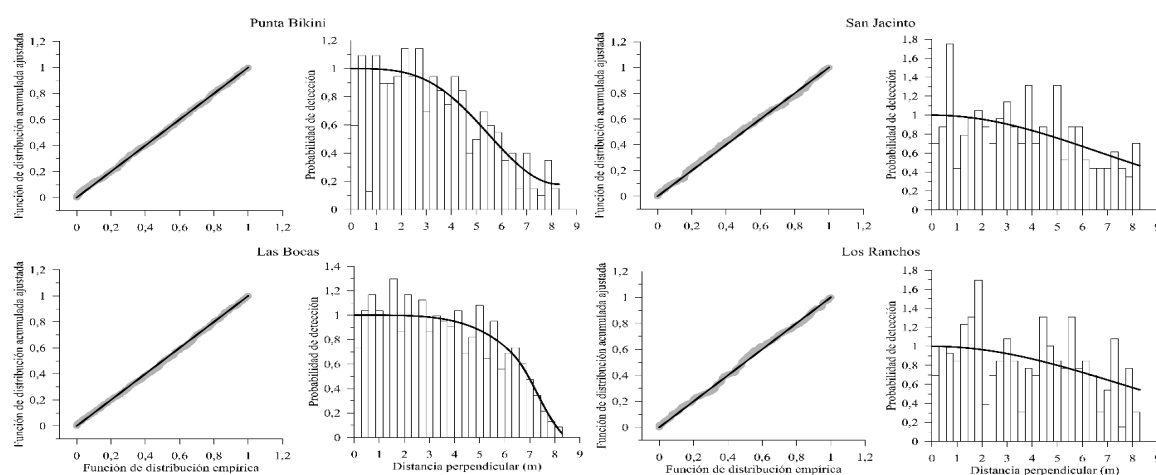
Los análisis se realizaron descartando el 5 % de las distancias perpendiculares más grandes (Buckland *et al.*, 2004; Buckland *et al.*, 2015b; Miller *et al.*, 2019; Thomas *et al.*, 2010). Se determinó la densidad poblacional general para cada sitio de muestreo, a modo de estratos. Además, se estimó el error estándar (EE), coeficiente de variación (CV), intervalo de confianza (I. C.), ancho de transecto efectivo (ATE). El tamaño poblacional se estimó multiplicando la densidad estimada, por el área total de muestreo. Los análisis se ejecutaron con el software Distance 7.3 (Thomas *et al.*, 2010).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Un total de 1600 madrigueras fueron registradas en el área de estudio. La densidad poblacional estimada fue 0.42 ind/m² (I. C.: 0.36-0.48 ind/m²), con 7.29 % CV mientras que el tamaño poblacional fue 5911 individuos (I. C.: 5098-6854 individuos). La función de detección fue diferente entre sitios de muestreo, exceptuado a San Jacinto y Los Ranchos (Tabla 1). Los gráficos

Q-Q plot e histogramas mostraron consistencia entre la función ajustada y los datos observados (Figura 3). En los cuales, La Playa de Punta Bikini y Las Bocas presentó la probabilidad de detección de 1.2 en los primeros 4 m de distancia perpendicular. En cambio, las playas los Ranchos y San Jacinto presentaron una probabilidad de hasta 1.8 y 1.6, respectivamente, en los primeros 2 m de la distancia perpendicular.

Figura 3. Gráficos Q-Q plot e histogramas de la función ajustada a las distancias radiales de las madrigueras de *O. gaudichaudii*, en las distintas playas seleccionadas



Nota. Elaboración propia

Las Bocas presentó la mayor cantidad de madrigueras registradas y el menor error (EE); el ancho de transecto efectivo estuvo entre 5 y 7 m, con un I. C. entre 4.89 y 7.45 m. Asimismo, las pruebas de bondad de ajuste mostraron consistencia entre la función ajustada y los datos observados. Respecto a la densidad poblacional, esta fue superior en Las Bocas, seguido de Punta Bikini; mientras que, su coeficiente de variación, inferior a los otros sitios

de muestreo (Tabla 1). En Las Bocas también se encontró el mayor tamaño poblacional, a pesar de que presentó la menor área de muestreo (i. e., 2413 m²); por el contrario, San Jacinto, el menor tamaño poblacional y la mayor área de muestreo (i. e., 4274 m²). La playa Punta Bikini presentó una mayor área de muestreo (4130 m²) que Los Ranchos (3418 m²), así como un mayor tamaño poblacional (Tabla 1).

Tabla 1. Sitios de muestreo con el número (n) de madrigueras registradas en Punta Bikini, San Jacinto, Las Bocas y Los Ranchos, función de detección y tipo ajuste

Sitios de muestreo	Punta Bikini	San Jacinto	Las Bocas	Los Ranchos
N.º	399	263	537	312
Función/ajuste	Uniform/Cosine	Half-normal	Hazard/Simple	Half-normal
ATE (m)	5.66	6.59	6.63	6.87
EE-ATE	0.42	0.41	0.15	0.40
IC _{min} ATE (m)	4.89	5.83	6.34	6.12
IC _{max} ATE (m)	6.56	7.45	6.93	7.71
K-S (p)	0.95	0.94	0.86	0.72
X _i ² (p)	0.72	0.46	0.97	0.01
$\hat{D}_{ind/m^2}$	0.44	0.22	0.84	0.32
EE- $\hat{D}$	0.06	0.05	0.09	0.05
CV- $\hat{D}$ (%)	14.03	21.53	10.69	15.98
IC _{min} $\hat{D}_{n/m^2}$	0.33	0.13	0.66	0.22
IC _{max} $\hat{D}_{n/m^2}$	0.59	0.37	1.08	0.47
$\hat{N}$ (n)	1 818	948	2 036	1 109
EE- $\hat{N}$	255	204	218	177
IC _{min} $\hat{N}$	1 347	563	1 589	769
IC _{max} $\hat{N}$	2 456	1 597	2 609	1 599

Nota. Ancho del transecto efectivo (ATE), prueba de Kolmogorov-Smirnov (K-S), chi cuadrado (X_i²), densidad ($\hat{D}$), tamaño poblacional ($\hat{N}$), coeficiente de variación (CV), error estándar (EE), intervalos de confianza mínimos (IC_{min}) y máximos (IC_{max}).

Fuente. Elaboración propia

DISCUSIÓN

La densidad y el tamaño poblacional de *O. gaudichaudii* difirió entre los sitios de muestreo. Aquello ha sido evidenciado por varios autores para especies congéneres. En Chile, se han reportado densidades poblacionales de *O. gaudichaudii* entre 0.0 y 1.16 ind/m² en 17 sitios de muestreo (Quijón *et al.*, 2001; Acuña y Jaramillo, 2015). Para *O. quadrata* se estimó una densidad poblacional entre 0.49 y 1.79 ind/m² en una playa de México; mientras que, para cinco sitios de muestreo en Brasil, entre 0.20 y 2.94 ind/m² (Turra *et al.*, 2005; Valero-Pacheco *et al.*, 2007). En Turquía, se observó una densidad poblacional de entre 0 y 4.20 ind/m² para *O. cursor* (Türeli *et al.*, 2009; Türeli *et al.*, 2014).

En relación con la baja densidad poblacional de *O. gaudichaudii* en San Jacinto, esta se explica por la cercanía del estuario del río Portoviejo y su influencia dada por la corriente paralela a la costa, que tiene sentido sur-norte. Las especies del género *Ocypode* evitan las zonas dominadas por las desembocaduras de los ríos y los manglares, así como las zonas fuera de la influencia del mar (Koepcke y von Mikulicz-Radecki, 1953). Por tal motivo, la baja densidad poblacional de *O. gaudichaudii* en San Jacinto tiene una explicación ecológica en lugar de una relacionada con la perturbación antropogénica de la zona.

La playa Los Ranchos es un sitio de desembarque pesquero y varadero de botes de pesca. En este sentido, su baja densidad poblacional se relaciona con la movilización de vehículos y arrastre de embarcaciones (i. e., el uso de tractores) sobre la arena, lo que puede generar mortalidad en la población de este crustáceo. Respecto a ello, se ha reportado que la movilización de vehículos es un factor importante de mortalidad de cangrejos fantasmas sobre todo cuando están fuera de sus madrigueras (Steiner y Leatherman, 1981; Wolcott y Wolcott, 1984; Moss y McPhee, 2006; Schlacher *et al.*, 2007). Por lo tanto, los hábitos diurnos y la movilización de vehículos principalmente durante el día provocan un efecto sinérgico negativo sobre la densidad poblacional de *O. gaudichaudii*.

Por otro lado, las playas de Punta Bikini y Las Bocas son sitios turísticos relativamente poco concurridos. Por tal motivo, la alta densidad poblacional de *O. gaudichaudii* podría explicarse por un bajo o nulo impacto humano. En consecuencia, las playas con poca influencia y actividad humana presentan una mayor densidad poblacional en especies del género *Ocypode*; mientras que las playas con mayor actividad antropogénica, baja densidad poblacional de cangrejos fantasma, debido a que se ve afectado por dicha actividad (Barros, 2001; Yong y Lim, 2009; Ocaña *et al.*, 2016; Gül y Griffen, 2018).

Respecto a la variación de la densidad poblacional de especies de *Ocypode* entre sitios de muestreo, esta también se puede relacionar con el reclutamiento y la mortalidad específica de cada uno de ellos, así como con su morfodinámica, disponibilidad de alimento e impacto antropogénico (Turra *et al.*, 2005). Además, existen otros factores que influyen en su abundancia y distribución, como la estacionalidad, pendiente de playa, espacio disponible, temperatura, competencia intraespecífica, disponibilidad de alimento, granulometría, entre otros (Türeli *et al.*, 2009; Ocaña *et al.*, 2012; Türeli *et al.*, 2014; Pombo *et al.*, 2017).

Es necesario señalar que el cuadrante es la herramienta convencional para estimar la densidad poblacional en especies *Ocypode*; este divide el número de organismos contados en el área conocida (i. e., cuadrante) por el tamaño del área observada. Además, cabe resaltar que se deben tener las medidas del cuadrante para estimar la densidad (Burnham *et al.*, 1980). En este trabajo se utilizó el método por distancias, que asume que los objetos son detectados con certeza, no se mueven antes de ser observados y las distancias son exactas (Thomas *et al.*, 2010). Esta diferencia de técnicas de muestreo y el posterior procesamiento de datos debe ser considerada en comparaciones posteriores.

La densidad y el tamaño poblacional estimado para *O. gaudichaudii* puede relacionarse con las características físicas y ambientales de los sitios de muestreo, así como reflejar el grado de perturbación antrópica de las playas. Sin embargo, es necesario realizar la caracterización física, ambiental y antrópica de los sitios de muestreo para determinar su relación con la densidad y tamaño poblacional de *O. gaudichaudii*. Además, estandarizar el método de muestreo y el análisis de datos para futuras comparaciones, por lo cual se sugiere el uso del método por distancias.

CONCLUSIÓN

En la playa Los Ríos se evidenció una baja densidad poblacional de *O. gaudichaudii* relacionada con la actividad antropogénica sobre todo la movilización de vehículos y botes. En esta última es necesario el uso de tractores en la arena para retirarlos del mar, lo cual genera altas mortalidades en la población de cangrejos fantasmas cuando están fuera de sus madrigueras, debido a que estos crustáceos tienen hábitos diurnos y son afectados por el efecto sinérgico que ocasiona estas actividades. Sin embargo, en otras zonas, no son afectados por efectos antropogénicos, pero sí por efectos ecosistémicos. Este es el caso en la playa San Jacinto, que se encuentra cerca al estuario de río Portoviejo y es influenciada por la corriente paralela a la costa con dirección sur-norte, la cual tiene como resultado que el cangrejo fantasma evite los manglares y la desembocadura de los ríos. Por otro lado, la situación en las

playas Punta Bikini y Las Bocas es distinta, pues al ser sitios poco concurridos, presentaron alta densidad poblacional; es decir, no se vio afectada por influencia de la actividad antropogénica y los efectos negativos que esta genera.

No obstante, la variación de la densidad espacial del cangrejo fantasma también se relaciona con su mortalidad específica, disponibilidad de alimento, fauna acompañante e impacto antropogénico. Así también, otros factores que influyen la abundancia y distribución de estos crustáceos son los cambios en parámetros físico-químicos y características ecológicas. Además, se debe resaltar que los cuadrantes y transectos son herramientas efectivas para estimar la densidad poblacional en ecosistemas marinos. Por último, es importante mencionar la falta de información, por lo que es necesario realizar investigaciones enfocadas en las características ecológicas, biológicas y el efecto antropogénico en la población de cangrejo fantasma para su futura conservación.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo es derivado de la tesis de grado de Leonel Briones. Los autores agradecen a Billy Briones, Leonel Briones Vergara, Holger Briones, Gregorio Gómez, Davor Gómez, Jaime Ricardo Zambrano-Loor y Branly Ruiz por su colaboración en la logística y la recolección de datos. Además, a Eric Rexstad por sus comentarios relacionados con el análisis de datos.

REFERENCIAS

- Acuña, E. y Jaramillo, E. (2015). Macroinfauna en playas arenosas de la costa del Norte Grande de Chile sometidas a diferentes presiones antrópicas. *Revista de biología marina y oceanografía*, 50(2), 299-313. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572015000300008>
- Anderson, D., Burnham, K., & Crain, B. (1985). Estimating population size and density using line transect sampling. *Biometrical Journal*, 27(7), 723-731. <https://doi.org/10.1002/bimj.4710270702>
- Barros, F. (2001). Ghost crabs as a tool for rapid assessment of human impacts on exposed sandy beaches. *Biological Conservation*, 97(3), 399-404. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00116-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00116-6)

- Brionel, L., & Zambrano, R. (2021). *Perpendicular distances of Ocypode gaudichaudii in beaches of Manabí, Ecuador*. Mendeley Data, V2. <https://data.mendeley.com/datasets/tb2bfhwjj4/2>
- Brown, A. (2001). Sandy beaches, biology of. In *Encyclopedia of Ocean Sciences* (pp. 2496-2504). Elsevier.
- Buckland, S., Anderson, D., Burnham, K., & Laake, J. (1993). *Distance sampling: Estimating abundance of biological populations*. Chapman and Hall.
- Buckland, S., Anderson, D., Burnham, K., Laake, J., Borchers, D., & Thomas, L. (2004). *Advanced distance sampling: Estimating abundance of biological populations*. Oxford University Press.
- Buckland, S., Rexstad, E., Marques, T., & Oedekoven, C. (2015a). Field methods and data issues. In *Distance sampling: Methods and applications, methods in statistical ecology* (pp. 35-49). Springer, Cham. http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-19219-2_4.
- Buckland, S., Rexstad, E., Marques, T., & Oedekoven, C. (2015b). Designing Surveys. In *Distance Sampling: Methods and applications, methods in statistical ecology* (pp. 15-28). Springer, Cham. http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-19219-2_2.
- Burnham, K., & Anderson, D. (1976). Mathematical models for nonparametric inferences from line transect data. *Biometrics*, 32(2), 325-336. <https://doi.org/10.2307/2529501>
- Burnham, K., Anderson, D., & Laake, J. (1980). Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monographs*, 72, 3-202. <http://www.jstor.org/stable/3830641>
- Crane, J. (1947). Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. XXXVIII. Intertidal Brachygnathous crabs from the west coast of tropical America with special reference to ecology. *Zoologica: scientific contributions of the New York Zoological Society*, 32(2), 69-95. <https://doi.org/10.5962/p.184717>
- Dahl, E. (1952). Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. *Oikos*, 4(1), 1-27.
- Gül, M., & Griffen, B. (2018). Impacts of human disturbance on ghost crab burrow morphology and distribution on sandy shores. *PLoS One*, 13(12), e0209977. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209977>

- Koepcke, H. y von Mikulicz-Radecki, M. (1953). Contribución al conocimiento de la forma de vida de *Ocypode gaudichaudii* Milne Edwards et Lucas (Decapoda, Crust.). Publicaciones del Museo de Historia Natural "Javier Prado". Ser A Zool., 13, 1-46.
- Miller, D., Rexstad, E., Thomas, L., Marshall, L., & Laake, J. (2019). Distance Sampling in R. *Journal of Statistical Software*, 89(1), 1-28. <https://doi.org/10.18637/jss.v089.i01>
- Moss, D., & McPhee, D. (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. *Coast Manag.*, 34(1), 133-140. <https://doi.org/10.1080/08920750500379383>
- Ocaña, F., De Jesús-Navarrete, A., De Jesús-Carrillo, R. y Oliva-Rivera, J. (2016). Efectos del disturbio humano sobre la dinámica poblacional de *Ocypode quadrata* (Decapoda: Ocypodidae) en playas del Caribe Mexicano. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 64(4), 1625-1641. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i4.19909>
- Ocaña, F., Veja, A. y Córdova, E. (2012). Distribución espacial de *Ocypode quadrata* (Decapoda: Ocypodidae) en ocho playas de la zona norte oriental de Cuba. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 60(3), 1177-1186. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i3.1768>
- Pastor, R., Tejada, A. y Zavalaga, F. (2018). Método indirecto para la evaluación de distribuciones poblacionales y por tallas y patrón de actividad del cangrejo carretero *Ocypode gaudichaudii* (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) en Tacna, 2010-2013. *Boletín del Inst del Mar del Perú*, 33(1), 25-34.
- Pombo, M., De Oliveira, A., Xavier, L., Siegle, E., & Turra, A. (2017). Natural drivers of distribution of ghost crabs *Ocypode quadrata* and the implications of estimates from burrows. *Mar Ecol Prog Ser*, 565, 131-147. <https://doi.org/10.3354/meps11991>
- Quijón, P., Jaramillo, E., & Contreras, H. (2001). Distribution and habitat structure of *Ocypode gaudichaudii* H. Milne Edwards & Lucas, 1843, in sandy beaches of northern Chile. *Crustaceana*, 74(1), 91-103. <https://doi.org/10.1163/156854001505460>
- Rathbun, M. (1910). The stalk-eyed Crustacea of Peru and the adjacent coast. *Proceedings of the United States National Museum*, 38(1766), 351-620. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.38-1766.351>

- Schlacher, T., Thompson, L., & Price, S. (2007). Vehicles versus conservation of invertebrates on sandy beaches: Mortalities inflicted by off-road vehicles on ghost crabs. *Mar Ecol.*, 28(3), 354-367. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2007.00156.x>
- Steiner, A., & Leatherman, S. (1981). Recreational impacts on the distribution of ghost crabs *Ocypode quadrata* fab. *Biol Conserv.*, 20(2), 111-122. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(81\)90022-7](https://doi.org/10.1016/0006-3207(81)90022-7)
- Thomas, L., Buckland, S., Burnham, K., Anderson, D., Laake, J., Borchers, D., & Strindberg, S. (2002). Distance sampling. In A. El-Shaarawi, W. Piegorisch (eds.), *Enciclopedia of Environmetrics* (vol. 1, pp. 544-552). Chichester: John Wiley & Sons, Ltd. http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-04898-2_214.
- Thomas, L., Buckland, S., Rexstad, E., Laake, J., Strindberg, S., Hedley, S., Bishop, J., Marques, T., & Burnham, K. (2010). Distance software: Design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 5-14. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01737.x>
- Türeli, C., Duysak, Ö., Akamca, E., & Kiyagi, V. (2009). 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*, 8(1), 165-171.
- Türeli, C., Yeşilyurt, I., Akamca, E., & Erdem, U. (2014). Distribution and population density of the ghost crab, *Ocypode cursor* (Linnaeus, 1758) in Yumurtalik Beach, Turkey. *Asian J Agric Biol.*, 2(1), 59-66.
- Turra, A., Gonçalves, M., & Denadai, M. (2005). Spatial distribution of the ghost crab *Ocypode quadrata* in low-energy tide-dominated sandy beaches. *Journal of Natural History*, 39(23), 2163-2177. <https://doi.org/10.1080/00222930500060165>
- Valero-Pacheco, E., Álvarez, F., Abarca-Arenas, L., & Escobar, M. (2007). Density and activity pattern of the ghost crab, *Ocypode quadrata*, in Veracruz, Mexico. *Crustaceana*, 80(3), 313-325.
- Warren, J. (1990). The use of open burrows to estimate abundances of intertidal estuarine crabs. *Australian Journal of Ecology*, 15(3), 277-280. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1990.tb01031.x>

- Wolcott, T., & Wolcott, D. (1984). Impact of off-road vehicles on macroinvertebrates of a mid-atlantic beach. *Biol Conserv.*, 29(3), 217-240. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(84\)90100-9](https://doi.org/10.1016/0006-3207(84)90100-9)
- Yong, A., & Lim, S. (2009). The potential of *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas, 1772) as a bioindicator of human disturbance on Singapore beaches. *Crustaceana*, 82(12), 1579-1597. <https://doi.org/10.1163/001121609X12530988607470>
- Yong, A., & Lim, S. (2021). Plasticity of foraging strategies adopted by the painted ghost crab, *Ocypode gaudichaudii*, in response to in situ food resource manipulation experiments. *Zool Stud*, 60(37), 1-14. <https://doi.org/10.6620/ZS.2021.60-37>