



The Biologist (Lima)



RESEARCH NOTE / NOTA CIENTÍFICA

DESCRIPTION OF THE FIRST ZOEA OF FIDDLER CRAB *UCA ORNATA* (SMITH, 1870) (DECAPODA, OCYPODIDAE)

DESCRIPCIÓN DE LA PRIMERA ZOEA DEL CANGREJO VIOLINISTA *UCA ORNATA* (SMITH, 1870) (DECAPODA, OCYPODIDAE)



John Ramos-Veliz^{1,2*} & Gabriela Vergara³

¹ Sociedad de Investigadores de invertebrados Marinos, Guayaquil, Ecuador.

² Laboratorio de Investigación en Ecosistemas Acuáticos, Centro de Aguas y Desarrollo Sustentable, Escuela Superior Politécnica del Litoral, Campus Gustavo Galindo, Km 30.5 vía perimetral. Guayaquil, Ecuador.

³ Departamento de Ciencias del Mar, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad de Guayaquil, Av. Raúl Gómez Lince s/n y Av. Juan Tanca Marengo, Guayaquil, Ecuador.

* Corresponding author: jarv2792@gmail.com

John Ramos-Veliz:  <https://orcid.org/0000-0002-9325-7256>
Gabriela Vergara-Grandes:  <https://orcid.org/0000-0003-2128-3620>

ABSTRACT

Fiddler crabs are the most representative brachyurans in estuaries; they are within the Ocypodidae family where males present strong sexual dimorphism due to a process called hetero-chelation, they also have a great adaptive capacity from their larval stage, so studies that cover part of the development of these organisms are necessary, *Uca ornata* (Smith, 1870) is a crab that has few ecological and taxonomic studies and the larval description is a first step, for this, *U. ornata* larvae obtained in captivity were analyzed, where diagrams of the first larval stage were made, including a description of the relevant taxonomic characteristics with the aid of optical microscopy and microscope camera. The results were compared with other species of fiddler crabs of the same genus, finding that these characteristics allow these species to be differentiated even if they are from different geographical areas.

Keywords: Brachyura – Carcinofauna – Estuary – Larval development– Mangrove crab

RESUMEN

Los cangrejos violinistas son los braquiuros más representativos en los estuarios, están dentro de la familia Ocypodidae donde los machos presentan un fuerte dimorfismo sexual por un proceso llamado heteroquelación, también tienen una gran capacidad adaptativa desde su etapa larval, por lo que son necesarios estudios que abarquen parte del desarrollo de estos organismos, *Uca ornata* (Smith, 1870) es un cangrejo que tiene pocos estudios ecológicos y taxonómicos y la descripción larval es un primer paso, para esto se analizaron larvas de *U. ornata* obtenidas en cautiverio, donde



se realizaron esquemas sobre el primer estadio larval, incluyendo una descripción de las características taxonómicas relevantes con ayuda de microscopía óptica y cámara para microscopio. Los resultados se compararon con otras especies de cangrejos violinistas del mismo género encontrándose que dichas características permiten diferenciar a estas especies aunque sean de áreas geográficas distintas.

Palabras clave: Braquiuro – Cangrejo de manglar – Carcinofauna – Desarrollo larval – estuario

INTRODUCCIÓN

Los cangrejos violinistas son los braquiuros más representativos de los ecosistemas estuarinos, principalmente en zonas de manglar (Koch *et al.*, 2005; Benetti *et al.*, 2007), donde se han adaptado a ambientes de aguas con alta turbidez y sustratos fangosos o arcillosos (Kawaida *et al.*, 2017). Durante su etapa larval (zoea y megalopa) son depredadores y presas del plancton (Butt *et al.*, 1985; Shanks & Walters, 1997), lo que les permite transferir energía a niveles tróficos superiores; mientras que, los adultos son considerados ingenieros ecosistémicos debido a su capacidad para contribuir a los procesos biogeoquímicos y la descomposición de sedimentos detritales a través de la construcción de madrigueras y actividades alimenticias (Dye & Lasiak, 1986; Reinsel, 2004; Kristensen, 2008; Penha-Lopes *et al.*, 2009; Chowdhury, 2013; Chatterjee *et al.*, 2014; Moore, 2019; Tongununui *et al.*, 2021; Pan *et al.*, 2022; Xie *et al.*, 2022).

La familia Ocypodidae incluye 105 especies de cangrejos violinistas (Rosenberg, 2019) caracterizadas por un fuerte dimorfismo sexual, donde los machos presentan una marcada heteroquelación, y hembras poseen isoquelas de menor tamaño (Crane, 2015). Dentro de esta familia, *Uca ornata* (Smith, 1870) es una especie de tamaño mediana, que tiene una distribución establecida desde El Salvador hasta el sur de Perú (Hendrickx, 1995; Prah *et al.*, 2011), habitando en sustratos de lodos blandos, tipo de ecosistema que ocupan desde la era cuaternaria (Luque *et al.*, 2018).

Los ciclos reproductivos de los cangrejos violinistas están fuertemente influenciados por variables ambientales (temperatura, salinidad y régimen de precipitaciones), así como, complejos rituales de apareamiento que consisten en movimientos específicos de la quela mayor. En este contexto, existen diferencias comportamentales entre las especies de la familia Ocypodidae; no obstante, los movimientos y duración de la exhibición ondulatoria

de las quelas son filogenéticamente relacionadas en *U. ornata* (Smith, 1870) y *U. stylifera* (H. Milne Edwards, 1852) (Perez *et al.*, 2012), lo que indica semejanzas en la selección sexual entre estas especies.

El tamaño de la quela mayor y la exhibición ondulatoria juegan un papel fundamental en el ancho de la madriguera, la reproducción y en la temperatura de incubación de los huevos, así como, el desarrollo y liberación de las larvas (Reaney & Backwell, 2007), que está estrechamente ligada a la amplitud de marea (Christy, 2011), y que consecuentemente, determina su supervivencia y dispersión.

Las investigaciones taxonómicas sobre las larvas de braquiuros son limitadas en el Pacífico, incluyendo especies de interés comercial, así como, familias ampliamente distribuidas como Ocypodidae, teniendo contribuciones sobre *Uca* y *Ocypode* (Crane, 1940; Anger *et al.*, 1990; Rieger, 1998, 1999). En Ecuador, no se han realizado investigaciones sobre este grupo, probablemente debido a la falta de conocimiento y de interés hacia los crustáceos, a excepción de un estudio sobre de larvas del cangrejo rojo de manglar *Ucides occidentalis* (Smith, 1870) (Schuiteman *et al.*, 2019), que tiene importancia socioeconómica.

Los ecosistemas estuarinos albergan una gran diversidad de braquiuros (Sharifian *et al.*, 2020) cuyos ciclos reproductivos están sujetos a las mismas condiciones ambientales, lo que significa que, coexisten en el tiempo y en el espacio los estadios larvares de diferentes especies. Consecuentemente, son necesarios estudios específicos orientados a la diferenciación de cada una de ellas, con el objetivo de contar con una herramienta fuerte y más completa para el manejo y conservación de los manglares, que permita el mantenimiento de sus funciones ecosistémicas y la sostenibilidad de los recursos explotables. El objetivo del presente trabajo fue describir a la primera zoea del cangrejo violinista *U. ornata* (Decapoda, Ocypodidae).

MATERIALES Y MÉTODOS

Una hembra de *U. ornata* fue obtenida como parte de pesca artesanal en Posorja-Ecuador (2°42'39"S 80°14'32"W). La hembra fue mantenida en una pecera con aireación constante, fotoperiodo natural y bajo condiciones ambientales similares a las del medio (28°C - 32 UPS) hasta la eclosión. Posterior a la eclosión, las larvas que mostraron natación activa fueron preservadas con formol neutralizado al 4 % (Boltovskoy, 1981). La descripción taxonómica se realizó tomando como referencia el trabajo propuesto por Clark *et al.* (1998), para lo cual, las muestras fueron hidratadas mediante una solución de etanol con glicerina por un lapso de 36 h, y se realizaron montajes para la observación morfológica de las estructuras internas, así como, disecciones de los apéndices cefálicos con un microscopio binocular OLIMPUS CX41 y una cámara digital NIKON DS-Fi3. Las mediciones de las estructuras se realizaron siguiendo lo propuesto por Zhang & Shih (2022). Los esquemas se realizaron con papel calco para su posterior digitalización y corrección en *Adobe Illustrator 2020*. La terminología usada en las descripciones se basó en trabajos especializados (Rieger, 1996, 1998; Negreiros-Fransozo *et al.*, 2009).

Aspectos éticos: Los autores declaran que no existe conflicto de interés o conflicto de ética con respecto a este trabajo.

RESULTADOS

Mediciones, 17 larvas: Longitud del rostro $0,17 \pm 0,018$ μm , longitud espina dorsal: $0,14 \pm 0,010$ μm , longitud cefalotórax: $0,33 \pm 0,017$ μm , longitud rostro-dorsal: $0,62 \pm 0,017$ μm .

Caparazón: Caparazón globoso con 1 espina rostral, 1 espina dorsal lisa y 2 espinas laterales pequeñas. Espinal rostral (1/3) más larga que la espina dorsal, lisa y sin ornamentaciones; ojos grandes sésiles (Fig. 1).

Anténula (A1): Unirrámea con endopodo ausente; 3 estetascos terminales y 1 seta simple terminal (Fig. 1F).

Antena (A2): Protopodito largo y bien desarrollado, con 2 hileras de espínulas en los márgenes laterales, exopodito con 2 setas simples desiguales, una más larga que la otra (Fig. 1D).

Mandíbula (Md): Simétrica y sin palpo mandibular. Proceso molar con dientes pequeños e irregulares. Proceso incisivo con un diente de terminación aguda (Fig. 1E).

Maxílula (Mx1): Endopodito bisegmentado con 4 setas terminales simples en el segmento distal. Endito coxal con 4 setas (3 plumosas fuertes y 1 simple) y 1 seta lateral subterminal plumosa. Endito basal con 2 setas terminales plumosas y 3 setas subterminales (2 plumosas y 1 simple) (Fig. C).

Maxila (Mx2): exopodito con 4 cerdas plumosas en el margen proximal y una en el margen distal. Endopodito con cerdas simples: 2 distales y una 1 subdistal con 1+2 (lóbulo distal con 2 setas simples y lóbulo proximal con una seta escasamente plumosa. Endito coxal bilobulado con 3+3 (3 setas en el lóbulo distal y 3 setas en el proximal), endito basal bilobulado con 4+5 (4 setas simples, una seta plumosa en el lóbulo proximal y 4 setas simples, una seta plumosa en el lóbulo distal). Margen externo de la región proximal y distal con 4 setas plumosas, región terminal alargada con pelos cortos en los márgenes interno y externo (Fig. 1G).

Primer maxilípedo (Mxp1): Coxa sin setas, base con setas simples en el margen interno, distribuidas en 2+2+2+2. Endopodito con 5 segmentos, con setas distribuidas en 2,2,1,2,4+1 (4 setas terminales y una seta fuerte). La parte externa de tercer segmento del endopodito presenta un penacho de sétulas. Exopodito unisegmentado con 4 setas natatorias plumosas de posición ventral (Fig. 1H).

Segundo maxilípedo (Mxp2): Endito basal con 4 setas simples distribuidas en 1+1+1+1. Endopodito trisegmentado, con 5 setas en el último segmento (2 setas simples largas, 1 seta simple corta en la porción distal del último segmento, 1 seta subterminal larga con espínulas y 1 seta simple subterminal corta). Exopodito bisegmentado con setas plumosas (Fig. 1I).

Pleón: con 5 pleómeros más telson, somitos sin apéndices. Parte media de los segmentos 2 y 3 con un par de procesos dorsolaterales; tercer segmento más ancho que el cuarto; quinto segmento más largo y angosto que el resto de pleómeros (Fig. 1B).

Telson: con hileras de diminutas espinas laterales en la porción media-terminal de cada furca; 6 procesos terminales, dispuestos simétricamente a los costados de la muesca media, las dos setas internas son escasamente plumosas (Fig. 1B).

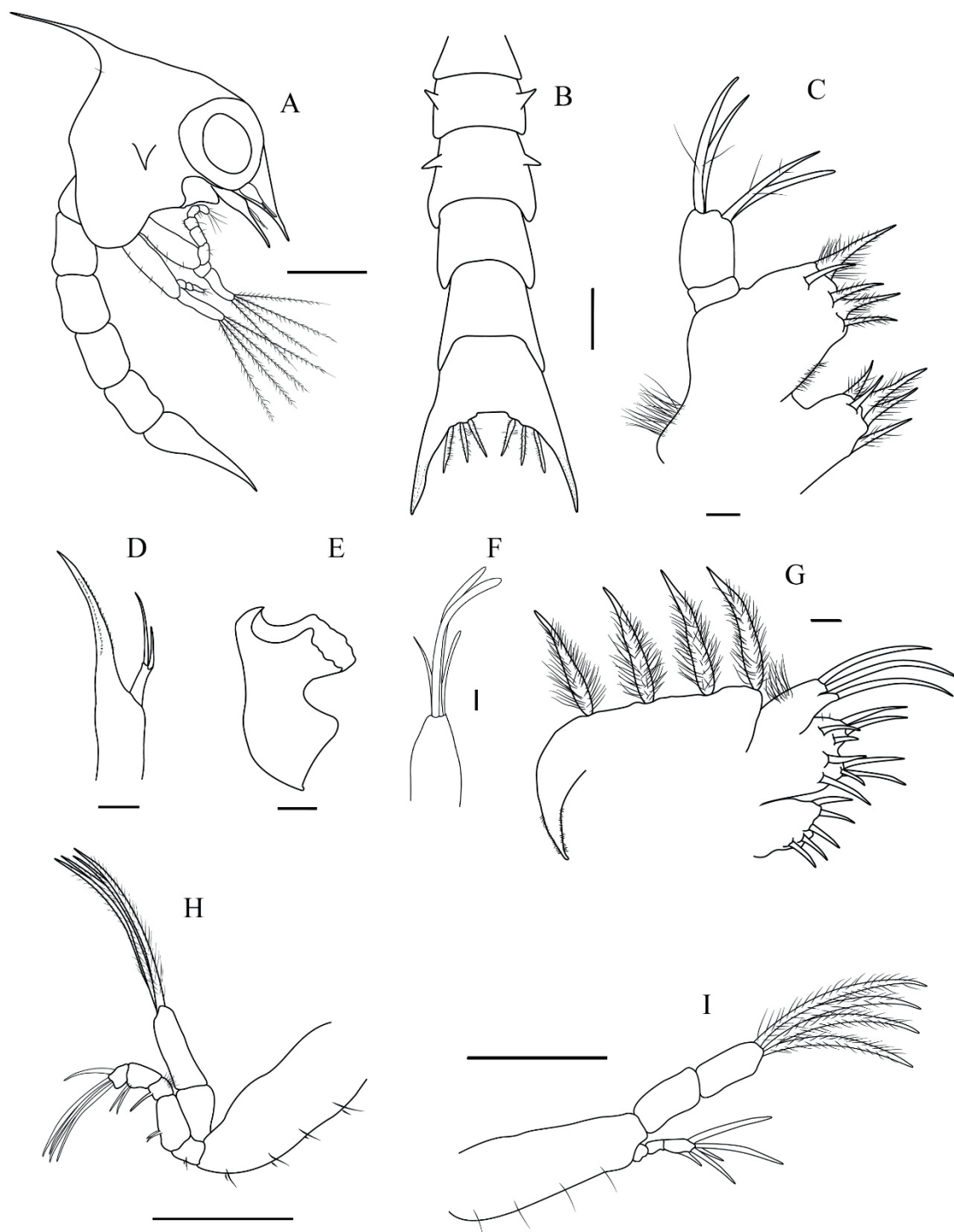


Figura 1. *Uca ornata* (Smith, 1870), Zoea I, A: Vista lateral (Escala = 100 μ m); B: Pleón (Escala = 80 μ m); C: Maxíla (Escala = 10 μ m); D: Antena (Escala = 10 μ m); E: Mandíbula; F: Antenula (Escala = 10 μ m); G: Maxila (Escala = 10 μ m); H: Maxilípodo 1 (Escala = 100 μ m); I: Maxilípodo 2 (Escala = 100 μ m).

DISCUSIÓN

El estudio de la morfología larval tiene múltiples aplicaciones, ya que permite evaluar diversidad, patrones reproductivos y de dispersión (Queiroga *et al.*, 1994), reclutamiento (Benetti *et al.*, 2007b), así como, líneas filogenéticas a través de caracteres primitivos o derivados (Hultgren & Stachowicz, 2008; Rice, 1980). De tal manera, el análisis taxonómico es esencial para la identificación de diferentes larvas, principalmente en especies congénéricas, ya que esta depende de pequeñas diferencias morfológicas. En este contexto, *U. ornata*, *U. maracoani* (Latreille, 1803) y *U. tangeri* (Eydoux, 1835) tienen etapas iniciales casi idénticas y se pueden distinguir fácilmente en etapas más avanzadas.

El cangrejo violinista *U. ornata* posee una larva típica de los braquiuros, con un caparazón globoso, espina dorsal, un rostro alargado y espinas laterales; estas últimas, pueden estar presentes en las especies del género *Uca*, como es el caso de *U. maracoani* y *U. tangeri* (Machado *et al.*, 2021; Mercedes, 2015) o pueden carecer de ellas como en *U. annulipes* (H. Milne Edwards, 1837) y *U. urvillei* (Ghory & Siddiqui, 2005), consecuentemente, no podrían considerarse un carácter distintivo para el género. En este contexto, la presencia de espinas laterales se considera como un carácter primitivo, partiendo de la premisa de la reducción de estructuras, tales como, espinas y setas que obedece a un patrón evolutivo avanzado.

El número de setas y estetascos en la anténula y la antena difieren de otras especies del mismo género (Ghory & Siddiqui, 2006); aunque, son iguales a *U. maracoani*. Mientras que, el número de setas del exopodo en la antena coincide con el de la mayoría de las especies del género (2 setas); no obstante, *U. tangeri* presenta 3 setas (Mercedes, 2015). El endito coxal y basal presentan el mismo número de setas que las demás especies de *Uca*, pero la especie análoga, *U. maracoani*, tiene 2 setas adicionales en su endito basal. Además, existen diferencias en las estructuras de la furca, donde *U. ornata* carece del par de espinas furcales laterales que está presente en *U. maracoani* y *U. tangeri* (Machado *et al.*, 2021; Rodríguez & Jones, 1993). Además, según Negreiros-Fransozo *et al.* (2009), otra característica de importancia para distinguir las diversas zoeas del género *Uca* es el número de setas en el lóbulo basal de la maxila y en el endópodo del primer maxilípodo (Tabla 1).

Los adultos de los cangrejos violinistas *U. maracoani* y *U. ornata*, son muy similares morfológicamente, ambos son violinistas de gran tamaño, que incluso habitan en ecosistemas similares, es decir, de espacios abiertos y sustratos lodosos (Machado *et al.*, 2021). Cabe recalcar que, ambas especies están estrechamente relacionadas a nivel filogenético (Crane, 1975) y a pesar de que su similitud en la etapa adulta es notoria, los estadios larvales difieren en sus características merísticas (número de espinas y setas).

Tabla 1. Comparación de las características morfológicas de la primera zoea del género *Uca*. (+) indica presencia de la característica; (-) indica ausencia de la característica descrita.

Especies	<i>U. tangeri</i>	<i>U. annulipes</i>	<i>U. urvillei</i>	<i>U. maracoani</i>	<i>U. ornata</i>
Referencias	Rodríguez & Jones (1993)	Ghory & Siddiqui (2005)	Ghory & Siddiqui (2005)	Negreiros-Fransozo <i>et al.</i> (2009)	Presente estudio
CEFALOTÓRAX					
LTC (mm)	0,4	0,56-0,75	0,48-0,59	0,39	0,37-0,4
Rostro	+	+	+	+	+
Espina Dorsal	+	+	+	+	+
Espinas laterales	+	-	-	+	+
ANTÉNULA					
Estetascos	2	2	2	3	3
Setas	1	1	1	1	1
ANTENA (setas)					
Exopodo	3	2	2	2	2

(Continúa Tabla 1)

(Continúa Tabla 1)

Especies	<i>U. tangeri</i>	<i>U. annulipes</i>	<i>U. urvillei</i>	<i>U. maracoani</i>	<i>U. ornata</i>
MAXÍLULA (setas)					
Endito coxal	5	4	5	5	5
Endito basal	5	4+1	5	7	5
Endopodo	4	4	4	4	4
MAXILA (setas)					
Endito coxal	4+5	3+3	3+3	3+3	3+3
Endito basal	3+4	5+3	5+4	5+5	4+5
Endopodo	2+1	3	3	2+1	2+1
Escafonagrito	4	3	3	4	4
MAXILÍPEDO I					
Base	2,2,3,3	8	9	3,2,3,1	2,2,2,2
Endopodo	2,2,1,2,5	2,2,1,2,5	2,2,1,2,5	2,2,1,2,5	2,2,1,2,5
MAXILÍPEDO II					
Base	1,1,1,1	4	4	1,1,1,1	1,1,1,1
Endopodo	0,0,5	0,0,2+2	0,0,2+2	0,0,3+2	0,0,5
TELSON					
Espinas externas	-	-	-	+	-
Setas internas	3+3	3+3	3+3	3+3	3+3

El número de setas, estetas y demás estructuras de *U. ornata* difieren de las demás especies del género *Uca*, especialmente de la especie análoga *U. maracoani* con la que está estrechamente relacionada, sugiriendo que las especies en su estado larval pueden ser usadas como una aproximación indirecta en la identificación y separación de especies adultas en lugares geográficos distintos.

Author contributions: CRediT (Contributor Roles Taxonomy)

JRV = John Ramos-Veliz

GVG = Gabriela Vergara-Grandes

Conceptualization: JRV, GVG

Data curation: GVG, JRV

Formal Analysis: JRV

Funding acquisition: JRV

Investigation: JRV, GVG

Methodology: JRV

Project administration: JRV

Resources: JRV, GVG

Software: JRV, GVG

Supervision: GVG

Validation: GVG

Visualization: JRV, GVG

Writing – original draft: JRV

Writing – review & editing: JRV, GVG

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anger, K., Montu, M., Bakker, C., & Fernandes, L.L. (1990). Larval development of *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Decapoda: Ocypodidae) reared in the laboratory. *Meeresforschung*, 32, 276–294.
- Benetti, A. S., Negreiros-Fransozo, M. L., & Costa, T. M. (2007a). Population and reproductive biology of the crab *Uca burgersi* (Crustacea: Ocypodidae) in three subtropical mangrove forests. *Revista de Biología Tropical*, 55, 55–70.
- Boltovskoy, D. (1981). Métodos de trabajo con el zooplancton marino. In *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino* (pp. 1–107). INIDEP Press.
- Butt, A. J., Alden, R. W., & Young, R. J. (1985). *Important Meroplankton of the Lower Chesapeake Bay and*

- Proposed Norfolk Disposal Site. II: Crustaceans and Ichthyoplankton* (Norfolk).
- Chatterjee, S., Mazumdar, D., & Chakraborty, S. K. (2014). Ecological role of fiddler crabs (*Uca* spp.) through bioturbatory activities in the coastal belt of East Midnapore, West Bengal, India. *Journal of the Marine Biological Association of India*, 56(2), 16–25.
- Chowdhury, S. (2013). Fiddler Crabs, Bioturbation and Ecosystem Engineering. In V. K. Gupta & A. K. Verma (Eds.), *Animal Diversity, Natural History and Conservation* (Vol. 2, pp. 181–192). Daya Publishing House.
- Christy, J. H. (2011). Timing of hatching and release of larvae by brachyuran crabs: Patterns, adaptive significance and control. *Integrative and Comparative Biology*, 51(1), 62–72.
- Clark, P. F., Calazans, D. K., & Pohle, G. W. (1998). Accuracy and standardization of brachyuran larval descriptions. *Invertebrate Reproduction and Development*, 33(2–3), 127–144.
- Crane, J. (1940). Eastern Pacific expeditions of the New York Zoological Society, XVIII. On the post-embryonic development of brachyuran crabs of the genus *Ocypode*. *Zoologica, Scientific Contribution of the New York Zoological Society*, 32, Part 2, 69–95.
- Crane, J. (1975). *Fiddler crabs of the world ocypodidae: genus Uca*. Princeton University Press.
- Crane, J. (2015). *Fiddler Crabs of the World ocypodidae: genus Uca* (Vol. 1276). Princeton Legacy Library.
- Dye, A. H., & Lasiak, T. A. (1986). Microbenthos, meiobenthos and fiddler crabs: trophic interactions in a tropical mangrove sediment. *Marine Ecology Progress Series*, 32, 259–264.
- Ghory, F. S., & Siddiqui, F. A. (2006). A comparative study of the first zoeal stage of *Uca urvillei* and *Uca annulipes* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) reared in the laboratory. *Urkish Journal of Zoology*, 30(2), 161–166.
- Hendrickx, M. E. (1995). Checklist of brachyura crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Bolletín de Institut Royal Des Sciences Naturelles De Belgique*, 65, 125–150.
- Hultgren, K. M., & Stachowicz, J. J. (2008). Molecular phylogeny of the brachyuran crab superfamily Majoidea indicates close congruence with trees based on larval morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48, 986–996.
- Kawaida, S., Nanjo, K., Kanai, T., Kohno, H., & Sano, M. (2017). Microhabitat differences in crab assemblage structures in a subtropical mangrove estuary on Iriomote Island, southern Japan. *Fisheries Science*, 83, 1007–1017.
- Koch, V., Wolff, M., & Diele, K. (2005). Comparative population dynamics of four fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*) from a North Brazilian mangrove ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 291, 177–188.
- Kristensen, E. (2008). Mangrove crabs as ecosystem engineers; with emphasis on sediment processes. *Journal of Sea Research*, 59, 30–43.
- Luque, J., Christy, J. H., Hendy, A. J. W., Rosenberg, M. S., Portell, R. W., Kerr, K. A., & Palmer, A. R. (2018). Quaternary intertidal and supratidal crabs (Decapoda, Brachyura) from tropical America and the systematic affinities of fossil fiddler crabs. *Journal of Systematic Palaeontology*, 16, 1037–1055.
- Machado, G. B. O., Gusmao, J. B., Marochi, M. Z., Abessa, D. M. S., & Costa, T. (2021). Population biology of the fiddler crab *Uca maracoani* (Crustacea, Ocypodidae) inhabiting an impacted mangrove area on the southern coast of São Paulo state, Brazil. *Nauplius*, 29, e2021013.
- Mercedes, R. (2015). Densidad poblacional del cangrejo violinista *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) (Brachyura: Ocypodidae) en la costa Atlántica del sur de España. José. *Chronica natura*, 34, 26–34.
- Moore, A. (2019). What is the role of ecosystem engineers in New England salt marshes a mesocosm study of the fiddler crab and the purple marsh crab. *General Wetland Science* 39, 371–379.
- Negreiros-Fransozo, M. L., Hirose, G. L., Fransozo, A., & Bolla, E. A. (2009). First zoeal stage and megalopa of *Uca (Uca) maracoani* (Decapoda: Brachyura), with comments on the larval morphology of south-american species of ocypodidae. *Journal of Crustacean Biology*, 29(3), 364–372.
- Pan, F., Xiao, K., Guo, Z., & Li, H. (2022). Effects of fiddler crab bioturbation on the geochemical migration and bioavailability of heavy metals in coastal wetlands. *Journal of Hazardous Materials*, 437, 129380.
- Penha-Lopes, G., Bartolini, F., Limbu, S., Cannicci, S., Kristensen, E., & Paula, J. (2009). Are fiddler crabs potentially useful ecosystem engineers in

- mangrove wastewater wetlands? *Marine Pollution Bulletin*, 58, 1694–1703.
- Perez, D. M., Rosenberg, M. S., & Pie, M. R. (2012). The evolution of waving displays in fiddler crabs (*Uca* spp., Crustacea: Ocypodidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 106, 307–315.
- Prahl, H. von, Ramos, G. E., & Ríos, R. (2011). The Crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) of the Pacific Coast of Colombia. *Revista de Ciencias*, 2, 23–35.
- Queiroga, H., Costlow, J., & Moreira, M. (1994). Larval abundance patterns of *Carcinus maenas* (Decapoda, Brachyura) in Canal de Mira (Ria de Aveiro, Portugal). *Marine Ecology Progress Series*, 111, 63–72.
- Reaney, L. T., & Backwell, P. R. Y. (2007). Temporal constraints and female preference for burrow width in the fiddler crab, *Uca mjoebergi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 1515–1521.
- Reinsel, K. A. (2004). Impact of fiddler crab foraging and tidal inundation on an intertidal sandflat: season-dependent effects in one tidal cycle. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 313, 1–17.
- Rice, A. L. (1980). Crab zoeal morphology and its bearing on the classification of the Brachyura. *The Transactions of the Zoological Society of London*, 35, 271–372.
- Rieger, P. J. (1996). Desenvolvimento larval de *Uca (Celuca) uruguayensis* Nobili, 1901 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Nauplius*, 4, 73–103.
- Rieger, P. J. (1998). Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) burgersi* Holthuis (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Revista Brasileira de Zoologia*, 15, 727–756.
- Rieger, P. J. (1999). Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) vocator* (Herbst, 1804) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Nauplius*, 7, 1–37.
- Rodriguez, A., & Jones, D. A. (1993). Larval Development of *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) (Decapoda: Ocypodidae) Reared in the Laboratory. *Journal of Crustacean Biology*, 13, 309.
- Rosenberg, M. S. (2019). A fresh look at the biodiversity lexicon for fiddler crabs (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). Part 1: Taxonomy. *Journal of Crustacean Biology*, 39, 729–738.
- Schuiteman, M., Pozo-Cajas, M., Dominguez-Granda, L., & Marin Jarrin, J. (2019). A description of *Ucides occidentalis* Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) zoea I. *Journal of Natural History*, 53, 1255–1261.
- Shanks, A. L., & Walters, K. (1997). Holoplankton, meroplankton, and meiofauna associated with marine snow. *Marine Ecology Progress Series*, 156, 75–86.
- Sharifian, S., Kamrani, E., & Saedi, H. (2020). Global biodiversity and biogeography of mangrove crabs: Temperature, the key driver of latitudinal gradients of species richness. *Journal of Thermal Biology*, 92, 102692.
- Tongununui, P., Kuriya, Y., Murata, M., Sawada, H., Araki, M., Nomura, M., Morioka, K., Ichie, T., Ikejima, K., & Adachi, K. (2021). Mangrove crab intestine and habitat sediment microbiomes cooperatively work on carbon and nitrogen cycling. *PLoS ONE*, 16, e0261654.
- Xie, T., Wang, A., Li, S., Cui, B., Bai, J., & Shao, D. (2022). Crab contributions as an ecosystem engineer to sediment turnover in the Yellow River Delta. *Frontiers in Marine Science*, 9, 1019176.
- Zhang, Y. C., & Shih, H. T. (2022). First zoeal stage of 15 species of fiddler crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from Taiwan. *Zoological Studies*, 61, 71.

Received December 28, 2023.

Accepted January 30, 2024.