

1 The Biologist (Lima), 2023, vol. 22 (1), XX-XX.

2 DOI: <https://doi.org/10.2403/rtb20242211697>

3

4 Este artículo es publicado por la revista The Biologist (Lima) de la Facultad de Ciencias Naturales y Matemática,
5 Universidad Nacional Federico Villarreal, Lima, Perú. Este es un artículo de acceso abierto, distribuido bajo los
6 términos de la licencia Creative Commons Atribución 4.0 Internacional (CC BY 4.0) [<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.es>] que permite el uso, distribución y reproducción en cualquier medio,
7 siempre que la obra original sea debidamente citada de su fuente original.
8



10

11 RESEARCH NOTE / NOTA CIENTÍFICA

12

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

15

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

18

19

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

21

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

23

24 ²Laboratorio de Investigación en Ecosistemas Acuáticos, Centro de Aguas y Desarrollo
25 Sustentable, Escuela Superior Politécnica del Litoral, Campus Gustavo Galindo, Km
26 30.5 vía perimetral. Guayaquil, Ecuador.

27

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

30

31 * Corresponding autor: lex_ramos92@outlook.es

32

33 John Ramos-Veliz: <https://orcid.org/0000-0002-9325-7256>

34

35 Gabriela Vergara-Grandes: <https://orcid.org/0000-0003-2128-3620>

36

37

38 **ABSTRACT**

39

40 Fiddler crabs are the most representative brachyurans in estuaries; they are within the
41 Ocypodidae family where males present strong sexual dimorphism due to a process called
42 heterochelation, they also have a great adaptive capacity from their larval stage, so studies
43 that cover part of the development of these organisms are necessary, *Uca ornata* (Smith,
44

45

46

47

48

36 1870) is a crab that has few ecological and taxonomic studies and the larval description
37 is a first step, for this, *U. ornata* larvae obtained in captivity were analyzed, where
38 diagrams of the first larval stage were made, including a description of the relevant
39 taxonomic characteristics with the aid of optical microscopy and microscope camera, the
40 results were compared with other species of fiddler crabs of the same genus, finding that
41 these characteristics allow these species to be differentiated even if they are from different
42 geographical areas.

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

44

45 **RESUMEN**

46 Los cangrejos violinistas son los braquiuros más representativos en los estuarios, están
47 dentro de la familia Ocypodidae donde los machos presentan un fuerte dimorfismo sexual
48 por un proceso llamado heteroquelación, también tienen una gran capacidad adaptiva
49 desde su etapa larval, por lo que son necesarios estudios que abarquen parte del desarrollo
50 de estos organismos, *Uca ornata* (Smith, 1870) es un cangrejo que tiene pocos estudios
51 ecológicos y taxonómicos y la descripción larval es un primer paso, para esto se
52 analizaron larvas de *U. ornata* obtenidas en cautiverio, donde se realizaron esquemas
53 sobre el primer estadio larval, incluyendo una descripción de las características
54 taxonómicas relevantes con ayuda de microscopía óptica y cámara para microscopio, los
55 resultados se compararon con otras especies de cangrejos violinistas del mismo género
56 encontrándose que dichas características permiten diferenciar a estas especies aunque
57 sean de áreas geográficas distintas.

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

60

61 **INTRODUCCIÓN**

62

63 Los cangrejos violinistas son los braquiuros más representativos de los ecosistemas
64 estuarinos, principalmente en zonas de manglar (Koch *et al.*, 2005; Benetti *et al.*, 2007),
65 donde se han adaptado a ambientes de aguas con alta turbidez y sustratos fangosos o
66 arcillosos (Kawaida *et al.*, 2017)(Kawaida *et al.*, 2017). Durante su etapa larval (zoea y
67 megalopa) son depredadores y presas del plancton (Butt *et al.*, 1985; Shanks & Walters,
68 1997), lo que les permite transferir energía a niveles tróficos superiores; mientras que, los
69 adultos son considerados ingenieros ecosistémicos debido a su capacidad para contribuir

70 a los procesos biogeoquímicos y la descomposición de sedimentos detritales a través de
71 la construcción de madrigueras y actividades alimenticias (Dye & Lasiak, 1986; Reinsel,
72 2004; Kristensen, 2008; Penha-Lopes *et al.*, 2009; Chowdhury, 2013; Chatterjee *et al.*,
73 2014; Moore, 2019; Tongununui *et al.*, 2021; Pan *et al.*, 2022; Xie *et al.*, 2022).

74

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

82

83 Los ciclos reproductivos de los cangrejos violinistas están fuertemente influenciados por
84 variables ambientales (temperatura, salinidad y régimen de precipitaciones), así como,
85 complejos rituales de apareamiento que consisten en movimientos específicos de la quela
86 mayor. En este contexto, existen diferencias comportamentales entre las especies de la
87 familia Ocypodidae; no obstante, los movimientos y duración de la exhibición ondulatoria
88 de las quelas son filogenéticamente relacionadas en *U. ornata* (Smith, 1870) y *U. stylifera*
89 (H. Milne Edwards, 1852) (Perez *et al.*, 2012), lo que indica semejanzas en la selección
90 sexual entre estas especies.

91

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

97

98 Las investigaciones taxonómicas sobre las larvas de braquiuros son limitadas en el
99 Pacífico, incluyendo especies de interés comercial, así como, familias ampliamente
100 distribuidas como Ocypodidae, teniendo contribuciones sobre *Uca* y *Ocypode* (Crane,
101 1940; Anger *et al.*, 1990; Rieger, 1998, 1999). En Ecuador, no se han realizado
102 investigaciones sobre este grupo, probablemente debido a la falta de conocimiento y de
103 interés hacia los crustáceos, a excepción de un estudio sobre de larvas del cangrejo rojo

104 de manglar *Ucides occidentalis* (Smith, 1870) (Schuiteman et al., 2019), que tiene
105 importancia socioeconómica.

106

107 Los ecosistemas estuarinos albergan una gran diversidad de braquiuros (Sharifian *et al.*,
108 2020) cuyos ciclos reproductivos están sujetos a las mismas condiciones ambientales, lo
109 que significa que, coexisten en el tiempo y en el espacio los estadíos larvarios de
110 diferentes especies. Consecuentemente, son necesarios estudios específicos orientados a
111 la diferenciación de cada una de ellas, con el objetivo de contar con una herramienta fuerte
112 y más completa para el manejo y conservación de los manglares, que permita el
113 mantenimiento de sus funciones ecosistémicas y la sostenibilidad de los recursos
114 explotables. El objetivo del presente trabajo fue describir a la primera zoea del cangrejo
115 violinista *U. ornata* (Decapoda, Ocypodidae).

116

117 **MATERIALES Y MÉTODOS**

118

119 Una hembra de *U. ornata* fue obtenida como parte de pesca artesanal en Posorja-Ecuador
120 (2°42'39"S 80°14'32"W). La hembra fue mantenida en una pecera con aireación
121 constante, fotoperiodo natural y bajo condiciones ambientales similares a las del medio
122 (28.0 °C - 32 UPS) hasta la eclosión. Posterior a la eclosión, las larvas que mostraron
123 natación activa fueron preservadas con formol neutralizado al 4 % (Boltovskoy, 1981).
124 La descripción taxonómica se realizó tomando como referencia el trabajo propuesto por
125 Clark *et al.* (1998), para lo cual, las muestras fueron hidratadas mediante una solución de
126 etanol con glicerina por un lapso de 36 h, y se realizaron montajes para la observación
127 morfológica de las estructuras internas, así como, disecciones de los apéndices cefálicos
128 con un microscopio binocular OLIMPUS CX41 y una cámara digital NIKON DS-Fi3.
129 Las mediciones de las estructuras se realizaron siguiendo lo propuesto por Zhang & Shih
130 (2022). Los esquemas se realizaron con papel calco para su posterior digitalización y
131 corrección en *Adobe Illustrator* 2020. La terminología usada en las descripciones se basó
132 en los trabajos de (Rieger, 1996, 1998; Negreiros-Fransozo *et al.*, 2009).

133

134 **Aspectos éticos:** Los autores declaran que no existe conflicto de interés y conflicto de
135 ética con respecto a este trabajo.

136

137 **RESULTADOS**

138

139 **Mediciones, 17 larvas:** Longitud del rostro $0,17 \pm 0,018 \mu\text{m}$, longitud espina dorsal: $0,14$
140 $\pm 0,010 \mu\text{m}$, longitud cefalotórax: $0,33 \pm 0,017 \mu\text{m}$, longitud rostro-dorsal: $0,62 \pm 0,017$
141 μm

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

145 **Anténula (A1):** Unirrámica con endopodo ausente; 3 estetas terminales y 1 seta simple
146 terminal (Fig. 1F).

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

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

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

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

164 **Primer maxilípedo (Mxp1):** Coxa sin setas, base con setas simples en el margen interno,
165 distribuidas en 2+2+2+2. Endipodito con 5 segmentos, con setas distribuidas en
166 2,2,1,2,4+1 (4 setas terminales y una seta fuerte). La parte externa de tercer segmento del
167 endopodito presenta un penacho de sétulas. Exopodito unisegmentado con 4 setas
168 natatorias plumosas de posición ventral (Fig. 1H).

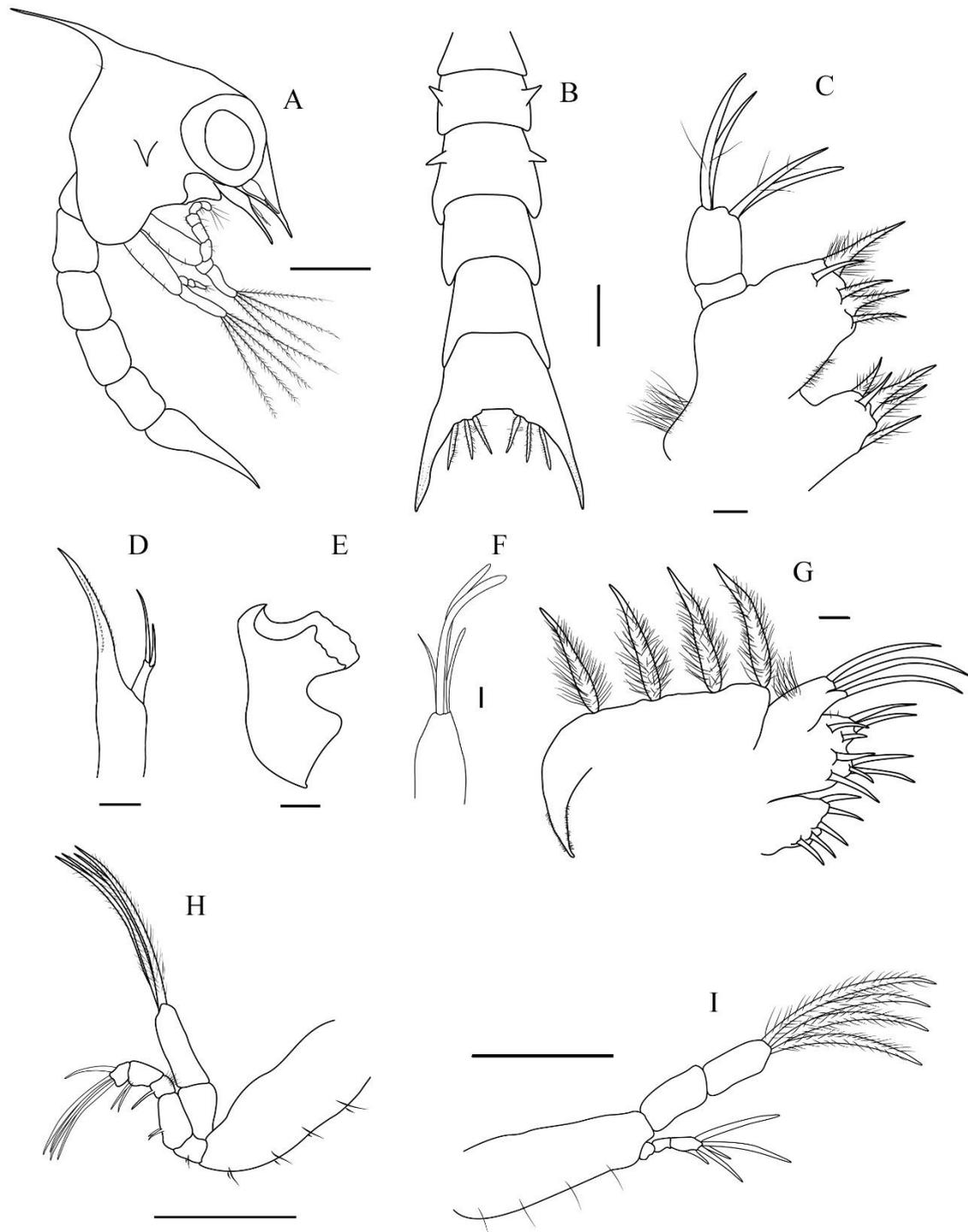
169 **Segundo maxilípedo (Mxp2):** Endito basal con 4 setas simples distribuidas en 1+1+1+1.
170 Endopodito trisegmentado, con 5 setas en el último segmento (2 setas simples largas, 1
171 seta simple corta en la porción distal del último segmento, 1 seta subterminal larga con

172 espínulas y 1 seta simple subterminal corta). Exopodito bisegmentado con setas plumosas
173 (Fig. 1I).

174 **Pleón:** con 5 pleomeros más telson, somitos sin apéndices. Parte media de los segmentos
175 2 y 3 con un par de procesos dorsolaterales; tercer segmento más ancho que el cuarto;
176 quinto segmento más largo y angosto que el resto de pleomeros (Fig. 1B).

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

ASAP



180 **Figura 1.** *Uca ornata* (Smith, 1870), Zoea I, A: Vista lateral (Escala = 100 μ m); B: Pleón
 181 (Escala = 80 μ m); C: Maxílula (Escala = 10 μ m); D: Antena (Escala = 10 μ m); E:
 182 Mandíbula; F: Antenula (Escala = 10 μ m); G: Maxila (Escala = 10 μ m); H: Maxilípodo
 183 1 (Escala = 100 μ m); I: Maxilípodo 2 (Escala = 100 μ m).
 184
 185

186 DISCUSIÓN

187

188 El estudio de la morfología larval tiene múltiples aplicaciones, ya que permite evaluar
189 diversidad, patrones reproductivos y de dispersión (Queiroga *et al.*, 1994), reclutamiento
190 (Benetti *et al.*, 2007b), así como, líneas filogenéticas a través de caracteres primitivos o
191 derivados (Hultgren & Stachowicz, 2008; Rice, 1980). De tal manera, el análisis
192 taxonómico es esencial para la identificación de diferentes larvas, principalmente en
193 especies congénicas, ya que esta depende de pequeñas diferencias morfológicas. En este
194 contexto, *U. ornata*, *U. maracoani* (Latreille, 1803) y *U. tangeri* (Eydoux, 1835) tienen
195 etapas iniciales casi idénticas y se pueden distinguir fácilmente en etapas más avanzadas.
196 El cangrejo violinista *U. ornata* posee una larva típica de los braquiuros, con un caparazón
197 globoso, espina dorsal, un rostro alargado y espinas laterales; estas últimas, pueden estar
198 presentes en las especies del género *Uca*, como es el caso de *U. maracoani* y *U. tangeri*
199 (Machado *et al.*, 2021; Mercedes, 2015) o pueden carecer de ellas como en *U. annulipes*
200 (H. Milne Edwards, 1837) y *U. urvillei* (Ghory & Siddiqi, 2005), consecuentemente, no
201 podrían considerarse un carácter distintivo para el género. En este contexto, la presencia
202 de espinas laterales se considera como un carácter primitivo, partiendo de la premisa de
203 la reducción de estructuras, tales como, espinas y setas que obedece a un patrón evolutivo
204 avanzado.

205

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

218

219 Los adultos de los cangrejos violinistas *U. maracoani* y *U. ornata*, son muy similares
 220 morfológicamente, ambos son violinistas de gran tamaño, que incluso habitan en
 221 ecosistemas similares, es decir, de espacios abiertos y sustratos lodosos (Machado *et al.*,
 222 2021). Cabe recalcar que, ambas especies están estrechamente relacionadas a nivel
 223 filogenético (Crane, 1975) y a pesar de que su similitud en la etapa adulta es notoria, los
 224 estadíos larvales difieren en sus características merísticas (número de espinas y setas).

225
 226 **Tabla 1.** Comparación de las características morfológicas de la primera zoea del género
 227 *Uca*. (+) indica presencia de la característica; (-) indica ausencia de la característica
 228 descrita.

Especies	<i>U. tangeri</i>	<i>U. annulipes</i>	<i>U. urvillei</i>	<i>U. maracoani</i>	<i>U. ornata</i>
Referencias	Rodriguez & 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
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
Escafonagtito	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	3+3	3+3	3+3	3+3	

Especies	<i>U. tangeri</i>	<i>U. annulipes</i>	<i>U. urvillei</i>	<i>U. maracoani</i>	<i>U. ornata</i>
internas					3+3

229

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

235

236 **Author contributions: CRediT (Contributor Roles Taxonomy)**

237 JRV = John Ramos-Veliz

238 GVG = Gabriela Vergara-Grandes

239

Conceptualization: JRV, GVG

Data curation: GVG, JRV

Formal Analysis: JRV

Funding acquisition: JRV

Investigation: JRV, GVG

Methodology: JRV

Project administration: JRV

Resources: JRV

Software: JRV, GVG

Supervision: GVG

Validation: GVG

Visualization: JRV, GVG

Writing – original draft: JRV

Writing – review & editing: JRV, GVG

240

241 **Referencias bibliográficas**

242

243 Anger, K., Montu, M., Bakker, C., & Fernandes, L.L. (1990). Larval development of *Uca*
 244 *thayeri* Rathbun, 1900 (Decapoda: Ocypodidae) reared in the laboratory.
 245 *Meeresforschung*, 32, 276–294.

246 Benetti, A. S., Negreiros-Franozo, M. L., & Costa, T. M. (2007a). Population and
 247 reproductive biology of the crab *Uca burgersi* (Crustacea: Ocypodidae) in three
 248 subtropical mangrove forests. *Revista de Biología Tropical*, 55, 55–70.

- 249 Boltovskoy, D. (1981). Métodos de trabajo con el zooplancton marino. In *Atlas del*
250 *zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton*
251 *marino* (pp. 1–107). INIDEP Press.
- 252 Butt, A. J., Alden, R. W., & Young, R. J. (1985). *Important Meroplankton of the Lower*
253 *Chesapeake Bay and Proposed Norfolk Disposal Site. II: Crustaceans and*
254 *Ichthyoplankton* (Norfolk).
- 255 Chatterjee, S., Mazumdar, D., & Chakraborty, S. K. (2014). Ecological role of fiddler
256 crabs (*Uca* spp.) through bioturbatory activities in the coastal belt of East
257 Midnapore, West Bengal, India. *Journal of the Marine Biological Association of*
258 *India*, 56(2), 16–25.
- 259 Chowdhury, S. (2013). Fiddler Crabs, Bioturbation and Ecosystem Engineering. In V. K.
260 Gupta & A. K. Verma (Eds.), *Animal Diversity, Natural History and Conservation*
261 (Vol. 2, pp. 181–192). Daya Publishing House.
- 262 Christy, J. H. (2011). Timing of hatching and release of larvae by brachyuran crabs:
263 Patterns, adaptive significance and control. *Integrative and Comparative Biology*,
264 51(1), 62–72.
- 265 Clark, P. F., Calazans, D. K., & Pohle, G. W. (1998). Accuracy and standardization of
266 brachyuran larval descriptions. *Invertebrate Reproduction and Development*, 33(2–
267 3), 127–144.
- 268 Crane, J. (1940). Eastern Pacific expeditions of the New York Zoological Society, XVIII.
269 On the post-embryonic development of brachyuran crabs of the genus *Ocypode*.
270 *Zoologica, Scientific Contribution of the New York Zoological Society*, 32, Part 2,
271 69–95.
- 272 Crane, J. (1975). *Fiddler crabs of the world ocypodidae: genus Uca*. Princeton University
273 Press.
- 274 Crane, J. (2015). *Fiddler Crabs of the World ocypodidae: genus Uca* (Vol. 1276).
275 Princeton Legacy Library.
- 276 Dye, A. H., & Lasiak, T. A. (1986). Microbenthos, meiobenthos and fiddler crabs: trophic
277 interactions in a tropical mangrove sediment. *Marine Ecology Progress Series*, 32,
278 259–264.
- 279 Ghory, F. S., & Siddiqui, F. A. (2006). A comparative study of the first zoeal stage of
280 *Uca urvillei* and *Uca annulipes* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) reared in the
281 laboratory. *Urkish Journal of Zoology*, 30(2), 161–166.

- 282 Hendrickx, M. E. (1995). Checklist of brachyura crabs (Crustacea: Decapoda) from the
283 eastern tropical Pacific. *Bolletín de Institut Royal Des Sciences Naturelles De*
284 *Belgique*, 65, 125–150.
- 285 Hultgren, K. M., & Stachowicz, J. J. (2008). Molecular phylogeny of the brachyuran crab
286 superfamily Majoidea indicates close congruence with trees based on larval
287 morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48, 986–996.
- 288 Kawaida, S., Nanjo, K., Kanai, T., Kohno, H., & Sano, M. (2017). Microhabitat
289 differences in crab assemblage structures in a subtropical mangrove estuary on
290 Iriomote Island, southern Japan. *Fisheries Science*, 83, 1007–1017.
- 291 Koch, V., Wolff, M., & Diele, K. (2005). Comparative population dynamics of four
292 fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*) from a North Brazilian mangrove ecosystem.
293 *Marine Ecology Progress Series*, 291, 177–188.
- 294 Kristensen, E. (2008). Mangrove crabs as ecosystem engineers; with emphasis on
295 sediment processes. *Journal of Sea Research*, 59, 30–43.
- 296 Luque, J., Christy, J. H., Hendy, A. J. W., Rosenberg, M. S., Portell, R. W., Kerr, K. A.,
297 & Palmer, A. R. (2018). Quaternary intertidal and supratidal crabs (Decapoda,
298 Brachyura) from tropical America and the systematic affinities of fossil fiddler
299 crabs. *Journal of Systematic Palaeontology*, 16, 1037–1055.
- 300 Machado, G. B. O., Gusmao, J. B., Marochi, M. Z., Abessa, D. M. S., & Costa, T. (2021).
301 Population biology of the fiddler crab *Uca maracoani* (Crustacea, Ocypodidae)
302 inhabiting an impacted mangrove area on the southern coast of São Paulo state,
303 Brazil. *Nauplius*, 29, e2021013.
- 304 Mercedes, R. (2015). *Densidad poblacional del cangrejo violinista Uca tangeri (Eydoux,*
305 *1835) (Brachyura: Ocypodidae) en la costa Atlántica del sur de España. José.*
306 *Chronica natura* 34, 26–34.
- 307 Moore, A. (2019). What is the role of ecosystem engineers in New England salt marshes
308 a mesocosm study of the fiddler crab and the purple marsh crab. *General Wetland*
309 *Science* 39, 371–379.
- 310 Negreiros-Fransozo, M. L., Hirose, G. L., Fransozo, A., & Bolla, E. A. (2009). First zoeal
311 stage and megalopa of *Uca (Uca) maracoani* (Decapoda: Brachyura), with
312 comments on the larval morphology of south-american species of ocypodidae.
313 *Journal of Crustacean Biology*, 29(3), 364–372.

- 314 Pan, F., Xiao, K., Guo, Z., & Li, H. (2022). Effects of fiddler crab bioturbation on the
315 geochemical migration and bioavailability of heavy metals in coastal wetlands.
316 *Journal of Hazardous Materials*, 437, 129380.
- 317 Penha-Lopes, G., Bartolini, F., Limbu, S., Cannicci, S., Kristensen, E., & Paula, J. (2009).
318 Are fiddler crabs potentially useful ecosystem engineers in mangrove wastewater
319 wetlands? *Marine Pollution Bulletin*, 58, 1694–1703.
- 320 Perez, D. M., Rosenberg, M. S., & Pie, M. R. (2012). The evolution of waving displays
321 in fiddler crabs (*Uca* spp., Crustacea: Ocypodidae). *Biological Journal of the*
322 *Linnean Society*, 106, 307–315.
- 323 Prah, H. von, Ramos, G. E., & Ríos, R. (2011). The Crabs (Crustacea: Decapoda:
324 Brachyura) of the Pacific Coast of Colombia. *Revista de Ciencias*, 2, 23–35.
- 325 Queiroga, H., Costlow, J., & Moreira, M. (1994). Larval abundance patterns of *Carcinus*
326 *maenas* (Decapoda, Brachyura) in Canal de Mira (Ria de Aveiro, Portugal). *Marine*
327 *Ecology Progress Series*, 111, 63–72.
- 328 Reaney, L. T., & Backwell, P. R. Y. (2007). Temporal constraints and female preference
329 for burrow width in the fiddler crab, *Uca mjoebergi*. *Behavioral Ecology and*
330 *Sociobiology*, 61, 1515–1521.
- 331 Reinsel, K. A. (2004). Impact of fiddler crab foraging and tidal inundation on an intertidal
332 sandflat: season-dependent effects in one tidal cycle. *Journal of Experimental*
333 *Marine Biology and Ecology*, 313, 1–17.
- 334 Rice, A. L. (1980). Crab zoeal morphology and its bearing on the classification of the
335 Brachyura. *The Transactions of the Zoological Society of London*, 35, 271–372.
- 336 Rieger, P. J. (1996). Desenvolvimento larval de *Uca (Celuca) uruguayensis* Nobili, 1901
337 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Nauplius*, 4, 73–103.
- 338 Rieger, P. J. (1998). Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) burgersi* Holthuis
339 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Revista Brasileira de Zoologia*,
340 15, 727–756.
- 341 Rieger, P. J. (1999). Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) vocator* (Herbst, 1804)
342 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Nauplius*, 7, 1–37.
- 343 Rodriguez, A., & Jones, D. A. (1993). Larval Development of *Uca tangeri* (Eydoux,
344 1835) (Decapoda: Ocypodidae) Reared in the Laboratory. *Journal of Crustacean*
345 *Biology*, 13, 309.

346 Rosenberg, M. S. (2019). A fresh look at the biodiversity lexicon for fiddler crabs
347 (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). Part 1: Taxonomy. *Journal of Crustacean*
348 *Biology*, 39, 729–738.

349 Schuiteman, M., Pozo-Cajas, M., Dominguez-Granda, L., & Marin Jarrin, J. (2019). A
350 description of *Ucides occidentalis* Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda:
351 Ocypodidae) zoea I. *Journal of Natural History*, 53, 1255–1261.

352 Shanks, A. L., & Walters, K. (1997). Holoplankton, meroplankton, and meiofauna
353 associated with marine snow. *Marine Ecology Progress Series*, 156, 75–86.

354 Sharifian, S., Kamrani, E., & Saeedi, H. (2020). Global biodiversity and biogeography of
355 mangrove crabs: Temperature, the key driver of latitudinal gradients of species
356 richness. *Journal of Thermal Biology*, 92, 102692.

357 Tongununui, P., Kuriya, Y., Murata, M., Sawada, H., Araki, M., Nomura, M., Morioka,
358 K., Ichie, T., Ikejima, K., & Adachi, K. (2021). Mangrove crab intestine and habitat
359 sediment microbiomes cooperatively work on carbon and nitrogen cycling. *PLoS*
360 *ONE*, 16, e0261654.

361 Xie, T., Wang, A., Li, S., Cui, B., Bai, J., & Shao, D. (2022). Crab contributions as an
362 ecosystem engineer to sediment turnover in the Yellow River Delta. *Frontiers in*
363 *Marine Science*, 9, 1019176.

364 Zhang, Y. C., & Shih, H. T. (2022). First zoeal stage of 15 species of fiddler crabs
365 (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from Taiwan. *Zoological Studies*, 61, 71.

366 Received December 28, 2023.

367 Accepted January 30, 2024.

368