The Biologist (Lima), 2026, vol. 24(2), XX-XX.

DOI: https://doi.org/10.62430/rtb20262422233

Este artículo es publicado por la revista The Biologist (Lima), de la Facultad de Ciencias Naturales y Matemática de la Universidad Nacional Federico Villarreal, Lima, Perú. Este es un artículo de acceso abierto, distribuido bajo los 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, la distribución y la reproducción en cualquier medio, siempre que la obra original sea debidamente citada como su fuente original.

ORIGINAL ARTICLE / ARTÍCULO ORIGINAL

MORPHOLOGICAL DESCRIPTION OF THE FIRST LARVAL STAGE OF UCA *(PETRUCA) PANAMENSIS* STIMPSON, 1859 (BRACHYURA: OCYPODIDAE)

DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA DEL PRIMER ESTADIO LARVAL DE *UCA (PETRUCA) PANAMENSIS* STIMPSON, 1859 (BRACHYURA: OCYPODIDAE)

John Ramos-Veliz[1,2,4], Jordy Soledispa-Macías[2], Grace Cáceres-Lucio[2] & Gabriela Vergara[3]

[1] Laboratorio de Investigación en Ecosistemas Acuáticos, Centro de Agua y Desarrollo Sustentable, Escuela Superior Politécnica del Litoral, Campus Gustavo Galindo, km 30.5 vía Perimetral. Guayaquil, Ecuador.

[2] CALAPPA, Investigando Invertebrados Acuáticos, Guayaquil, Ecuador.

[3] Conservation International Ecuador, Monitoring and Evaluation, Guayaquil, Ecuador.

[4] Universidad Agraria del Ecuador. Av. 25 de Julio y Pío Jaramillo, Guayaquil, Ecuador.

*Corresponding author: jarv2792@gmail.com

Titulillo: Description of the larva of *Petruca panamensis*

Ramos-Veliz *et al.*

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

Jordy Soledispa-Macias: https://orcid.org/0000-0002-9165-9163

Grace Cáceres-Lucio: https://orcid.org/0009-0008-7310-5459

ASAP

Gabriela Vergara: https://orcid.org/0000-0003-2128-3620

ABSTRACT

Uca (Petruca) panamensis (Stimpson, 1859) is a fiddler crab characteristic of rocky habitats in the Tropical Eastern Pacific, whose larval morphology has remained unknown. This study provides the first description of the first zoeal stage (Zoea I) and compares its morphological characters with those reported for species of the genera *Minuca* and *Leptuca*. We based the description on 16 larvae obtained from an ovigerous female maintained under controlled conditions. The larva had a globose carapace with two dorsal setae, posterolateral faveolate ornamentation, a rostral spine about twice as long as the dorsal spine, and a telson without lateral spines. Morphological comparisons revealed numerous similarities with species of *Minuca* and *Leptuca*, particularly in the mouthparts, although differences were observed in the setal formulae of the maxillipeds. These findings provide diagnostic characters for the identification of *P. panamensis* larvae in zooplankton samples and suggest a marked conservation of larval traits within the family Ocypodidae.

Keywords: Biodiversity – Mangrove crabs – Ocypodidae – Taxonomy – Zooplankton

RESUMEN

Uca (Petruca) panamensis (Stimpson, 1859) es un cangrejo violinista característico de ambientes rocosos del Pacífico Oriental Tropical, cuya morfología larval era desconocida. El presente estudio describe por primera vez la Zoea I de la especie y compara sus caracteres morfológicos con los reportados para especies de los géneros *Minuca* y *Leptuca*. La descripción se realizó a partir de 16 larvas obtenidas de una hembra grávida mantenida en condiciones controladas. La larva presentó un caparazón globoso con dos setas dorsales, ornamentación posterolateral faveolada, una espina rostral aproximadamente dos veces más larga que la espina dorsal y un telson sin espinas externas. La comparación morfológica evidenció numerosas similitudes con especies de *Minuca* y *Leptuca*, especialmente en las piezas bucales, aunque se observaron diferencias en las fórmulas setales de los maxilípedos. Los resultados aportan caracteres diagnósticos

ASAP

para la identificación de *P. panamensis* en muestras de zooplancton y sugieren una marcada conservación de los rasgos larvales dentro de la familia Ocypodidae.

Palabras clave: Biodiversidad – Cangrejos de manglar – Ocypodidae – Taxonomía – Zooplancton

INTRODUCCIÓN

Los cangrejos violinistas pertenecen a la familia Ocypodidae y comprenden alrededor de 105 especies, que están distribuidas en regiones templadas y tropicales a nivel mundial (Spani *et al*., 2019; Rosenberg, 2020). La característica de este grupo es su marcada heteroquelación en los machos, que se debe a una asimetría en los quelípedos, donde la quela mayor está estrechamente ligada al cortejo y la defensa (Vieira *et al.*, 2020), mientras que, la menor se asocia a la alimentación (Levinton, 2016). Además, las especies de cangrejos violinistas han sido consideradas como bioingenieros de ecosistemas debido a los procesos de bioturbación, dinámica sedimentaria y procesos geoquímicos generados por la construcción de sus madrigueras (Ramos-Veliz *et al*., 2022; Xiao *et al.,* 2024).

De todos los cangrejos violinistas, *Petruca panamensis* (Stimpson, 1859) es la única especie que habita predominantemente ambientes intermareales rocosos. Esta especialización está asociada a adaptaciones morfológicas particulares, entre ellas un caparazón más plano que el de otros cangrejos violinistas y un mechón de setas finas en la punta de la quela menor, estructura que utiliza para raspar las superficies rocosas y alimentarse de las algas que crecen sobre ellas (Crane, 1975; Von Prahl & Guhl, 1979; Prahl, 1986; Takeda & Murai, 2003).

Originalmente, *P. panamensis* fue incluida en el género *Gelasimus* (Linnaeus, 1758). Posteriormente, caracteres morfológicos como el ancho de la frente llevaron a su reasignación al género *Minuca* (Crane, 1975). Más tarde, con base en análisis cladísticos simples sustentados en caracteres morfológicos, algunas especies fueron transferidas de *Minuca* a *Leptuca* Bott, 1973, entre ellas *P. panamensis*, debido a características como la armadura orbital, el tamaño corporal y la presencia de menos de dos estrías en el caparazón (Beinlich & von Hagen, 2006). Finalmente, la combinación de rasgos morfológicos distintivos y evidencia molecular condujo a la creación del género *Petruca* (Shih *et al*., 2015), que actualmente comprende una única especie, *P. panamensis*.

ASAP

Los análisis morfológicos han sido fundamentales para la clasificación de los cangrejos y la delimitación de sus relaciones filogenéticas (Beinlich & von Hagen, 2006; Tsang *et al*., 2014; Spiridonov, 2020). Debido a la dificultad de identificar estas larvas en muestras planctónicas, las descripciones larvales constituyen una herramienta clave para investigaciones sobre dispersión, ecología y sistemática (Charles *et al*., 2024; Hultgren & Stachowicz, 2008; Pontón-Cevallos *et al.,* 2021). Además, los caracteres larvales pueden complementar las hipótesis taxonómicas basadas en la morfología de los adultos e incluso contribuir a corregir interpretaciones erróneas sobre las relaciones entre grupos (Rice, 1980; Anger, 2006). Asimismo, la falta de información sobre estas etapas tempranas dificulta la identificación precisa de las especies y limita el establecimiento de áreas prioritarias para su conservación (De Lima *et al*., 2022).

En ecosistemas intermareales del Pacífico Oriental Tropical, *P. panamensis* coexiste con otras especies de cangrejos braquiuros cuyas larvas forman parte del zooplancton. Esta coexistencia dificulta la identificación específica de los primeros estadios de desarrollo, por lo que conocer la morfología larval de *P. panamensis* resulta fundamental para discriminarla de especies simpátricas y comprender sus patrones de dispersión y reclutamiento. Estudios comparativos han demostrado que las diferencias morfológicas entre larvas pueden distinguir géneros y evidencian el valor taxonómico de los caracteres larvales (Cházaro-Olvera, 2013; Cuesta & Anger, 2001). En este contexto, dado que los adultos de *P. panamensis* presentan características morfológicas que los distinguen de los géneros *Minuca* y *Leptuca*, se plantea la hipótesis de que estas diferencias también se expresan durante la etapa larval mediante la presencia de rasgos diagnósticos que permitan su identificación.

A pesar de su singularidad ecológica y taxonómica, hasta la fecha no se dispone de descripciones detalladas de los estadios larvales de *P. panamensis*, limitando su identificación en estudios planctónicos y ecológicos. Por lo tanto, el presente estudio pretende realizar una descripción morfológica de la Zoea I de *P. panamensis* comparándola con descripciones disponibles de otros géneros de cangrejos violinistas, con la finalidad de definir caracteres diagnósticos que permitan su identificación aportando información relevante para estudios ecológicos y de conservación.

ASAP

MATERIALES Y MÉTODOS

Se obtuvo una hembra grávida de *P. panamensis* mediante pesca artesanal en los alrededores del puerto pesquero de Anconcito (Provincia de Santa Elena, Ecuador). El ejemplar fue mantenido en condiciones controladas siguiendo la metodología de Ramos-Veliz & Vergara (2024), en un recipiente con agua de mar a 28 °C y salinidad de 32 UPS. Tras la eclosión de los huevos, se seleccionaron 16 larvas correspondientes al primer estadio (Zoea I) para su análisis morfológico.

Las observaciones se realizaron utilizando un microscopio Olympus CX41 equipado con una cámara Nikon DS-Fi3. La descripción morfológica siguió las recomendaciones de estandarización para larvas de Malacostraca propuestas por Clark *et al.* (1998). Se examinaron las estructuras diagnósticas de la Zoea I, incluyendo caparazón, anténula, antena, mandíbula, maxílula, maxila, maxilípedos I y II, abdomen y telson. Los apéndices fueron descritos mediante fórmulas setales, donde los segmentos se separaron mediante comas y las setas presentes dentro de un mismo segmento mediante el signo "+". Las mediciones del caparazón siguieron los criterios de Zhang & Shih (2022), registrándose la longitud del caparazón (LC), longitud de la espina dorsal (LED), longitud de la espina rostral (LER) y longitud rostro-dorsal (LRD). Las imágenes fueron obtenidas con el software NIS-Elements y posteriormente editadas en Adobe Illustrator CC 2015 y Photopea.

Para comparar la morfología larval de *P. panamensis* con especies descritas de los géneros *Minuca* y *Leptuca*, se construyó una matriz de caracteres utilizando información publicada para la Zoea I de cada especie. La matriz incluyó caracteres merísticos y morfológicos correspondientes al número de setas dorsales del caparazón, número de estetascos y setas de la anténula, setación de la antena, maxílula, maxila, maxilípedos I y II, así como la presencia de espinas externas y el número de setas internas del telson. Los caracteres fueron codificados numéricamente a partir de los estados observados en cada especie y organizados en una matriz comparativa de similitud.

La similitud entre especies se estimó mediante el coeficiente de Gower, debido a que permite comparar simultáneamente variables morfológicas expresadas como conteos y estados discretos con diferentes rangos de variación. A partir de la matriz de similitud obtenida se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico utilizando el método UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean), con el fin de identificar patrones

ASAP

de afinidad morfológica entre especies. Todos los análisis fueron realizados en el programa PAST (PAleontological STatistics), y los resultados fueron representados mediante un dendrograma de similitud.

Aspectos éticos: Los autores declaran que no existe conflicto de intereses y el presente trabajo fue realizado bajo el código de ética pertinente y alineado a la autorización MAATE-ARSFC-2023-3448.

RESULTADOS

Las larvas de *P. panamensis* correspondieron al primer estadio zoeal (Zoea I) y presentaron una longitud media del caparazón (LC) de 3,73 ± 0,06 mm. La longitud media de la espina dorsal (LED) fue de 0,82 ± 0,03 mm, mientras que la espina rostral (LER) alcanzó una longitud media de 1,62 ± 0,06 mm, aproximadamente el doble de la espina dorsal. La longitud rostro-dorsal (LRD) presentó una media de 6,02 ± 0,20 mm (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen de mediciones del caparazón del primer estadio larval de *Petruca panamensis*. LC. Largo del caparazón; LED. Largo de la espina dorsal; LER. Largo de la espina rostral o rostro; LRD. Largo rostro-dorsal.

Mediciones	LC	LED	LER	LRD
Mínimo (mm)	3,67	0,76	1,50	5,76
Máximo (mm)	3,89	0,86	1,70	6,61
Media (mm)	3,73	0,82	1,62	6,02
Desviación Estándar	0,06	0,03	0,06	0,20

Descripción de la larva

Caparazón: Globoso con ornamentación tipo faveolada en la región posterolateral, sin espinas laterales y un par de pequeñas setas anterodorsales, la longitud de la espina rostral es aproximadamente dos veces más larga que la espina dorsal (Fig. 1D).

Anténula: Unirrámea, provista de dos estetascos y dos setas terminales de longitud similar (Fig. 1B).

Antena: Constituida por un protopodito alargado con dos hileras de espinas en el margen ventral; exópodo reducido con dos setas largas apicales y dos espinas cortas (Fig. 1C).

Mandíbula: Robusta y sin palpo mandibular (Fig. 1A).

ASAP

Maxílula: Endito coxal con tres setas plumosas y dos simples una en el margen distal; Endito basal con tres setas simples delgadas y dos setas plumosas robustas; endópodo con cuatro setas distales (Fig. 1F).

Maxila: Endito coxal bilobulado con seis setas simples; endito basal con ocho setas ligeramente plumosas; endópodo con tres setas dispuestas en fórmula 2+1; escafognatito con cuatro setas plumosas y un proceso posterior plumoso (Fig. 1G).

Maxilípedo I: Basipodito con ocho setas simples (2+2+2+2) sobre el margen ventral y un mechón de setas en la parte proximal dorsal; endópodo pentasegmentado con once setas (1,2,1,2,5); exópodo bisegmentado con tres setas natatorias apicales (Fig. 1I).

Maxilípedo II: Basipodito con cuatro setas simples (1+1+1+1) en el margen ventral; endópodo trisegmentado con cinco setas terminales, una de ellas denticulada; exópodo con tres setas natatorias (Fig. 1H).

Abdomen: Compuesto por cinco somitos. El segundo somito presenta un par de espinas dirigidas anteriormente; mientras que, el tercer somito presenta un par de espinas dirigidas orientadas posteriormente (Fig. 1E).

Telson: Bifurcado simple sin espinas externas, con seis setas plumosas internas (3+3), separadas por una muesca convexa.

ASAP

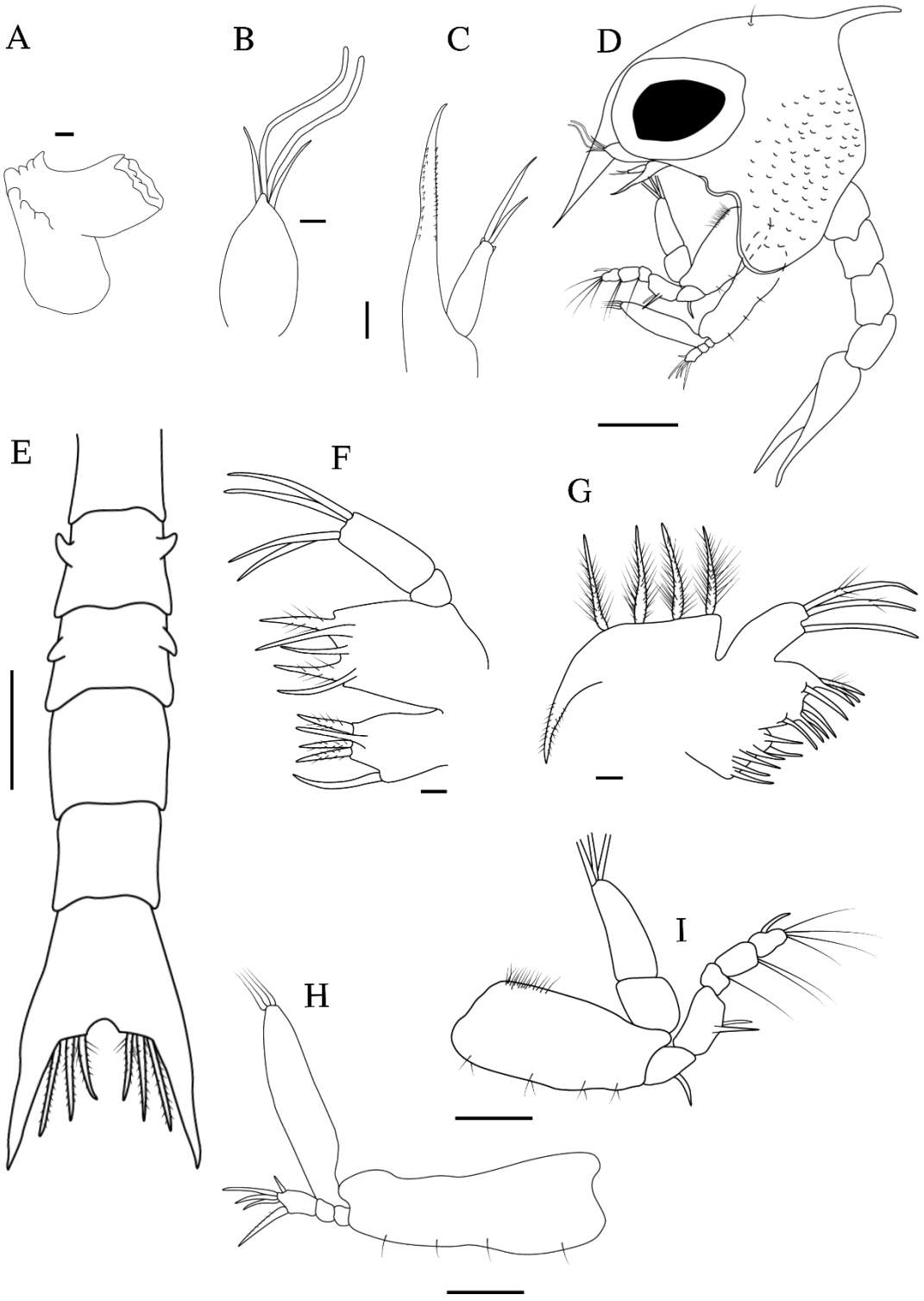


Figura 1. *Petruca panamensis* Stimpson, 1859; A, Mandíbula (Escala = 0.01 mm); B, Antenula (Escala = 0.01); C, Antena (Escala = 0.01 mm); D, Zoea I (Escala = 0.1 mm); E, Abdomen (Escala = 0.08 mm); F, Maxílula (0.01 mm); G, Maxila (0.01 mm); I, Maxilípedo I (0.1 mm); J, Maxilípedo II (0.1 mm).

La Zoea I de *P. panamensis* comparte numerosos caracteres morfológicos con las especies del género *Minuca* (Tabla 2). Las mayores similitudes se observaron en la maxílula y la maxila, cuyos patrones de setación fueron prácticamente iguales entre las especies comparadas. Del mismo modo, la fórmula setal del maxilípedo II y las setas internas del telson mostraron escasa variación, evidenciando una alta conservación de estos caracteres durante los primeros estadios larvales.

A pesar de esta similitud general, *P. panamensis* presentó diferencias en estructuras potencialmente diagnósticas. Destacan la fórmula setal del endito basal (2+2+2+2) y del endópodo (1,2,1,2,5) del primer maxilípedo, así como la fórmula 0,0,4 del endópodo del segundo maxilípedo, las cuales difieren de las registradas para la mayoría de las especies de *Minuca*. Además, la presencia de dos setas dorsales en el caparazón solo fue compartida con *M. rapax*. En conjunto, estos resultados sugieren que los maxilípedos constituyen las estructuras más útiles para distinguir la Zoea I de *P. panamensis* de las especies del género *Minuca*.

Tabla 2. Comparación de los caracteres importantes de primer estadio de *Petruca panamensis* con especies del género *Minuca*, *M. burguesi* (Rieger, 1998); *M. mordax* (Rieger, 1997); *M. vocator* (Rieger, 1999); *M. rapax* (de Souza *et al*., 2013).

	P. panamensis	*M. burguesi*	*M. mordax*	*M. vocator*	*M. rapax*
Caparazón (mm)					
LC	0,37	-	-	-	-
Setas dorsales	2	0	0	0	2
Anténula					
Estetascos	2	2 (3)	3(4)	2	2
Setas	2	1	0-2	1-2	2
Antena (s)					
Exópodo	2	3	3	2	3
Maxílula (s)					
Endíto coxal	5	5	5	5	5
Endíto basal	5	5	5	5	5
Endópodo	4	4	4	4	4
Maxíla (s)					
Endíto coxal	6	6	7(6)	6	7
Endíto basal	8	8	9	9	9
Endópodo	3	3	3	3	3
Escafonagtito	4	4	4	4	4
Maxilípedo I (s)					
Endito basal	2+2+2+2	2+3+2+2	9	2+2+3+2	2+2+3+2
Endópodo	1,2,1,2,5	2,2,1,2,5	2,2,1,2,5	2,2,1,2,5	2,2,1,2,5
Maxilípedo II (s)					

ASAP

	P. panamensis	*M. burguesi*	*M. mordax*	*M. vocator*	*M. rapax*
Endito basal	1+1+1+1	1+1+1+1	1+1+1+1	1+1+1+1	1+1+1+1
Endópodo	0,0,4	0,0,5	0,0,5	0,0,5	0,0,5
Telson					
Espinas externas	-	-	-	-	+
Setas internas	3+3	3+3	3+3	3+3	3+3

Debido a que *P. panamensis* fue previamente incluida dentro de *Leptuca*, se compararon los caracteres de la Zoea I con las especies de este género disponibles en la literatura (Tabla 3). La comparación mostró una elevada similitud en varios caracteres, particularmente con *L. cumulanta*, que comparte la mayoría de los patrones de setación de la anténula, antena, maxílula y telson. Asimismo, la presencia de dos setas dorsales en el caparazón fue compartida con *L. cumulanta* y *L. thayeri*.

No obstante, *P. panamensis* presentó diferencias en la fórmula setal de los maxilípedos, especialmente en el endópodo de los maxilípedos I y II. Por otra parte, la ausencia de espinas externas en el telson coincidió únicamente con *L. cumulanta* y *L. leptodactyla*. En conjunto, los resultados evidencian que la Zoea I de *P. panamensis* comparte caracteres con varias especies de *Leptuca*, pero no presenta una afinidad exclusiva con ninguna de ellas, lo que sugiere una alta conservación de los rasgos larvales dentro de la familia Ocypodidae (Tabla 3)

Tabla 3. Comparación de los caracteres importantes del primer estadio de *Petruca panamensis* con especies del género *Leptuca*, *L. cumulanta* (Rosário *et al.*, 2021); *L. uruguayensis* (Rieger, 1996); *L. thayeri* (de Souza *et al.*, 2013); *L. leptodactyla* (Rosário *et al*., 2021).

	P. panamensis	*L. cumulanta*	*L. uruguayensis*	*L. thayeri*	*L. leptodactyla*
Caparazón (mm)					
LC	0,37	0,4	-	-	-
Setas dorsales	2	2	0	2	0
Anténula					
Estetascos	2	2	3	2	3
Setas	2	2	1	2	1
Antena (s)					
Exópodo	2	2	2	2	0
Maxílula (s)					
Endíto coxal	5	5	5	5	6
Endíto basal	5	5	5	5	5

ASAP

Endópodo	4	4	4	4	5
Maxíla (s)					
Endíto coxal	6	6	6	7	8
Endíto basal	8	9	9	9	9
Endópodo	3	3	3	3	4
Escafonagtito	4	4	4	4	4
Maxilípedo I (s)					
Endito basal	2+2+2+2	2+2+3+2	9	2+2+3+2	0
Endópodo	1,2,1,2,5	2,2,1,2,5	2,2,1,2,5	0,1,1,2,4	1,2,1,2,5
Maxilípedo II (s)					
Endito basal	1+1+1+1	1+1+1+1	1+1+1+1	1+1+1+1	1+1+1+1
Endópodo	0,0,4	0,0,5	0,0,5	0,0,5	0,1,5
Telson					
Espinas externas	-	-	2	2	-
Setas internas	3+3	3+3	3+3	3+3	3+3

El análisis de agrupamiento mostró dos grupos principales y una especie aislada (Fig. 2). El primer grupo estuvo conformado por *M. rapax*, *L. thayeri*, *L. cumulanta* y *P. panamensis*, mientras que el segundo agrupó a *M. burguesi*, *M. vocator*, *M. mordax* y *L. uruguayensis*. Por su parte, *L. leptodactyla* se mantuvo como una unidad aislada debido a su mayor diferenciación morfológica con respecto a las demás especies evaluadas.

La agrupación de *P. panamensis* con especies pertenecientes tanto a *Minuca* como a *Leptuca* indica que las similitudes morfológicas durante la Zoea I no siguen estrictamente los límites taxonómicos reconocidos para los adultos. En particular, la proximidad con *M. rapax*, *L. thayeri* y *L. cumulanta* sugiere que estas especies comparten un mayor número de caracteres larvales, especialmente en la setación de los apéndices cefálicos y maxilípedos. Estos resultados evidencian una marcada conservación de los rasgos morfológicos durante las primeras etapas de desarrollo dentro de la familia Ocypodidae y respaldan la idea de que la identificación de las larvas debe basarse en combinaciones de caracteres más que en un único rasgo diagnóstico.

ASAP

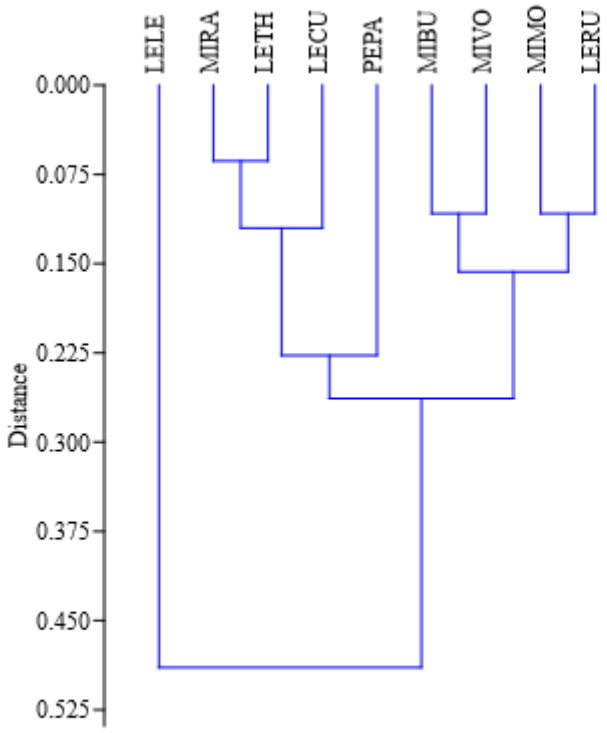


Figura 2. Dendrograma de similitud morfológica del primer estadio larval de *Petruca panamensis* y especies descritas de los géneros *Minuca* y *Leptuca*. Especies: *L. leptodactyla* (LELE), *L. thayeri* (LETH), *L. cumulanta* (LECU), *L. uruguayensis* (LERU), *M. rapax* (MIRA), *M. burguesi* (MIBU), *M. vocator* (MIVO), *M. mordax* (MIMO), *P. panamensis* (PEPA).

DISCUSIÓN

El estudio de la morfología larval de braquiuros es útil para detectar patrones de reproducción, reclutamiento, dispersión y aspectos evolutivos de las especies (Pontón-Cevallos *et al*., 2021; Charles *et al.*, 2024). Por ello, una descripción larval detallada permite la identificación de las especies en muestras de zooplancton (Clark *et al.,* 1998). Wear & Fielder (1985) plantearon que las larvas de Ocypodidae carecían de caracteres suficientemente conservados para permitir su identificación taxonómica. Sin embargo, estudios posteriores demostraron que algunos rasgos morfológicos pueden ser útiles para reconocer a este grupo, tales como una espina rostral y una espina dorsal de longitud similar, acompañadas de espinas laterales cortas en el caparazón (Medellín-Mora *et al.*, 2009). De manera complementaria, Koettker *et al.* (2012) utilizaron combinaciones de caracteres morfológicos, especialmente los patrones de setación de la maxílula y la

maxila, para reconocer a los integrantes de Ocypodoidea, evidenciando que la identificación de estos organismos debe basarse en conjuntos de caracteres y no en un único rasgo diagnóstico.

La descripción de la Zoea I de *P. panamensis* permitió reconocer tanto caracteres compartidos con otras especies de Ocypodidae como rasgos potencialmente diagnósticos. Entre estos últimos destacan la presencia de dos setas dorsales en el caparazón, la fórmula setal de los maxilípedos y la ornamentación faveolada de la región posterolateral del caparazón. Asimismo, la espina rostral presentó una longitud aproximadamente dos veces mayor que la espina dorsal, condición que no suele ser cuantificada en otras descripciones larvales de cangrejos violinistas, dificultando establecer si se trata de un carácter propio del género *Petruca* o de una condición compartida con otros taxones. Estas características resaltan la importancia de las descripciones larvales detalladas, ya que pueden revelar rasgos diagnósticos que no son evidentes al comparar exclusivamente los adultos.

La ornamentación faveolada observada en la región posterolateral del caparazón constituye uno de los caracteres más llamativos de la Zoea I de *P. panamensis*. Este rasgo no ha sido reportado previamente en larvas de cangrejos violinistas, aunque estructuras similares han sido ilustradas en larvas del género *Ocypode*, donde han demostrado utilidad para diferenciar especies (Jiang *et al*., 2014). Aunque se requieren descripciones adicionales para evaluar su distribución dentro de Ocypodidae, la presencia de esta ornamentación sugiere que podría representar un carácter de interés taxonómico para distinguir a *P. panamensis* de especies pertenecientes a *Minuca* y *Leptuca*.

La comparación con especies del género *Minuca*, al cual *P. panamensis* estuvo previamente asignada, reveló una elevada similitud en las piezas bucales, particularmente en la maxílula, la maxila y el segundo maxilípedo. Esta coincidencia sugiere una conservación de los caracteres asociados a la alimentación durante los primeros estadios larvales. Sin embargo, *P. panamensis* difirió en la fórmula setal de los maxilípedos y en la presencia de dos setas dorsales en el caparazón, carácter compartido únicamente con *M. rapax*. En conjunto, estos resultados indican que la identificación de *P. panamensis* no depende de un único carácter, sino de una combinación de rasgos presentes principalmente en los maxilípedos y otras estructuras cefálicas.

Resulta especialmente relevante que *P. panamensis* también comparta numerosos caracteres con especies de *Leptuca*, género en el que fue incluida antes del

reconocimiento de *Petruca*. La mayor similitud se observó con *L. cumulanta*, cuyas larvas coinciden en gran parte de los patrones de setación evaluados. No obstante, las diferencias registradas en la maxila, el primer maxilípedo y el endópodo del segundo maxilípedo permitieron separar consistentemente a *P. panamensis*. La presencia de caracteres compartidos entre estos géneros sugiere que parte de la morfología larval ha permanecido conservada a lo largo de la historia evolutiva de Ocypodidae. La similitud observada en estructuras relacionadas con la alimentación y locomoción larval podría reflejar restricciones funcionales compartidas durante el desarrollo temprano, favoreciendo la conservación de estos caracteres entre géneros actualmente reconocidos como distintos.

Los resultados del análisis de similitud respaldan esta interpretación. El dendrograma no recuperó agrupaciones que correspondan estrictamente a los géneros actualmente reconocidos, ya que *P. panamensis* se agrupó junto con especies de *Minuca* y *Leptuca*. Esta falta de correspondencia entre los grupos larvales y la clasificación de los adultos sugiere que muchos caracteres de las primeras etapas de desarrollo presentan una fuerte conservación evolutiva dentro de Ocypodidae. Dicha conservación podría estar asociada a restricciones del desarrollo y a presiones selectivas compartidas durante la fase planctónica, lo que favorecería la persistencia de estructuras similares incluso entre géneros actualmente reconocidos como distintos.

Sin embargo, estos patrones deben interpretarse como relaciones de similitud morfológica y no como evidencia filogenética, dado que el análisis se basó únicamente en caracteres larvales y en un número limitado de especies comparadas. Aun así, los resultados destacan el valor de las descripciones larvales para comprender la diversidad morfológica de Ocypodidae, mejorar la identificación de las larvas presentes en el zooplancton y aportar evidencia complementaria para la delimitación taxonómica de sus especies.

La descripción de la Zoea I de *P. panamensis* constituye un aporte al conocimiento de las etapas tempranas de desarrollo de los braquiuros de la familia Ocypodidae en el Pacífico Oriental Tropical. El conjunto de caracteres morfológicos descritos permite diferenciar esta especie de otras larvas presentes en el zooplancton marino. Asimismo, la comparación con especies de los géneros *Minuca* y *Leptuca* evidenció la presencia de numerosos caracteres compartidos, lo que refleja una marcada conservación de rasgos larvales dentro de Ocypodidae. Aunque se identificaron caracteres útiles para reconocer la Zoea I de *P. panamensis*, los caracteres diferenciales observados parecen ser específicos

ASAP

de la especie estudiada y no suficientes para sustentar una separación morfológica clara del género *Petruca* de los demás géneros evaluados.

Los patrones de similitud observados sugieren que las diferencias taxonómicas reconocidas en los adultos no se expresan claramente durante el primer estadio larval. Esto resalta la importancia de emplear combinaciones de caracteres morfológicos para la identificación de larvas de braquiuros, en lugar de depender de rasgos aislados.

La falta de estandarización en la descripción de fórmulas setales y caracteres morfométricos dificulta las comparaciones entre especies. Por ello, resulta necesaria la revisión y, en algunos casos, la redescripción de zoeas descritas previamente bajo criterios estandarizados, con el fin de fortalecer futuros análisis comparativos y mejorar la interpretación de los patrones morfológicos dentro de Ocypodidae.

Author contributions: CRediT (Contributor Roles Taxonomy)

JARV = John Ramos-Veliz

JASM = Jordy Soledispa-Macías

GCL = Grace Cáceres-Lucio

GVG = Gabriela Vergara Grandes

Conceptualization: JRV

Data curation: GVG, JASM

Formal Analysis: JRV, GCL

Funding acquisition: JRV

Investigation: JRV, JSM

Methodology: JRV, GCL

Project administration: JRV, GVG

Resources: JRV, JSM

Software: JSM

Supervision: JRV, GVG

ASAP

Validation: GVG

Visualization: JRV, GCL, JSM

Writing – original draft: JRV, GCL

Writing – review & editing: GVG, JSM

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Laboratorio de Investigación en Ecosistemas Acuáticos del Centro de Agua y Desarrollo Sustentable de la Escuela Superior Politécnica del Litoral (ESPOL) por el uso de sus instalaciones y equipamiento científico para la realización de los análisis morfológicos. También agradecen a las personas que colaboraron en la obtención y mantenimiento de los ejemplares utilizados en este estudio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anger, K. (2006). Contributions of larval biology to crustacean research: a review. *Invertebrate Reproduction and Development*, *49*, 175–205.

Beinlich, B., & von Hagen, H. O. (2006). Material for a more stable subdivision of the genus Uca Leach. *Zoologische Mededelingen*, *4*, 9–32.

Charles, W. D., Aiken, C., Robins, J., Barnett, A., & Flint, N. (2024). Implications of spawning migration patterns of the giant mud crab *Scylla serrata* (Forskål, 1775) on opportunities for larval dispersal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *310,* 109008.

Cházaro-Olvera, S. (2013). Morphology of the Zoeae Larvae of Brachyura (Crustacea, Decapoda) in Veracruz, Southwestern Gulf of Mexico. *American Journal of Life Sciences*, *1*, 238.

Clark, P. F., Calazans, D. K., & Pohle, G. W. (1998). Accuracy and standardization of brachyuran larval descriptions. *Invertebrate Reproduction and Development*, *33*, 127–144.

ASAP

391 Crane, J. (1975). *Fiddler crabs of the world: Ocypodidae: genus Uca.* Princeton
392 University Press.

393 Cuesta, J. A., & Anger, K. (2001). Larval Morphology of the Sesarmid crab Armases
394 Angustipes Dana, 1852 (Decapoda, Brachyura, Grapsidoidea). *Journal of*
395 *Crustacean Biology*, *21*, 821–838.

396 De Lima, F. A., Butturi-Gomes, D., Das Neves Pantoja, M. H., & Martinelli-Lemos, J. M.
397 (2022). Larval dispersal of Brachyura in one of the largest estuarine/marine systems
398 in the world. *PLoS ONE*, *17*, e0252695.

399 De Souza, A.S., Costa, R.M.D., & Abrunhosa, F.A. (2013). Comparative morphology of
400 the first zoea of twelve brachyuran species (Crustacea: Decapoda) from the Amazon
401 region. *Zoologia (Curitiba), 30*, 273–290.

402 Hultgren, K. M., & Stachowicz, J. J. (2008). Molecular phylogeny of the brachyuran crab
403 superfamily Majoidea indicates close congruence with trees based on larval
404 morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *48*, 986–996.

405 Levinton, J. S. (2016). Bilateral linkage of monomorphic and dimorphic limb sizes in
406 fiddler crabs. *Biological Journal of the London Society*, *119*, 370–380.

407 Pontón-Cevallos, J., Marín Jarrín, J. R., Rosado-Moncayo, A. M., Bonifaz, M. J.,
408 Quiroga, M. del M., Espinoza, M. E., Borbor-Córdova, M. J., Pozo-Cajas, M.,
409 Goethals, P. L. M., & Domínguez-Granda, L. E. (2021). Spatio-temporal variability
410 of Brachyura larval assemblages in mangroves of the Gulf of Guayaquil's inner
411 estuary. *Regional Studies in Marine Science*, *41,* 101601.

412 Prahl, V. H. (1986). Crustáceos decápodos, asociados a diferentes hábitats en la ensenada
413 de Utria, Chocó, Colombia. *Actualidades Biológicas*, *15*, 95–99.

414 Ramos-Veliz, J., Veragara-Grandes, G., & Peñaherrera, J. (2022). Primer registro de
415 *Minuca brevifrons* (Stimpson, 1860) (Decapoda: Ocypodidae) en Ecuador. *The*
416 *Biologist (Lima)*, *20*(1), 113–119.

417 Ramos-Veliz, J., & Vergara, G. (2024). Description of the first zoea of fiddler crab *Uca*
418 *ornata* (Smith, 1870) (Decapoda, Ocypodidae). *The Biologist (Lima)*, *22*, 95–102.

419 Rice, A. L. (1980). Crab zoeal morphology and its bearing on the classification of the
420 Brachyura. *The Transactions of the Zoological Society of London*, *35*, 271–372.

ASAP

Rieger, P.J. (1996). Desenvolvimento larval de *Uca* (*Celuca*) *uruguayensis* Nobili, 1901 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Nauplius*, 4, 73–103.

Rieger, P.J. (1997). Desenvolvimento larval de *Uca* (*Minuca*) *mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco, 25*, 227–267.

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.

Rosário, T.N., Abrunhosa, F.A., & Souza, A.S.d. (2021). Descrição do primeiro estágio larval (zoea I) do caranguejo chama-maré *Leptuca cumulanta* (Crane, 1943) (Ocypodidae: Gelasiminae) da Região Amazônica. In: Cordeiro, C.A.M., Sampaio, D.S., Holanda, F.C.A.F. (eds), *Engenharia de Pesca: Aspectos Teóricos e Práticos*. Editora Científica Digital, pp. 138–146.

Rosenberg, M. S. (2020). A fresh look at the biodiversity lexicon for fiddler crabs (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). Part 2: Biogeography. *Journal of Crustacean Biology*, *40*, 365–383.

Shih, H. Te, Ng, P. K. L., & Christy, J. H. (2015). *Uca* (*Petruca*), a new subgenus for the rock fiddler crab *Uca panamensis* (Stimpson, 1859) from Central America, with comments on some species of the American broad-fronted subgenera. *Zootaxa*, *4034*, 471–494.

Spani, F., Scalici, M., Crandall, K. A., & Piras, P. (2019). Claw asymmetry in crabs: approaching an old issue from a new point of view. *Biological Journal of the Linnean Society*, *129*, 162-166.

Spiridonov, V. A. (2020). An update of phylogenetic reconstructions, classification and morphological characters of extant Portunoidea Rafinesque, 1815 (Decapoda, Brachyura, Heterotremata), with a discussion of their relevance to fossil material. *Geologija*, *63*, 133–166.

ASAP

Takeda, S., & Murai, M. (2003). Morphological and behavioural adaptations to the rocky substrate by the fiddler crab *Uca panamensis* (Stimpson, 1859): Preference for feeding substratum and feeding mechanism. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *287*, 179–191.

Tsang, L. M., Schubart, C. D., Ahyong, S. T., Lai, J. C. Y., Au, E. Y. C., Chan, T. Y., Ng, P. K. L., & Chu, K. H. (2014). Evolutionary history of true crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) and the origin of freshwater crabs. *Molecular Biology and Evolution*, *31*, 1173–1187.

Vieira, S., Dos Santos, L., Fernandes-Goes, L., & de Góes, J. (2020). Population biology and relative growth of the crab *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) in the Igaraçu River, Parnaíba, state of Piauí, Brazil. *Biotemas*, *2*, 1–12.

Von Prahl, H., & Guhl, F. (1979). Notas sobre la biología de *Uca* (*Minuca*) *panamensis* (Stimpson, 1859) crustacea, Ocypodidae) y su distribución en Colombia. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*, *11*, 147–152.

Xiao, K., Wu, Y., Pan, F., Huang, Y., Peng, H., Lu, M., Zhang, Y., Li, H., Zheng, Y., Zheng, C., Liu, Y., Chen, N., Xiao, L., Han, G., Li, Y., Xin, P., Li, R., Xu, B., Wang, F., Tamborski, J.J., Wilson, A.M., Alongi, D.M., & Santos, I. R. (2024). Widespread crab burrows enhance greenhouse gas emissions from coastal blue carbon ecosystems. *Communications Earth and Environment*, *5*, 437.

Zhang, Y. C., & Shih, H. Te. (2022). First Zoeal Stage of 15 Species of Fiddler Crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from Taiwan. *Zoological Studies*, *61,* e71.

Received September 28, 2026.

Accepted October 27, 2026.

Published online October 29, 2026.

ASAP