

**BIOLOGIA POPULACIONAL DO CARANGUEJO VIOLINISTA *UCA RAPAX* (SMITH, 1870)  
(CRUSTACEA, OCYPODOIDEA), PROVENIENTE DE UMA ÁREA DE MANGUEZAL DEGRADADO  
EM PARATY, RJ, BRASIL\***

DANIELA DA SILVA CASTIGLIONI<sup>1</sup>; MARIA LUCIA NEGREIROS-FRANZOZO<sup>2,3</sup> & RAFAEL CAMPANELLI MORTARI<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Carcinologia, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, UFRGS,  
Av. Bento Gonçalves 9500, prédio 43435, 91501-970, Porto Alegre, RS.

<sup>2</sup>NEBECC: Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos.

<sup>3</sup> Departamento de Zoologia, IBB, UNESP, Botucatu, SP.

e-mails: danielacastiglioni@yahoo.com.br; rafamortari@yahoo.com.br; mlnf@ibb.unesp.br

**RESUMO**

Uma população do caranguejo violinista *Uca rapax* proveniente de manguezal degradada do estuário do Rio Paraty, RJ, Brasil, foi estudada quanto à aspectos populacionais durante o período de um ano (Julho/2001 a Junho/2002). Duas pessoas coletaram os caranguejos mensalmente durante a maré baixa por 15 minutos, cavando o sedimento e removendo os caranguejos. A largura da carapaça (LC), o sexo e a condição ovígera foram registrados para cada caranguejo. Ao todo, obteve-se 1558 exemplares, sendo 801 machos e 757 fêmeas (somente 16 encontravam-se ovígeras). Os machos atingiram a maturidade sexual morfológica com 14,1 mm de LC e as fêmeas com 10,95 mm de LC. Entretanto, o tamanho da LC no qual machos e fêmeas atingiram a maturidade sexual fisiológica foi 13,2 mm e 12,7 mm, respectivamente em machos e fêmeas. O tamanho mediano da largura da carapaça dos machos (15,2 mm) foi superior ao das fêmeas (13,3 mm) ( $p < 0,05$ ). A razão sexual seguiu a proporção de 1:1 (1,25 machos/1 fêmea) ( $\chi^2 = 1,25$ ;  $p > 0,05$ ), porém as fêmeas foram mais numerosas nas classes intermediárias de tamanho. O recrutamento desta espécie ocorreu ao longo do ano, mas com maior intensidade no outono-inverno. Comparando-se os aspectos biológicos obtidos para *Uca rapax*, com estudos prévios para a mesma espécie em localidades sob pequena ação antrópica, verifica-se que os caranguejos adultos desta espécie apresentaram tamanho mediano e maturidades menores. Apesar de *U. rapax* ocorrer em uma área estuarina completamente degradada, os aspectos populacionais não foram afetados, quando comparado com de áreas não degradadas estudadas anteriormente.

**PALAVRAS-CHAVE:** Maturidade sexual; Distribuição de frequência Razão sexual; Recrutamento; *Uca rapax*.

**ABSTRACT**

**POPULATION BIOLOGY OF THE FIDDLER CRAB *UCA RAPAX* (SMITH, 1870) (CRUSTACEA, OCYPODOIDEA) FROM A DEPREDATED MANGROVE AREA IN PARATY, RIO DE JANEIRO STATE, BRAZIL.**

A population of fiddler crab *Uca rapax* from a depredated mangrove in the estuary of the Paraty River, Paraty, RJ, Brazil, was studied concerning its population biology during a one-year period (July 2001 to June 2002). Two collectors captured crabs once a month at low tide for 15 minutes, by the catch-per-unit-effort procedure, digging into the sediment and removing the crabs. Carapace width (CW), sex and ovigerous condition were recorded for each crab. A total of 801 males and 757 females (with only 16 ovigerous crab) were obtained. Males reached the morphology sexual maturity with 14.1 mm and females with 10.95 mm of CW. However, the size of CW in which males and females attained physiologic sexual maturity was 13.2 mm and 12.7 mm, respectively in males and females. The median size of the carapace width of males (15.2 mm) was greater than that of females (13.3 mm) ( $p < 0.05$ ). Sex ratio followed the proportion 1:1 (1.08 males/1 females) ( $\chi^2 = 1.25$ ;  $p > 0.05$ ). The sex ratio in the size classes showed an anomalous pattern. The recruitment occurs throughout year, but the highest recruitment was observed in fall-winter. A comparison of these results with those previously performed in a non-depredated area showed these adult crabs presented a lower median size and reached the sexual maturity at lower sizes too. Such variations could be a result of the unfavorable conditions existent in the present studied area, due to its high degree of degradation.

**KEY-WORDS:** Sexual maturity; Frequency distribution; Sex ratio; Recruitment; *Uca rapax*.

## 1 – INTRODUÇÃO

O estudo sobre a biologia populacional possibilita a compreensão da estabilidade ecológica de uma espécie num determinado habitat. Variações sazonais da estrutura populacional, progressão das modas nas distribuições de tamanho, avaliação de índices como densidade e abundância, razão sexual, recrutamento, estimativas de migração, taxas de nascimento e mortalidade são alguns dos aspectos comumente investigados na biologia populacional de Brachyura, especialmente em Ocypodoidea (Simons & Jones 1981, Colby & Fonseca 1984, Thurman II 1985, Spivak, 1991, Henmi 1992, Emmerson 1994, Trott 1996, Costa & Negreiros-Franzozo 2002, Castiglioni & Negreiros-Franzozo 2005).

As espécies de braquiúros pertencentes ao gênero *Uca* são popularmente conhecidos, como caranguejos chama-maré ou violinistas, constituindo um dos mais característicos grupos animais que vivem associados à zonas intertidais de regiões tropicais e subtropicais, em particular as florestas de manguezais (Crane 1975). Estes caranguejos possuem o hábito de construir tocas no substrato para protegerem-se de temperaturas e

\* trabalho desenvolvido durante o mestrado da primeira autora, no Instituto de Biociências, UNESP, Campus de Botucatu, São Paulo, Brasil.

salinidades extremas, dessecação, predadores, agressão de caranguejos vizinhos, além de serem utilizadas para atividades de reprodução e muda (Crane 1975, Hyatt & Salmon 1977, Henmi & Kaneto 1989). A matéria orgânica vegetal particulada constitui-se no principal item alimentar destes caranguejos e a sua disponibilidade depende da produtividade primária do manguezal, da atividade microbiana, da textura do sedimento e da ação das marés (Murai *et al.* 1982, Twilley *et al.* 1995, Moura *et al.* 1998). Além da matéria orgânica disponível no substrato, os caranguejos violinistas podem se alimentar de algas, bactérias e outros pequenos organismos existentes entre os grãos do sedimento (Miller 1961, Silva *et al.* 1994). Neste sentido, a disponibilidade de alimento poderá ter influência direta nas taxas de sobrevivência e crescimento destas espécies de caranguejos (Christy 1978).

*Uca rapax* (Smith, 1870) distribui-se na Flórida, Golfo do México, Antilhas, Venezuela e Brasil (do Pará até Santa Catarina), sendo uma das espécies mais abundantes do gênero *Uca* (Melo 1996). Devido, provavelmente, à sua tolerância às variações ambientais extremas (Zanders & Rojas 1996), em especial à dessecação e às variações de salinidade, *U. rapax* é um caranguejo violinista bastante abundante nos manguezais do litoral norte do Estado de São Paulo e sul do Rio de Janeiro (Negreiros-Franzozo, com. pess.). Aspectos como crescimento, maturidade fisiológica, crescimento somático, crescimento relativo, estrutura populacional e biologia reprodutiva desta espécie foram estudados recentemente em áreas de manguezais pouco impactados (Itamambuca e Ubatumirim, em Ubatuba, SP) por Castiglioni & Negreiros-Franzozo (2004, 2005, 2006 a b) e Castiglioni *et al.* (2004).

A importância ecológica de *Uca rapax* como recicladora de matéria orgânica e bioturbadora (Montague 1980, Genoni 1985) e também, o fato desta espécie ser extremamente abundante no banco de lodo existente no estuário do rio Paraty, RJ, Brasil, levou a proposição deste trabalho. Os aspectos analisados foram a maturidade sexual, distribuição de frequência em classes de tamanho, a razão sexual e o recrutamento. Tais aspectos são discutidos à luz da comparação de dados de mesma natureza encontrados em áreas de manguezais com menor evidência de impacto antrópico.

## 2 – MATERIAL E MÉTODOS

Os caranguejos foram coletados no estuário (23°14'12.8" S e 44°42'37.1" W) do Rio Paraty, Paraty, RJ, Brasil, mensalmente de julho de 2001 a junho de 2002, por meio de esforço de captura, durante 15 minutos, realizado por duas pessoas em período de maré baixa.

A área escolhida para este estudo trata-se de um estuário que se constituía num manguezal, cujas árvores típicas de mangue foram cortadas, restando somente o substrato lodoso com pequenas áreas recobertas por gramíneas. Além disso, o local é utilizado como depósito de lixo de várias naturezas (orgânico e inorgânico). Diariamente o local é inundado pela água do mar, devido ao ciclo de maré semidiurno de baixa amplitude, que ocorre na região.

Os caranguejos coletados foram acondicionados em sacos plásticos e, posteriormente, no laboratório registrou-se o sexo, a condição ovígera e cada indivíduo foi mensurado com um paquímetro digital (0,01 mm), quanto à largura da carapaça – LC (dimensão correspondente a maior largura do cefalotórax), largura do abdome – LA (corresponde a largura do abdome na altura da base do quinto somito abdominal) e comprimento do própodo do quelípodo – CPQ (distância máxima desta dimensão, tomada a partir da articulação até a extremidade do dedo fixo).

A determinação da maturidade sexual morfológica dos caranguejos violinistas foi realizada através da técnica alométrica (Huxley 1950). Os programas Mature I e Mature II (Somerton 1980 a, b) também foram utilizados para estimar o tamanho da maturidade sexual morfológica de fêmeas e machos, respectivamente. Estes programas indicam o tamanho dos animais referente à muda crítica que separa a fase juvenil da adulta. Foram utilizados a largura do abdome e o comprimento do própodo do quelípodos como as dimensões que possam demonstrar mudanças nas taxas de crescimento entre as fases juvenil e adulta.

Somerton (1980 a, b) descreveu dois padrões de crescimento. No primeiro padrão as retas de jovens e adultos interceptam-se em um ponto e todos os indivíduos maturam num mesmo tamanho ( $x$ ), sendo que para

este modelo o programa Mature II é o mais indicado, sendo necessário informar ao programa um limite inferior (jovens) e superior (adultos), onde estes são valores de "x" e, entre os quais, espera-se encontrar o tamanho da maturidade. Ao programa é acrescentado também o incremento de tamanho, que é o valor incorporado ao limite inferior, deslocando desta maneira o ponto de intercepção até o limite superior, de acordo com o incremento estipulado. Posteriormente as regressões são ajustadas e o programa indica o tamanho no início da maturidade sexual morfológica.

No segundo padrão, as retas de jovens e adultos se sobrepõem observando uma variação no tamanho da maturidade sexual. A variável dependente (y) cresce abruptamente em relação a independente (x), mantendo, porém a razão do crescimento após a muda da maturidade, sendo o programa Mature I mais indicado nesse caso. Fornece-se um limite de tamanho (x) inferior, abaixo do qual são encontrados somente indivíduos jovens, e um limite de tamanho (x) superior, a partir do qual só se têm adultos. Indica-se ainda, o número de classes de tamanho, valor arbitrário que deve ser usado com cautela para determinar seu efeito sobre a estimativa do tamanho da maturidade. O programa agrupa os dados dividindo o eixo "x" em três regiões distintas: à esquerda – somente indivíduos jovens, à direita – somente indivíduos adultos e central – mistura de indivíduos jovens e adultos. A função potência linearizada é calculada para jovens e adultos e depois extrapolada para a região central, designando os pontos dessa região para a reta mais próxima. Posteriormente, o programa realiza o teste "F" para testar se os dados ajustam-se melhor em duas regressões ou em uma única. Finalmente a curva da maturidade é ajustada pela frequência de indivíduos adultos através da função logística ( $y = 1 / (1 + A \cdot e^{B \cdot x})$ ), fornecendo o valor de suas constantes "A" e "B".

A análise do crescimento relativo foi realizada com base nos dados biométricos dos caranguejos, para a observação da mudança nos padrões de crescimento de determinadas partes do corpo em relação às outras, inferindo-se o ponto de inflexão referente à muda crítica, que separa a fase jovem da adulta (Huxley, 1950). Através da equação alométrica  $y = ax^b$  (Huxley 1950) descreveu-se o crescimento de jovens e adultos de *U. rapax*. Posteriormente, o valor de "b" foi submetido ao teste t ( $\alpha=0,05$ ) (Zar 1996). As equações foram linearizadas ( $\log y = \log a + b \log x$ ), onde a largura da carapaça (LC) foi utilizada como variável independente (x) e relacionada com as demais dimensões corporais dos caranguejos violinistas (variáveis dependentes, y). Para testar a igualdade entre as inclinações e os interceptos das retas de cada fase de desenvolvimento de machos e fêmeas foi realizada uma análise de covariância (ANCOVA) ( $\alpha=0,05$ ) (Zar 1996). Após esta etapa, elege-se o programa (Mature I ou Mature II) que mais se adequa aos resultados obtidos.

Os caranguejos foram dissecados e o estágio de desenvolvimento gonadal foi classificado de acordo com a coloração, forma e volume ocupado pelos ovários e testículos em relação ao hepatopâncreas e à cavidade torácica (Abelló 1989). As gônadas foram classificadas em 6 estágios de desenvolvimento para fêmeas e 5 estágios para machos (Castiglioni & Negreiros-Fransozo 2006 a), baseando-se nos trabalhos desenvolvidos por Costa & Negreiros-Fransozo (1998) e Negreiros-Fransozo *et al.* (2002).

Para a determinação da maturidade sexual fisiológica os sexos foram analisados separadamente, sendo que nesta análise, os dados foram organizados em dois grupos: caranguejos imaturos (espécimes que apresentavam gônadas imaturas ou rudimentares) e caranguejos maduros (espécimes com gônadas nos estágios denominados em desenvolvimento, desenvolvido, avançado ou esgotado). Posteriormente os caranguejos foram separados em classes de tamanho quanto à largura da carapaça, com 2,0 mm de amplitude. Para cada classe foram obtidas as frequências de caranguejos imaturos e maduros. Para a análise da maturidade fisiológica foi utilizada para cada classe de tamanho, a equação logística:  $y = 1 / (1 + e^{-r(LC - LC_{50})})$ , sendo o  $LC_{50}$  a largura da carapaça em que 50% dos caranguejos atingem a maturidade sexual e "r", a inclinação da curva. O ajuste da equação foi efetuado pelo método dos mínimos quadrados (Vazzoler 1996).

O tamanho mediano da largura da carapaça dos caranguejos machos e fêmeas foram comparados por meio do teste Mann-Whitney (Zar 1996), ao nível de significância de 5%.

Para as análises da estrutura populacional, os animais foram agrupados em 10 classes de tamanho levando em consideração a largura da carapaça (LC), com amplitude de 2,5 mm e analisados sazonalmente. Os

caranguejos foram agrupados em categorias demográficas (machos e fêmeas) a fim de acompanhar as variações temporais das distribuições de frequência. Efetuou-se também a distribuição de frequência do total de caranguejos amostrados e utilizou-se o teste Shapiro-Wilk (Zar 1996) para testar a normalidade das distribuições de frequência ( $\alpha=0,05$ ).

A proporção sexual durante o estudo foi determinada para cada mês de amostragem e para cada classe de tamanho (LC), onde utilizou-se o teste de ajuste de bondade (Qui-quadrado) ( $\alpha=0,05$ ) (Zar 1996) a fim de verificar se a razão sexual encontrada para *Uca rapax* segue a proporção de 1:1.

Na análise do recrutamento foram considerados jovens os machos e fêmeas menores que os valores determinados na análise da maturidade sexual. O período de recrutamento foi determinado através da proporção de juvenis, em relação ao total de caranguejos amostrados mensalmente e comparados através do teste de proporções multinomiais (MANAP) (Cury & Moraes 1981).

### 3 – RESULTADOS

Um total de 1558 caranguejos foram coletados, sendo 801 machos (163 jovens e 638 adultos) e 757 fêmeas (201 jovens e 556 adultas).

A largura da carapaça (LC) dos caranguejos machos variou de 3,7 a 22,9 mm (média  $\pm$  desvio padrão: 15,0  $\pm$  3,4 mm) e das fêmeas de 4,1 a 21,2 mm (13,1  $\pm$  3,11 mm). Os machos apresentaram um tamanho mediano (15,2 mm) significativamente superior ao das fêmeas (13,3 mm) ( $p<0,05$ ).

Os resultados da análise do crescimento relativo para machos e fêmeas de *Uca rapax* estão apresentados na tabela I, nos quais observou-se que os machos apresentaram alometria positiva na relação CPQ vs. LC (jovens  $b=1,86$  e adultos  $b=2,58$ ) e as fêmeas na relação LA vs. LC (jovens  $b=2,70$  e adultas  $b=3,73$ ). As equações obtidas nas relações CPQ vs. LC e LA vs. LC para juvenis e adultos foram submetidas a uma análise de covariância (ANCOVA), pela qual constatou-se que o padrão de crescimento difere ( $p<0,05$ ) entre as fases, isto é, em todas as regressões, duas retas, uma para juvenis e outra para adultos ajustam melhor os dados ao invés de uma só, tanto para machos como para fêmeas (Tabela I).

TABELA I – *Uca rapax*. Resultado da análise de regressão efetuada para os dados morfométricos, tendo-se a largura da carapaça (LC) como variável independente.

Variável	Sexo	N	Função Potência ( $y = ax^b$ )	Equação linear ( $\log y = \log a + b \log x$ )	$r^2$	Alometria	$t(b=1)$
LA	MJ	69	$LA = 0,171LC^{1,15}$	$\text{LogLA} = -0,76 + 1,15\text{LogLC}$	0,81	+	1,15*
	MA	126	$LA = 0,437LC^{0,80}$	$\text{LogLA} = -0,36 + 0,80\text{LogLC}$	0,74	-	0,80*
	FJ	56	$LA = 0,154LC^{1,41}$	$\text{LogLA} = -0,81 + 1,41\text{LogLC}$	0,81	+	1,41*
	FA	89	$LA = 0,066LC^{1,81}$	$\text{LogLA} = 1,18 + 1,81\text{LogLC}$	0,91	+	1,81*
CPQ	MJ	60	$CPQ = 0,239LC^{1,56}$	$\text{LogCPQ} = -0,62 + 1,56\text{LogLC}$	0,95	+	1,56*
	MA	86	$CPQ = 0,066LC^{2,04}$	$\text{LogCPQ} = -1,18 + 2,04\text{LogLC}$	0,84	+	2,04*
	FJ	106	$CPQ = 0,521LC^{0,87}$	$\text{LogCPQ} = -0,28 + 0,87\text{LogLC}$	0,63	-	0,87*
	FA	121	$CPQ = 0,462LC^{0,93}$	$\text{LogCPQ} = -0,33 + 0,93\text{LogLC}$	0,91	-	0,93*

N= Número de indivíduos; MJ= Machos jovens; MA= Machos adultos; FJ= Fêmeas jovens; FA= Fêmeas adultas; LC= largura do cefalotórax; LA= largura do abdome; CPQ= comprimento do própodo quelar; - = alometria negativa; + = alometria positiva;  $r^2$  = coeficiente de determinação; \* = significativo para o teste  $t$  de Student ( $\alpha=0,05$ ) ( $H_0: b=1$ )

O gráfico de dispersão dos machos (CPQ vs. LC) apresentou-se semelhante ao primeiro modelo descrito por Somerton (1980 a), sendo neste caso o programa Mature II o mais indicado para inferior sobre o tamanho da maturidade sexual morfológica. Nas fêmeas, a relação LA vs. LC proporcionou um diagrama que segue o segundo modelo proposto por Somerton (1980 b), sendo utilizado o programa Mature I (Figura 1A e 1B).

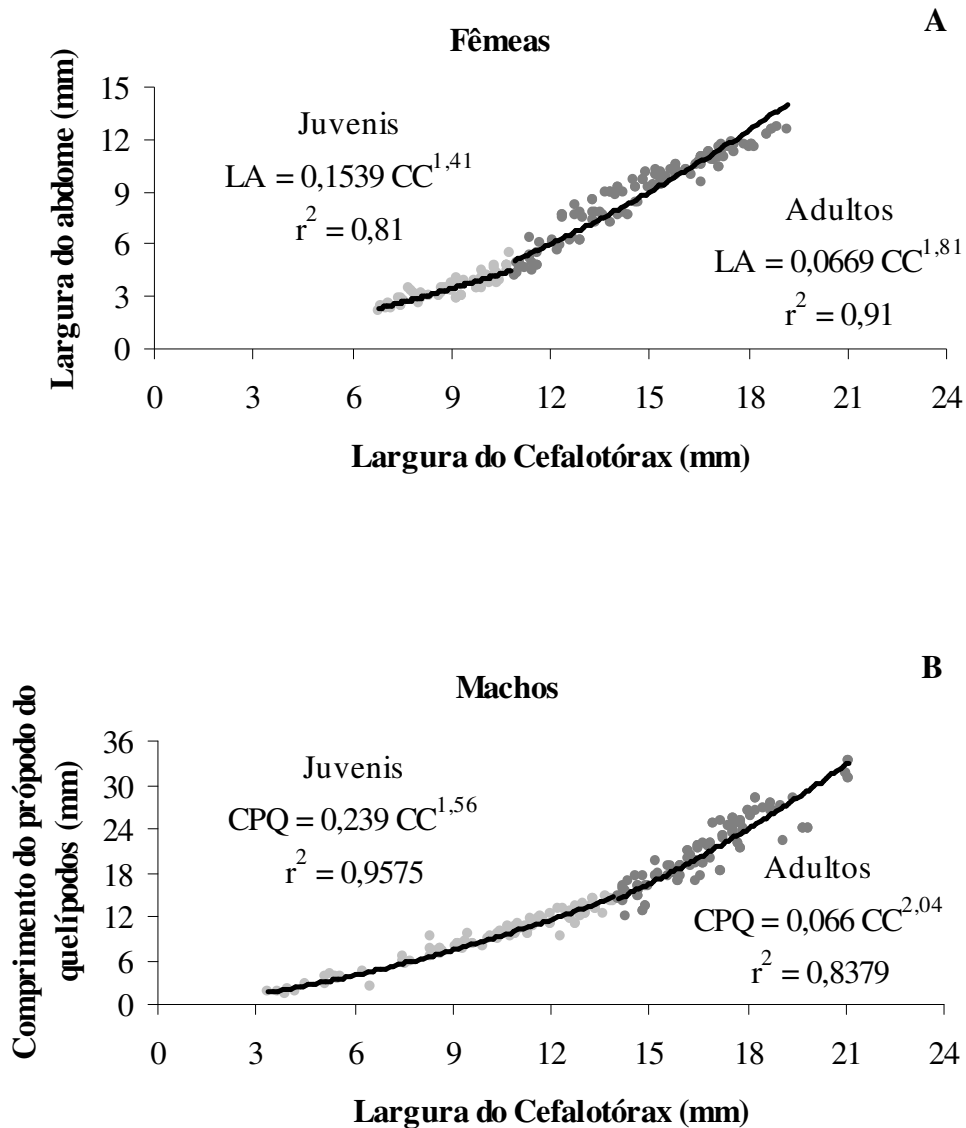


FIGURA 1 – Dispersão dos pontos para as relações CPQ vs. LC para machos e LA vs. Lc para fêmeas.

Na análise da maturidade sexual morfológica dos machos, o programa Mature II indicou o ponto da maturidade entre os limites inferior e superior de 8,0 e 15,0 mm, respectivamente, e em 10 classes de tamanho. Nesta análise constatou-se que os machos estão maduros com 14,1 mm de LC (Figura 2). O programa indicou o índice  $F = 21,55$  ( $p < 0,05$ ), através do qual verificou-se que os dados ajustam-se melhor em duas regressões (uma para indivíduos jovens e outra para os adultos). O programa Mature I, estimou que 50% das fêmeas estão maduras morfológicamente com 10,95 mm de LC (Figura 3), onde o limite inferior foi de 8,0 mm e o superior de 20,0 mm, com 10 classes de tamanho ( $F = 64,88$ ;  $p < 0,05$ ).

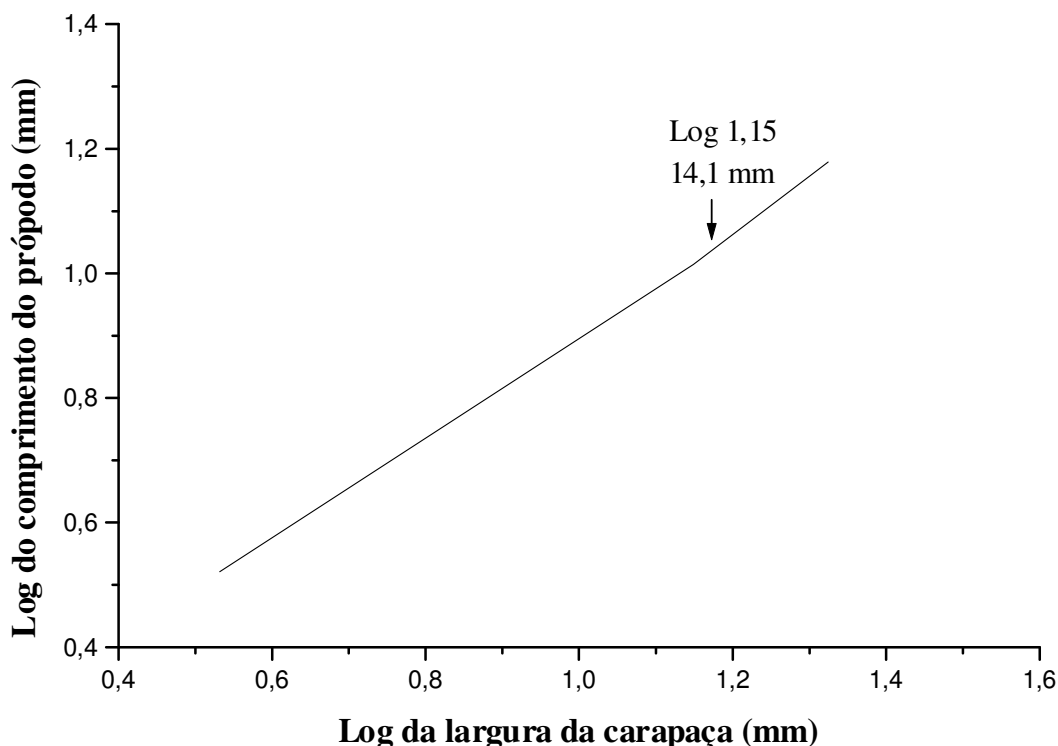


FIGURA 2 – *Uca rapax*. Maturidade sexual morfológica de machos.

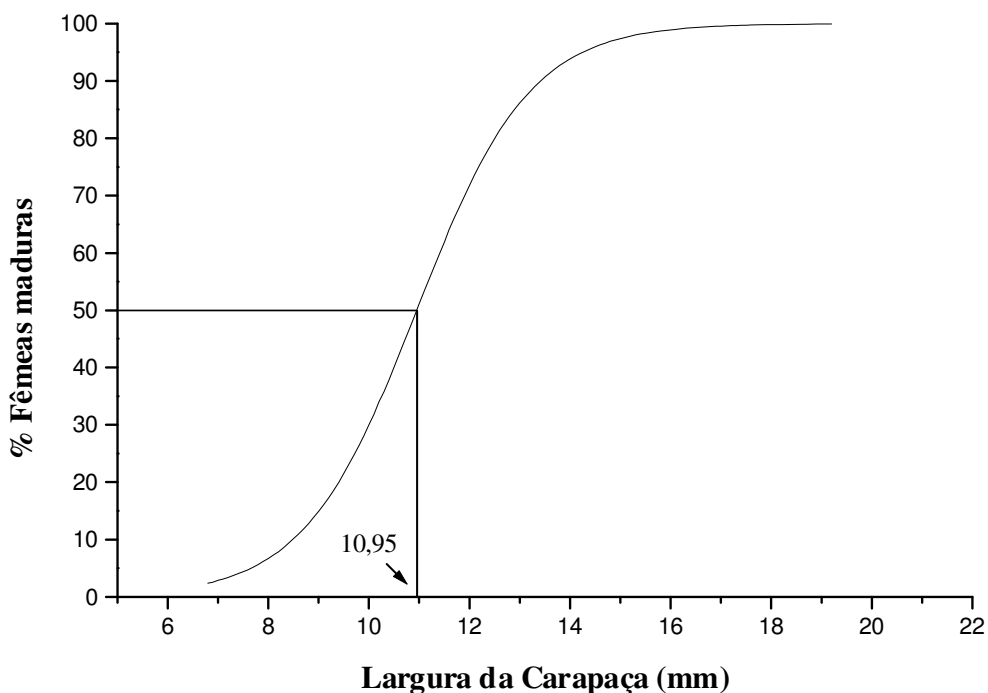


FIGURA 3 – *Uca rapax*. Curva da maturidade sexual morfológica de fêmeas.

Levando-se em consideração a frequência de machos e fêmeas maduros por classe de tamanho de largura da carapaça, pode-se ajustar as curvas de maturação fisiológica, as quais indicaram que 50% dos machos apresentam-se maduros fisiologicamente com 13,2 mm de LC e as fêmeas com 12,7 mm de LC (Figura 4).

A distribuição de frequência em classes de tamanho (largura da carapaça) para a população amostrada apresentou-se unimodal, tanto para machos como para fêmeas (Shapiro-Wilk;  $p > 0,05$ ) (Figura 5). Na figura 6 estão apresentadas as distribuições de frequências para machos e fêmeas, em cada mês de amostragem.

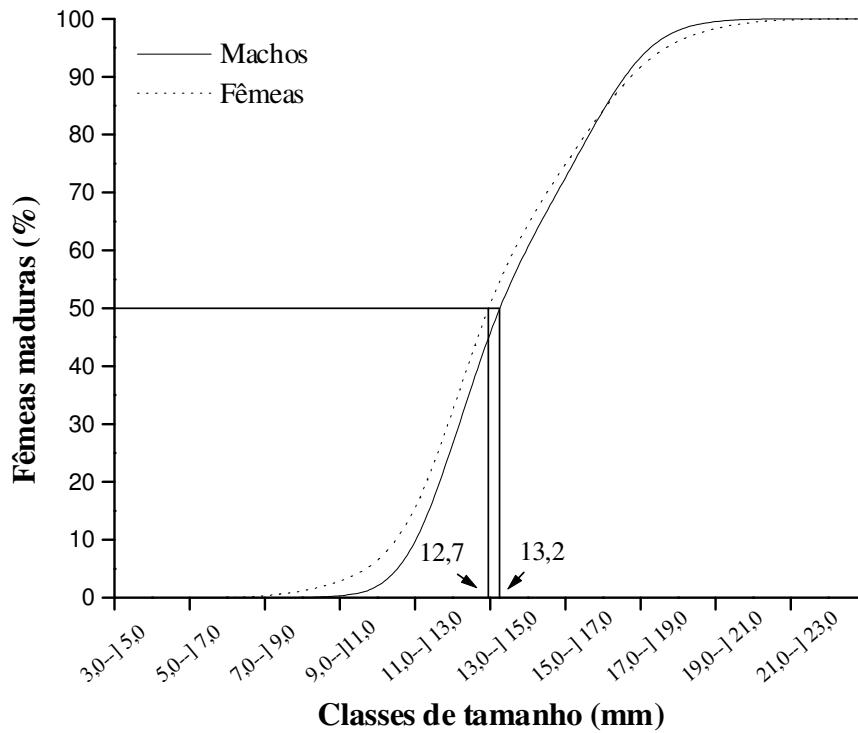


FIGURA 4 – *Uca rapax*. Gráfico de frequência acumulada da maturidade fisiológica de machos e fêmeas.

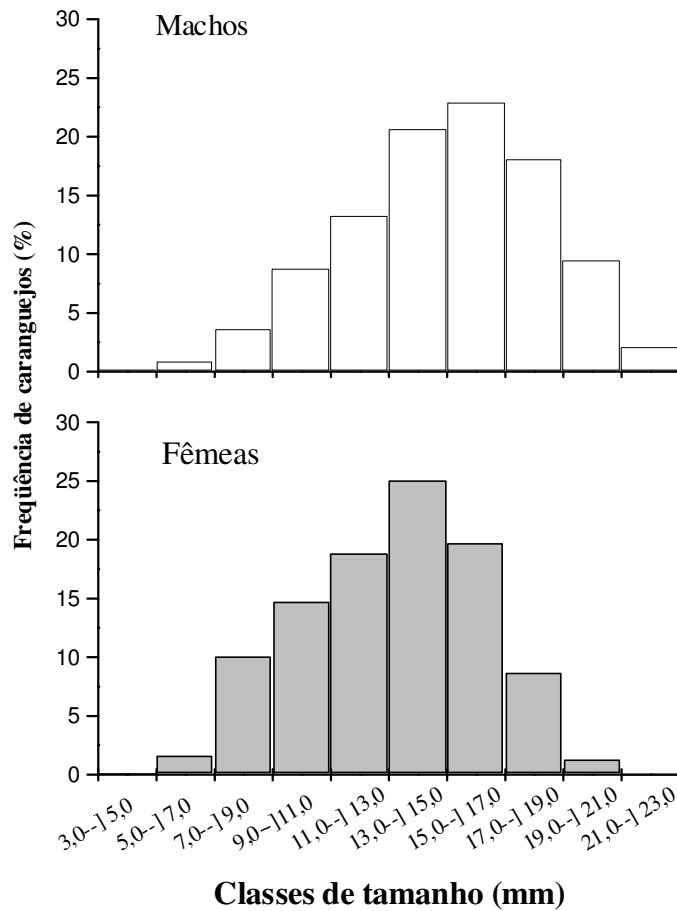


FIGURA 5 – *Uca rapax*. Distribuição de frequência em classes de tamanho (LC em mm) de machos e fêmeas.

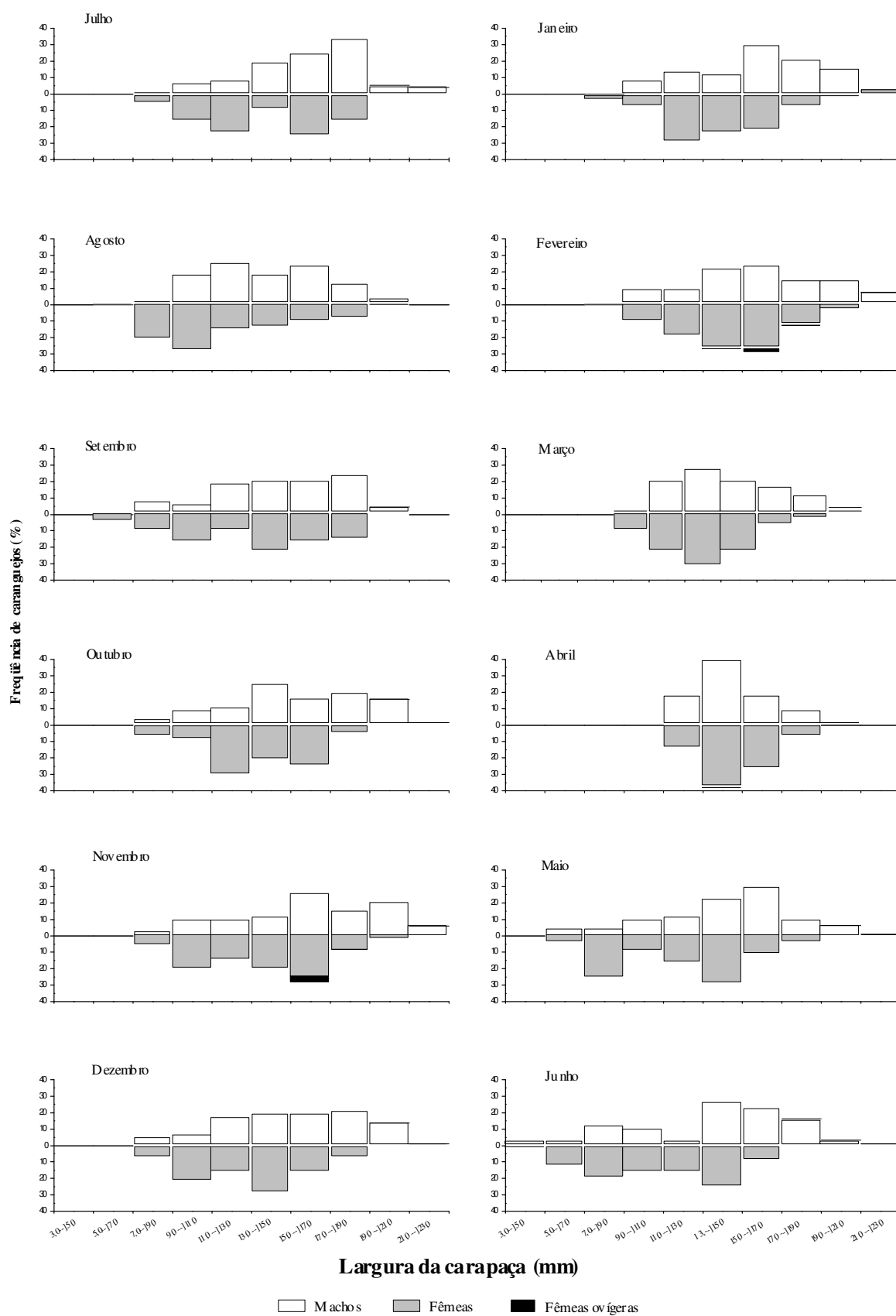


FIGURA 6 – *Uca rapax*. Frequência relativa (%) mensal da largura da carapaça (mm), para cada categoria demográfica.



Analisando-se a proporção de machos e fêmeas mensalmente, observou-se que houve diferença significativa ( $p < 0,05$ ) na proporção nos meses julho, agosto e dezembro de 2001 e abril, maio e junho de 2002. Entretanto, a razão sexual para o total de caranguejos analisados não diferiu da proporção de 1:1, sendo 1:1,25 (machos: fêmea) ( $p > 0,05$ ) (Figura 7A).

Machos e fêmeas foram registrados em todas as classes de tamanho, com maior ocorrência de machos nas últimas classes e fêmeas nas classes intermediárias. Houve diferença significativa na proporção sexual na maioria das classes ( $p < 0,05$ ) (Figura 7B).

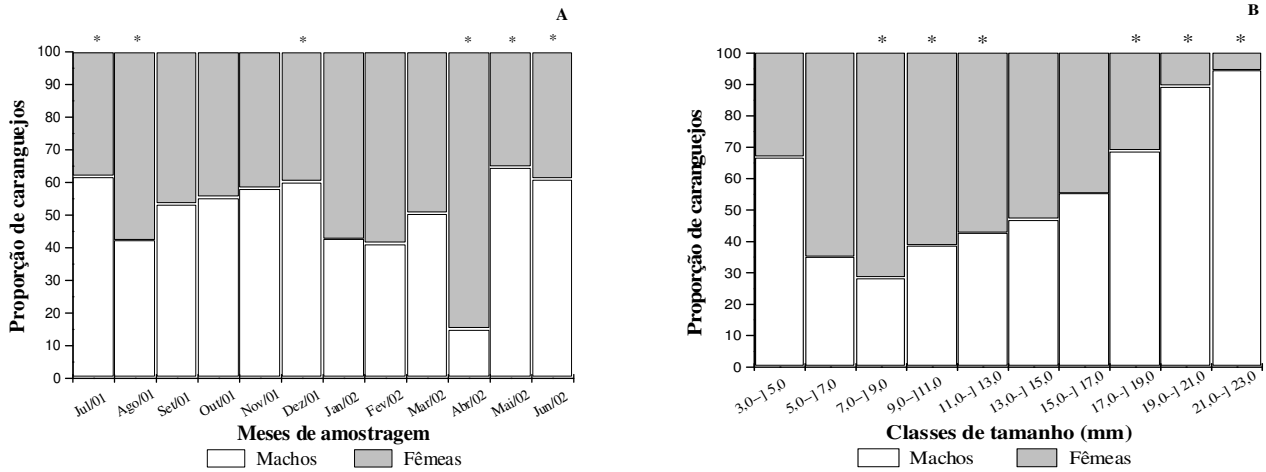


FIGURA 7 – *Uca rapax*. Razão sexual mensal (A) e por classe de tamanho de largura de carapaça (B). O \* acima da coluna indica diferença significativa entre as proporções de machos e fêmeas ( $p < 0,05$ ).

Ao longo dos meses de estudo constatou-se um recrutamento contínuo devido à presença de juvenis ao longo do ano, sendo que os mesmos ocorreram em maior frequência no outono (38,4%) e inverno (46,5%), que não diferiram significativamente entre si ( $p < 0,05$ ) (Figura 8).

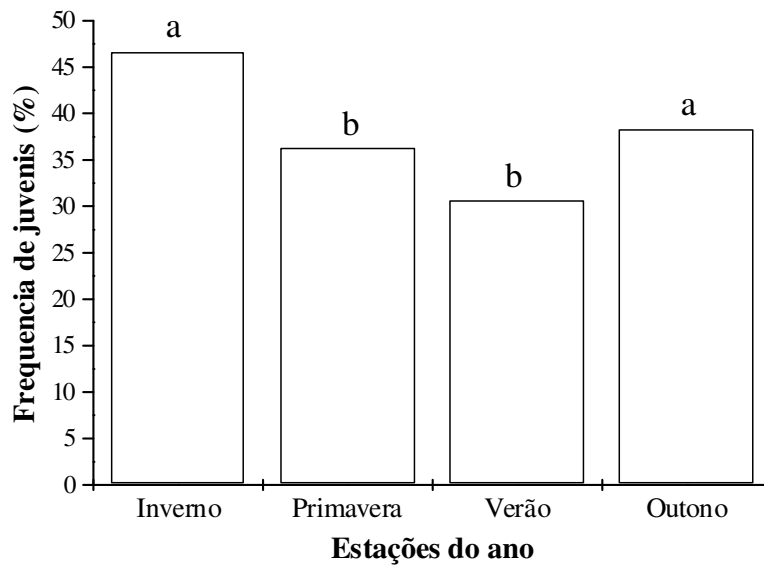


FIGURA 8 – *Uca rapax*. Recrutamento ao longo das estações do ano. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente ( $p > 0,05$ ).

#### 4 – DISCUSSÃO

Em fêmeas, a relação largura do abdome vs. largura da carapaça demonstra a passagem da fase juvenil para a adulta, desde que a largura do abdome apresente um crescimento mais acentuado do que a largura da carapaça, já que o abdome proporciona uma ampla área para segurar e proteger os ovos durante a incubação (Hartnoll 1982). Porém, os machos em muitas espécies de Brachyura apresentam um maior crescimento dos quelípodos em relação às outras partes do corpo, devido ao fato desta estrutura ser usada para atração de fêmeas durante a corte (Crane 1941), para a captura do alimento, para disputa (Hiatt 1948) e, também, para defesa de território. Em *U. rapax*, tanto o quelípodo como o abdome crescem em uma taxa mais elevada do que a largura da carapaça durante a ontogênese, uma vez que estas dimensões estão diretamente relacionadas ao processo reprodutivo. Alometria positiva no crescimento do quelípodo dos machos e do abdome das fêmeas já foi observado para esta mesma espécie em duas populações provenientes de Ubatuba, RS (Castiglioni & Negreiros-Franzoza 2004) e em outras espécies de *Uca*, tais como *U. leptodactyla* Rathbun 1896 (Masunari & Swiech-Ayoub 2003), *U. thayeri* Rathbun, 1900 (Negreiros-Franzoza *et al.* 2003), *U. burgersi* Holthuis, 1967 (Benetti & Negreiros-Franzoza 2004), *U. mordax* (Smith, 1870) (Masunari & Dissenha 2005) e *U. maracoani* (Latreille, 1803) (Masunari *et al.* 2005).

Apesar de machos e fêmeas apresentarem os caracteres sexuais formados que os capacitem a se reproduzir, isto não indica que os mesmos já estão completamente maduros, devendo levar-se em consideração também aspectos fisiológicos, como o desenvolvimento gonadal dos caranguejos. Assim que a cópula ocorra com sucesso, a espermatogênese ou a ovogênese devem estar acontecendo paralelamente ou, subseqüentemente, à aquisição de uma morfologia externa compatível com a fase adulta (Santos & Negreiros-Franzoza 1996), sendo que para *U. rapax* tais fatos são observados aproximadamente com 14,1 mm de LC em machos (valor correspondente a maturidade morfológica) e 12,7 mm de LC em fêmeas (valor correspondente ao tamanho em que 50% das fêmeas encontram-se fisiologicamente maduras).

Os valores registrados para machos e fêmeas de *U. rapax* na análise morfológica externa quanto na interna, foram similares, indicando que o desenvolvimento gonadal inicia-se, provavelmente, ao mesmo tempo em que o caranguejo começa a preparar-se externamente para a vida adulta, ou seja, após a muda da puberdade. Este fato foi observado para esta mesma espécie em duas populações distintas provenientes de Ubatuba, SP (Castiglioni & Negreiros-Franzoza 2004, 2006 a), em *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 (Santos & Negreiros-Franzoza 1996) e em *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Reigada & Negreiros-Franzoza 1999).

Os machos de *Uca rapax* maturaram com tamanhos superiores às fêmeas, o que pode estar relacionado ao menor investimento energético por parte das fêmeas no crescimento somático, pois estas gastam parte de suas energias no desenvolvimento das gônadas e formação e manutenção dos ovos e dessa maneira os machos adquirem tamanhos superiores com o mesmo recurso alimentar e, conseqüentemente, a maturidade sexual será atingida com tamanhos maiores do que as fêmeas. Tal fato foi observado para esta mesma espécie, em duas populações distintas proveniente de Ubatuba, SP (Castiglioni & Negreiros-Franzoza 2004, 2005) e em outros braquiúros estudados por Mantelatto & Franzoza (1996), Pinheiro & Franzoza (1998), Muiño *et al.* (1999) e Castiglioni & Santos (2000).

A espécie *Uca rapax* apresentou dimorfismo sexual em relação ao tamanho médio da largura da carapaça dos caranguejos, considerando que os machos atingiram tamanho superior ao das fêmeas. De acordo com Warner (1967) e Díaz & Conde (1989), a diferença de tamanhos entre os sexos, parece estar relacionada com uma taxa elevada de crescimento ou um período mais prolongado de crescimento em machos, sendo que as fêmeas direcionam grande parte das reservas energéticas acumuladas no hepatopâncreas para o desenvolvimento gonadal e suprimento da massa de ovos durante a postura, fato que provavelmente explica a diferença de tamanho entre machos e fêmeas de *U. rapax*. Diferentes taxas de mortalidade, migração, maior facilidade de um dos sexos suportar as adversidades ambientais, desequilíbrio espacial e temporal na utilização dos recursos, diferenças na eficiência de forrageamento, assimilação ou aquisição do alimento e padrões

comportamentais diferenciais entre os sexos, podem ser apontados como outros fatores que podem influenciar as taxas diferenciais de crescimento entre machos e fêmeas de braquiúros (Giesel 1972, Crane 1975, Wolf *et al.* 1975, Montague 1980).

De acordo com Thurman II (1985), a distribuição de frequência de tamanho de uma população é uma característica dinâmica que pode variar ao longo do ano como resultado da reprodução e rápido recrutamento das larvas. A unimodalidade verificada na distribuição de frequência de tamanho é geralmente característica de uma população estável, a qual apresenta recrutamento contínuo e taxas de mortalidade constantes ao longo do ciclo de vida. Entretanto, a bimodalidade pode ser caracterizada por um crescimento lento na fase imatura ou madura, pulsos de recrutamento, migração, mortalidade ou comportamento diferencial (Díaz & Conde 1989). Uma distribuição de frequência bimodal, decorrente de um período reprodutivo sazonal foi verificado em várias espécies de ocipodídeos estudados por Colby & Fonseca (1984), Thurman II (1985), Spivak *et al.* (1991), Negreiros-Fransozo *et al.* (2002) e Costa & Negreiros-Fransozo (2002). Por outro lado uma distribuição de frequência unimodal foi observada em caranguejos violinistas de zonas temperadas e tropicais, sugerindo que a reprodução é contínua ao longo do ano (Thurman II 1985, Colpo & Negreiros-Fransozo, 2004). A distribuição de frequência de largura da carapaça verificada na população de *Uca rapax* no presente estudo apresentou-se unimodal, provavelmente devido ao fato desta espécie reproduzir-se ao longo do ano. Entretanto, em outro estudo realizado com esta mesma espécie por Castiglioni & Negreiros-Fransozo (2005), no manguezal de Itamambuca, em Ubatuba (SP) foi observado bimodalidade na distribuição de frequência, provavelmente decorrente do fato desta espécie reproduzir-se mais intensamente em determinada época do ano (verão).

Os desvios na proporção sexual, em várias espécies do gênero *Uca*, favorecem os machos, como verificado por Valiela *et al.* (1974), Spivak *et al.* (1991), Emmerson (1994) e Colpo & Negreiros-Fransozo (2004). A razão sexual anual encontrada em *U. rapax* neste estudo, entretanto não diferiu da proporção de 1:1. Alguns autores como Powers (1975), Ahmed (1976) e Castiglioni & Negreiros-Fransozo (2005), estudando essa mesma espécie, verificaram que os machos representam 52%, 59% e 51,4% da população, respectivamente, o que evidencia um certo equilíbrio entre as proporções sexuais. Os desvios na proporção sexual parecem estar relacionados com o sistema de reprodução dos caranguejos violinistas, pois os machos gastam mais tempo movimentando seu quelípodo maior, defendendo e disputando território para atrair as fêmeas, permanecendo mais tempo expostos na superfície e assim podem se tornar mais suscetíveis a predação (Valiela *et al.* 1974, Montague 1980, Emmerson 1994). Outros fatores bióticos e abióticos como disponibilidade alimentar, fragmentação de habitat, comportamento diferencial, utilização espacial ou temporal diferencial dos recursos, taxas de mortalidade diferenciais e padrões de migração são apontados como fatores que podem causar desvios na proporção sexual (Wilson & Pianka 1963, Giesel 1972, Wolf *et al.* 1975, Montague 1980, Genomi 1985). Apesar de machos e fêmeas de *U. rapax*, assim como os demais caranguejos violonistas, apresentarem um comportamento diferencial, no qual os machos ficam mais tempo expostos na superfície a procura de fêmeas para acasalar, este fato não foi suficiente para os machos fossem capturados com maior abundância nas amostragens do presente trabalho.

A espécie *U. rapax* apresentou o padrão anômalo de proporção sexual nas classes de tamanho de largura da carapaça, sendo que neste padrão há predominância de um dos sexos nas classes intermediárias (fêmeas) e nas classes maiores o sexo oposto (machos) apresenta-se em maiores proporções. Este padrão observado em *U. rapax* pode ser explicado pelo crescimento diferencial entre machos e fêmeas, pois as fêmeas disponibilizam parte de suas energias para a reprodução e durante o tempo em que elas estão incubando os ovos cessam-se os eventos de crescimento somático, os quais são antagônicos aos eventos reprodutivos, retardando dessa maneira o seu crescimento em relação ao machos (Adiyody & Adiyodi 1970, Wenner, 1972). O fato dos machos predominarem nas classes de tamanho superiores pode ser também decorrente do fato das fêmeas de *U. rapax*, assim como as demais espécies de *Uca* que apresentam frente larga, possuírem o hábito de incubarem os ovos no interior das tocas, permanecendo sem se alimentar durante este período. Dessa maneira o crescimento das fêmeas torna-se limitado uma vez que as energias armazenadas são utilizadas para a sua própria manutenção e para o desenvolvimento dos embriões, e assim os machos atingem maiores dimensões (Henmi & Kaneto 1989). O

padrão anômalo já foi observado em *Aratus pisonii* estudado por Díaz & Conde (1989), em *Cyrtograpsus angulatus* Dana 1851 estudado por Castiglioni & Santos (2000) e em *U. rapax* investigada por Castiglioni & Negreiros-Franzozo (2005).

Costa & Negreiros-Franzozo (2002) analisando a biologia populacional de *Uca thayeri* no manguezal do rio Comprido em Ubatuba, verificaram que os caranguejos recrutaram ao longo do ano, mas com maior intensidade nos meses mais frios do ano como foi observado para a população de *U. rapax*, proveniente de Paraty. Este recrutamento mais intenso nos meses do outono e inverno são provenientes da maior intensidade reprodutiva de *U. rapax* observada nos meses mais quentes do ano (Castiglioni & Negreiros-Franzozo 2006 b).

Apesar da população de *U. rapax* viver em uma área estuarina degradada, em que todas as árvores típicas de ecossistema manguezal foram cortadas, os aspectos biológicos investigados no presente trabalho não apresentaram diferenças marcantes quando comparados com outras duas populações desta mesma espécie provenientes de manguezais sujeitos à pequena ou nenhuma ação antrópica na região de Ubatuba, SP (Castiglioni & Negreiros-Franzozo 2004, 2005, 2006 b). Estes resultados demonstram a plasticidade de *U. rapax* aos diversos tipos de ambientes, pois apesar dela habitar uma área impactada, a sua estrutura populacional e o tamanho dos animais na maturidade sexual não foram afetados. Provavelmente estes caranguejos estão obtendo energia de outras fontes alternativas de alimento, como bactérias, algas e outros organismos existentes no substrato, as quais são suficientes para a realização das funções vitais e para a manutenção da população de *U. rapax* no estuário do rio Paraty.

## AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP #94/4878-8; #98/03134-6 e #01/01810-9) pelo suporte financeiro e, também, aos colegas do NEBEC (Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos) pelo auxílio durante as atividades de campo e laboratoriais. Este trabalho foi realizado de acordo com as normas federais (IBAMA) para amostragens de animais silvestres.

## LITERATURA CITADA

- ABELLÓ, P. 1989. Reproductive biology of *Macropipus tuberculatus* (Roux, 1830) (Brachyura, Portunidae) in the Northwestern Mediterranean. *Ophelia*, 30(1): 47-53.
- ADIYODI, KG & RG ADIYODI. 1970. Endocrine control of reproduction in decapod Crustacea. *Biol. Rev. Camb. Physiological Soc.*, 45: 121:165.
- AHMED, M. 1976. A study of the normal and aberrant sexual types of the Venezuelan fiddler crabs *Uca cumulanta* e *Uca rapax*. *Bull. Mar. Sci.*, 26: 499-505.
- BENETTI, AS & ML NEGREIROS-FRANZOZO. 2004. Relative growth of *Uca burgersi* (Crustacea, Ocypodidae) from two mangroves in the southeastern Brazil coast. *Iheringia, Sér. Zool*, 94 (1): 67-72.
- CASTIGLIONI, DS & S SANTOS. 2000. Population structure of *Cyrtograpsus angulatus* Dana, 1851 (Brachyura, Grapsidae) in the Lagoa do Peixe, Rio Grande do Sul, Brazil. *Nauplius*, 8 (2): 173-178.
- CASTIGLIONI, DS & ML NEGREIROS FRANZOZO. 2004. Comparative analysis of the relative growth of *Uca rapax* (Smith, 1870) (Crustacea, Ocypodidae) from two mangroves in São Paulo, Brazil. *Rev. Bras. Zool.*, 21 (1): 137-144.
- CASTIGLIONI, DS, D SILVA-CASTIGLIONI & ML NEGREIROS-FRANZOZO. 2004. Somatic growth of the fiddler crab *Uca rapax* (Smith, 1870) (Brachyura, Ocypodidae) from two subtropical mangroves. *Universidade y Ciencia*, 20 (39): 15-22.
- CASTIGLIONI, DS & ML NEGREIROS-FRANZOZO. 2005. Comparative population biology of *Uca rapax* (Smith, 1870) (Brachyura, Ocypodidae) from Itamambuca and Ubatumirim mangroves in Ubatuba littoral, Brazil. *J. Nat. Hist.*, 39 (19): 1627-1640.
- CASTIGLIONI, DS & ML NEGREIROS-FRANZOZO. 2006 a. Physiologic sexual maturity of the fiddler crab *Uca rapax* (Smith, 1870) (Crustacea, Ocypodidae) from two mangroves in Ubatuba, Brazil. *Braz. Arch. Biol. Tech.*, 49(2): 239-248.
- CASTIGLIONI, DS & ML NEGREIROS-FRANZOZO. 2006 b. Ciclo reprodutivo do caranguejo violinista *Uca rapax* (Smith) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) habitante de um estuário degradado em Paraty, Rio de Janeiro, Brasil. *Rev. Bras. Zool.*, 23(2): 331-339.
- CHRISTY, JH. 1978. Adaptive significance of reproductive cycles in the fiddler crab *Uca pugilator*: a hypothesis. *Science*, 199: 453-455.
- COLBY, DR & MS FONSECA. 1984. Population dynamics, spatial dispersion and somatic growth of the sand fiddler crab *Uca pugilator*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 16: 269-279.
- COLPO, KD & ML NEGREIROS-FRANZOZO. 2004. Comparison of the population structure of the fiddler crab *Uca vocator* (Herbst, 1804) from

- three subtropical mangrove forest. *Scient. Mar.*, 68(1): 139-146.
- CONDE, JE & H DÍAZ. 1989. The mangrove tree crab *Aratus pisonii* in a tropical estuarine coastal lagoon. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 28: 639-650.
- COSTA, TM & ML NEGREIROS-FRANSOZO. 1998. The reproductive cycle of *Callinectes danae* Smith, 1869 (Decapoda, Portunidae) in the Ubatuba region, Brazil. *Crustaceana*, 71(6):615-627.
- COSTA, TM & ML NEGREIROS-FRANSOZO. 2002. Population biology of *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Brachyura, Ocypodidae) in a subtropical South American mangrove area: results from transect and catch-per-unit-effort techniques. *Crustaceana*, 75 (10): 1201-1218.
- CRANE, J. 1941. Eastern Pacific expeditions of the New York Zoological Society. XXIX. On the growth and ecology of brachyuran crabs of the genus *Ocypode*. *Zoologica*, 26: 297-310.
- CRANE, J. 1975. Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: genus *Uca*. New Jersey: Princepton University Press, 736p.
- CURI, PR & RV de MORAES. 1981. Associação, homogeneidade e contrastes entre proporções em tabelas contendo distribuições multinomiais. *Ciên. Cult.*, 33 (5):712-722.
- DÍAZ, H & JE CONDE. 1989. Population dynamics and life of mangrove crab *Aratus pisonii* (Brachyura, Grapsidae) in a marine environment. *Bull. Mar. Sci.*, 45:148-163.
- EMMERSON, WD. 1994. Seasonal breeding cycles and sex ratio of eight species of crabs from Mgazana, a mangrove estuary in Transkei, southern Africa. *J. Crust. Biol.*, 14 (3): 568-578.
- GENONI, GP. 1985. Food limitation in salt marsh fiddler crab *Uca rapax* (Smith) (Decapoda, Ocypodidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 87: 97-110.
- GIESEL, JT. 1972. Sex ratio, rate of evolution, and environmental heterogeneity. *Amer.Nat.*, 106 (949): 380-387.
- HARTNOL, RG. 1982. Growth. In: BLISS, DE. (Eds.). *The Biology of Crustacea embryology, morphology and genetics*. New York, Academic Press, Inc. 2: 11-196.
- HENMI, Y & M KANETO. 1989. Reproductive ecology of three ocypodid crabs. I. The influence of activity differences on reproductive traits. *Ecol. Res.*, 4: 17-29.
- HENMI, Y. 1992. Annual fluctuation of life-history traits in the mud crab *Macrophthalmus japonicus*. *Mar. Biol.*, 113: 569-577.
- HIATT, RW. 1948. The biology of the lined shore crab, *Pachygrapsus crassipes* Randall. *Pac. Sci.*, 2: 135-213.
- HUXLEY, JS. 1950. Relative growth and form transformation. *Proc. Royal Soc. London*, 137 (B): 465-469.
- HYATT, GW & M SALMON. 1977. Combat in the fiddler crabs *Uca pugilator* and *U. pugnax*: A quantitative analysis. *Behaviour*, 65 (3-4): 182-211.
- MANTELATTO, FLM & A FRANSOZO. 1996. Size at sexual maturity in *Callinectes ornatus* (Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region (SP), Brazil. *Nauplius*, 4: 29-38.
- MASUNARI, S & BP SWIECH-AYOUB. 2003. Crescimento relativo em *Uca leptodactyla* Rathbun (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). *Rev. Bras. Zool.*, 20 (3): 487-491.
- MASUNARI, S, N DISSENHA & RC FALCÃO. 2005. Crescimento relativo e destreza dos quelípodos de *Uca maracoani* (Latreille) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) no Baixo Mirim, Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Zool.*, 22 (4): 974-983.
- MASUNARI, S & N DISSENHA. 2005. Alometria no crescimento de *Uca mordax* (Smith) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Zool.*, 22 (4): 984-990.
- MELO, GAS. 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos, siris) do litoral brasileiro. São Paulo, Plêiade, FAPESP. 604p.
- MILLER, DC. 1961. The feeding mechanism of fiddler crabs, with ecological considerations of feeding adaptations. *Zoologica*, 46 (8): 89-101.
- MONTAGUE, CL. 1980. A natural history of temperate western Atlantic fiddler crabs. *Cont. Mar. Sci.*, 23: 25-55.
- MOURA, DE, CC LAMPARELLI, FO RODRIGUES & RC VINCENT. 1998. Decomposição de folhas em manguezais na região de Bertioiga, São Paulo, Brasil. In: *Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros*, 1: 130-148.
- MUINO, R, L FERNÁNDEZ, E GONZÁLEZ-GURRIARÁN, J FREIRE & JA VILAR. 1999. Size at maturity of *Liocarcinus depurator* (Brachyura: Portunidae): a reproductive and morphometric study. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 79: 295-303.
- MURAI, M, S GOSHIMA & Y NAKASONE. 1982. Some behavioral characteristic related to food supply and soil texture of burrowing habitats observed on *Uca vocans vocans* and *U. lactea perplexa*. *Mar. Biol.*, 66: 191-197,
- NEGREIROS-FRANSOZO, ML, A FRANSOZO & G BERTINI. 2002. Reproductive cycle and recruitment period of *Ocypode quadrata* (Decapoda: Ocypodidae) at a sandy beach in southeastern Brazil. *J. Crust. Biol.*, 22(1): 157-161.
- NEGREIROS-FRANSOZO, ML, KD COLPO & TM COSTA. 2003. Allometric growth in the fiddler crab *Uca thayeri* (Brachyura, Ocypodidae) from a subtropical mangrove. *J. Crust. Biol.*, 23 (2): 273-279.
- PINHEIRO, MAA & A FRANSOZO. 1998. Sexual maturity of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamamrck, 1818) (Decapoda, Brachyura, Portunidae), in the Ubatuba littoral, São Paulo State, Brazil. *Crustaceana*, 71 (4): 434-452.
- POWERS, LW. 1975. The fiddler crab burrow: a study in behavioral ecology. PH. D. Thesis. Univ. Texas, Austin. 199pp.
- REIGADA, ALD & ML Negreiros-Fransozo. 1999. Maturidade sexual em *Hepatus pudibundus* (decapoda, Brachyura, Calappidae). *Iheringia. Ser. Zool.*, (86): 159-164.
- SANTOS, S & ML NEGREIROS-FRANSOZO. 1996. Maturidade fisiológica em *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) na região de Ubatuba, SP. *Pap. Avulsos Zool.*, 39 (20): 365-377.
- SILVA DA, SC, MO SILVA & RHP VIRGA. 1994. Determinação da composição de organismos da fauna detritívora que atuam na decomposição vegetal no manguezal. *III simpósio de Ecossistema da Costa Brasileira*, 1: 167-170.
- SIMONS, M.J & MB JONES. 1981. Population and reproductive biology of the mud crab *Macrophthalmus hirtipes* (Jacquinot, 1853) (Ocypodidae), from marine and estuarine habitats. *J. Nat. Hist.*, 15: 981-994.

- SPIVAK, ED, MA GAVIO & CE NAVARRO. 1991. Life history and structure of the world's southernmost *Uca* population: *Uca uruguayensis* (Crustacea, Brachyura) in Mar Chiquita Lagoon (Argentina). *Bull. Mar. Sci.*, 48 (3): 679-688.
- SOMERTON, D. 1980 a. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1488-1494.
- SOMERTON, D. 1980 b. Fitting straight lines to Hiatt growth diagrams: a re-evaluation. *J. Cons. Int. Explr. Mer.*, 39: 15-9.
- THURMAN II, CL. 1985. Reproductive biology and population structure of the fiddler crab *Uca subcilindrica* (Stimpson). *Biol. Bull.*, 169: 215-229.
- TROTT, TJ. 1996. On the sex ratio of the painted ghost crab *Ocypode gaudichaudii* H. Milne Edwards & Lucas, 1843 (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, 71 (1): 47-56.
- TWILLEY, RR, SC SNEDAKER, A YÁNEZ-ARANCIBIA & E MEDINA. 1995. Mangroves system. In: VH HEYWOOD (Ed.). Global biodiversity assessment, biodiversity and ecosystem function: ecosystem analyses. pp. 387-393. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- VALIELA, ID, JF BABIEC, W ATHERTON, S SEITZINGER & C KREB. 1974. Some consequences of sexual dimorphism feeding in male and female fiddler crabs *Uca pugnax* (Smith). *Biol. Bull.*, 147: 652-660 .
- VAZZOLER, AEAM. 1996. Biologia reprodutiva de peixes teleósteos: teoria e prática. Maringá: EDUEM, São Paulo: SBI, 1996. 169p.
- WARNER, GF. 1967. The life history of the mangrove tree crab *Aratus pisonii*. *J. Zool.*, 53: 321-335.
- WENNER, AM. 1972. Sex-ratio as a function of size in marine Crustacea. *Amer. Nat.*, 106: 321-350.
- WILSON, MF & ER PIANKA. 1963. Sexual selection sex-ratio and mating system. *Amer. Nat.*, 97: 405-407.
- WOLF, P, SF SHANHOLTAER & RJ REIMOLD. 1975. Population estimates for *Uca pugnax* on Duplin estuary marsh. Georgia, USA. *Crustaceana*, 29: 79-91.
- ZANDERS, IP & WE ROJAS. 1996. Salinity effects on Cadmium accumulation in various tissues of the tropical fiddler crab *Uca rapax*. *Environ. Poll.*, 96 (3), 293-299.
- ZAR, JH. 1996. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Upper Sadle River, 662p.