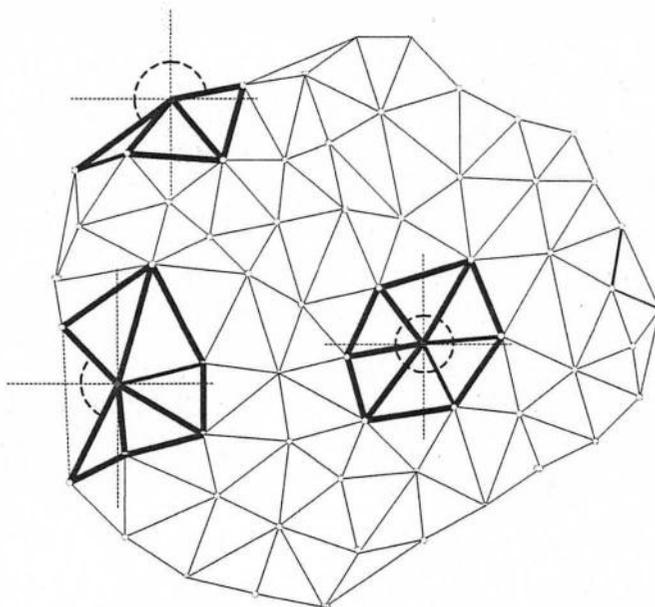


MARCOS SOARES BARBEITOS



Varição de formas de crescimento de *Montastraea cavernosa*
(Linnaeus, 1767) (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia):
uma abordagem modular.

Dissertação apresentada à Coordenação de Pós
graduação em Zoologia da Universidade Federal do Rio
de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à
obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas –
Zoologia.

Rio de Janeiro

2000

Marcos Soares Barbeitos

Variação de formas de crescimento de *Montastraea cavernosa*
(Linnaeus, 1767) (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia):
uma abordagem modular.

Banca Examinadora:

Prof. CLOVIS BARREIRA E CASTRO
(Presidente da banca)

Prof. SÉRGIO ROSSO

Prof. CHRISTINE COSTA BARRETO

Rio de Janeiro, de de

Trabalho realizado no Setor de Celenterologia,
Departamento de Invertebrados, Museu Nacional,
Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Orientadores: Dra. Débora de Oliveira Pires e Dr. Clovis Barreira e Castro
Universidade Federal do Rio de Janeiro
Museu Nacional
Departamento de Invertebrados

FICHA CATALOGRÁFICA

BARBEITOS, Marcos S.

Varição de formas de crescimento de *Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1767) (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia): uma abordagem modular. Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional, 2000. xii - 139

Tese: Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia)

1. *Montastraea cavernosa* 2. Scleractinia 3. organismo modular

I Universidade Federal do Rio de Janeiro – Museu Nacional

II. Teses

*“Which point on Earth shall thy walk from, and
following a straight line, find not the sea?”*

Herman Melville

Moby Dick

Agradecimentos

Certamente, sem a colaboração de muitos este trabalho (tese? dissertação?) não teria sido possível. A listagem abaixo, é bastante resumida e não está necessariamente em ordem de importância.

Agradeço aos meus orientadores, pela tão agradável acolhida do mineiro maluco que um dia cismou em trabalhar com corais. Agradeço em especial à imensa dose de paciência (para não dizer de saco) manifestada durante estes dois anos e alguns meses de convivência e, principalmente, pela presteza nos procedimentos de conclusão desta tese. Nem todo o queijo da Serra da Canastra vai pagar meu débito com vocês. Obrigado!

Agradeço à CAPES pela bolsa de mestrado.

Agradeço à Tia Sônia pelo apoio logístico-militar durante minha estada na cidade maravilhosa.

Pela ajuda na destruição dos recifes de corais, agradeço a Ratto, Léo, Afonso, Cris e Laura Buitron, Reislinha, Bertram, Rocha, Andrey, Panelon, Anderson, Bárbara e Pitombo. Valeu galera!

Pela ótima convivência durante minha residência no Rio agradeço aos cariocas, em especial a todos do Departamento de Invertebrados MN/UFRJ e em particular ao pessoal do Setor de Celenterologia MN/UFRJ (Ratto, Bárbara, Mônica, Michelle, Lívia, Marcelinho e Panelas). Agradeço também ao Paulo “not so” Young por ter xerocado, há mais de 20 anos, todos os artigos que jamais imaginei que iria precisara para esta tese.

Como já disse o Riobaldo (que cito de orelha de tanto ouvir discurso do Ângelo Machado), “Mestre não é só quem ensina, mas quem de repente aprende”. Aos meus grandes mestres, dedico este trabalho (embora saiba que vocês mereçam muito mais), e por ele eu peço a benção:

A sua benção Antônio José da Costa Lima, querido mestre da adolescência, verniz de filosofia e empurrão definitivo em direção à carreira científica, sem o qual nada disso teria acontecido. Obrigado! Pelo pouco mais de azul, peço também a benção ao bom Jorge Vieira, a quem eu ainda espero encontrar em alguma volta da vida.

A sua benção, Terezinha Abreu Gontijo, mestra ímpar, que deveria ensinar a ler os doutores no templo. Do Marcão você terá sempre admiração e saudades eternas de quem será para sempre seu discípulo.

A sua benção, “padrino”, co-autor, guru e querido amigo, “Il capo di tutti capi”, Don Rogério Parentoni Martins. (“Io non dimentico il giorni scorsi...”). De você Rogério, posso apenas a dizer, que sem sua benção, nada há a fazer. Todos os meus mais sinceros agradecimentos serão sempre insuficientes.

A sua benção, mentor intelectual, excepcional figura humana e queridíssimo Mestle *Paepalanthus*, José Eugênio Côrtes Figueira. “Ô Taioba, põe a densidade no modelo...” foi definitivamente a frase da década. Do fundo do coração do pequeno zoantídeo, valeu Zé!

Agradeço ao matemágico Michel Spira pelas luzes essenciais sobre os “triângulos platônicos”.

Agradecimentos especiais e nunca bastantes a Marcelinho Semeraro. Simplesmente por tudo e muito mais. Os agradecimentos são extensíveis também à senhora sua mãe, D. Dâmala, que tanto alegrou minha vida no Museu com suas marmitas e berinjelas de Água Santa.

Agradecimentos especialíssimos também ao Emiliano “Emily” “Sidnelson” “Picachu” Nicholas “Panelon”, amigo novo e de inestimável valor, com quem já viajei em tantas idéias e tantas mais ainda há a viajar. Agradeço ainda ao Rodrigo e Beth pela amizade e pelo carinho no eixo Rio/São Paulo.

Agradecimentos especialíssimos aos Escalafobéticos, Wolverines e Búfalos D’água, extensíveis, naturalmente, às respectivas, pelos anos de convivência inigualável, especialmente pelos últimos dois. Como diria o Nog, “Ei, caras, vocês são demais!”. Também à boa e velha Maria Cristina, pela ajuda nas análises estatísticas e pela reinvenção da triangulação de Delaunay ou a “reinterpretação da roda” (VENTURA, 2000).

Agradeço à minha família, em especial ao meu pai e meu irmão, por quase tudo que sou, ainda que antes pelo avesso que pelo direito do exemplo.

Finalmente, agradeço à Reisle por alguns dos melhores dias destes dois anos de mestrado.

Resumo

Animais clonais crescem por acréscimo de unidades funcionais (zoóides) as quais formam a colônia. A abordagem modular consiste em descrever a forma das colônias do ponto de vista do arranjo e tamanho dos módulos. A abordagem modular foi usada aqui para quantificar variações na forma de crescimento do coral *Montastraea cavernosa* a partir da mensuração do arranjo e áreas dos pólipos na face interna do tecido colonial. Foram coletadas 46 amostras no Parcel das Paredes (BA) e João Pessoa (PB). Os resultados mostraram que área dos pólipos é parcialmente explicada por fatores ligados ao espaçamento entre eles. Estes fatores variam com a forma da colônia e com a faixa de tamanho de pólipos considerada. Foi proposto um modelo conceitual hipotético para a relação entre a forma de crescimento colonial, o tamanho e a organização dos pólipos. São discutidas possíveis razões evolutivas para o modelo proposto e implicações deste para estudos morfométricos da espécie.

Palavras chave: *Montastraea cavernosa*, tamanho de pólipos, organismo modular, triangulação de Delaunay, forma de crescimento.

Abstract

Clonal animals grow through addition of functional units (zooids), whose assemblage constitutes a colony. The modular approach consists in describing colony form from the arrangement and size of modules. The modular approach was used here to access variations in growth forms of the coral *Montastraea cavernosa* using the arrangement and the size of polyps in the inner face of the colonial of 46 samples collected in Parcel das Paredes (BA) and João Pessoa (PB). Results showed that area of the polyps is partially explained by factors related to the spacing among them. These factors vary with the form of the colony and with the range of polyp sizes being analyzed. A hypothetical conceptual model for the relationship among colonial growth forms, polyp sizes and organization is proposed. Possible evolutionary reasons for such a model are discussed as well as possible implications to morphometric studies of this species.

Key words: *Montastraea cavernosa*, polyp size, modular organism, Delaunay triangulation, growth form.

Índice

1. Introdução.....	1
1.1. A espécie estudada: <i>Montastraea cavernosa</i>	4
1.2. Objetivo.....	5
2. Material e Métodos.....	6
2.1. Coleta e Processamento do Material.....	6
2.2. Triangulação de Delaunay.....	8
2.3. Análises Estatísticas.....	9
3. Resultados.....	14
4. Discussão.....	22
4.1. Triangulação de Delaunay.....	22
4.2. Formas de Crescimento.....	24
4.3. Variação intra e intercolonial do tamanho dos pólipos.....	32
5. Conclusões.....	37
6. Referências Bibliográficas.....	39
7. Tabelas e Figuras.....	45
Figura 1. Representação esquemática de algumas das variáveis utilizadas nos modelos de regressão.....	45
Figura 2. Distribuição das áreas das colônias amostradas	45
Figura 3. Gráfico da regressão entre área de colônias inteiras e número de pólipos para colônias Hemisféricas e Incrustantes Pequenas	46
Figura 4. Distribuição de frequência percentual da área dos pólipos "Normais"	47
Figura 5. Variação intra e intercolonial da área de pólipos "Normais".....	48
Figura 6. Correlação entre a média e o desvio padrão da área dos pólipos "Normais" das colônias amostradas.....	49
Figura 7. Participação de pólipos "Majores" e "Menores" na população total de pólipos "Normais" das colônias amostradas.....	50
Figura 8. Diagramas representando a tecelagem de Delaunay das amostras de tecido.....	51
Figura 9. Distribuição de frequência percentual dos vizinhos de pólipos "Internos" por categoria de morfotipo.....	63
Figura 10. Distribuição de frequência percentual da área dos triângulos "Internos" por categoria de morfotipo.....	64
Figura 11. Representação esquemática da variação de densidade de pólipos em amostras de tecido.....	65
Figura 12. Resultados da Análise de Componentes Principais (todos os dados).....	73
Figura 13. Resultados da Análise de Componentes Principais (centróides das colônias).....	74

Figura 14. Histogramas bivariados da distribuição dos pontos ao longo dos dois componentes principais.....	75
Tabela 1. Distribuição das colônias e fragmentos de amostrados por local de coleta e profundidade	76
Tabela 2. Distribuição da área das amostras de tecido por local de coleta e profundidade...	76
Tabela 3. Distribuição das áreas das colônias de <i>M. cavernosa</i> amostradas por local de coleta e profundidade.....	77
Tabela 4. Estatísticas descritivas da área das colônias amostradas.....	77
Tabela 5. Estatísticas referentes a aspectos diversos das colônias coletadas.....	78
Tabela 6. Estatísticas da população de pólipos amostrados, agrupados por categoria de morfotipo.....	80
Tabela 7. Estatísticas descritivas da população de pólipos das colônias coletadas, agrupadas por local de coleta.....	81
Tabela 8. Estatísticas descritivas da variação da área dos pólipos "Normais" agrupados por morfotipo e por faixa de tamanho.....	83
Tabela 9. Resultados do teste de Komolgorov-Smirnov para área dos pólipos agrupados por categoria de morfotipos.....	84
Tabela 10. Resultados do teste de Wilcoxon para a variação intracolonial da área dos pólipos.....	84
Tabela 11. Estatísticas descritivas da distribuição de área dos pólipos das colônias coletadas, agrupadas por local de coleta.....	85
Tabela 12. Distribuição de frequência de número de vizinhos de pólipos "Internos", agrupados por categorias de morfotipo.....	87
Tabela 13. Resultados do teste de Chi-Quadrado para frequência de vizinhos de pólipos "Internos".....	87
Tabela 14. Estatísticas descritivas e distribuição de frequência do número de vizinhos dos pólipos "Internos" das colônias coletadas agrupadas por local de coleta	88
Tabela 15. Estatísticas descritivas da variação da área dos triângulos "Internos" agrupados por categoria de morfotipo.....	90
Tabela 16. Resultados do teste de Komolgorov-Smirnov para área dos triângulos "Internos" agrupados por categorias de morfotipos	90
Tabela 17. Estatísticas descritivas da distribuição da área dos triângulos internos de colônias agrupadas por local de coleta.....	91
Tabela 18. Parâmetros dos modelos de regressão linear múltipla para diferentes categorias de morfotipos	93
Tabela 19. Matrizes de correlação de Pearson entre variáveis dependentes e independentes dos modelos de regressão para cada categoria de morfotipo.....	94
Tabela 20. Matrizes de correlação de Pearson entre variáveis utilizadas na Análise de Componentes Principais.....	95
Tabela 21. Autovalores dos componentes principais e variâncias por eles explicadas	95
Tabela 22. Distribuição de pesos e variâncias explicadas pelos componentes principais ...	95

Anexo I.....	96
1. Sub-rotina “Seleciona Pólipos”.....	97
2. Sub-rotina “Diagramas Pólipos”.....	103
3. Sub-rotina “Não Comparáveis”.....	105
4. Sub-rotina “Bordas & Reordenação”.....	108
5. Sub-rotina “Redundância & Erros”.....	116
6. Sub-rotinas adicionais.....	122
7. Glossário de termos e variáveis computacionais.....	125
Tabelas e Figuras - Anexo.....	129
Figura. 15. Representação diagramática das relações de vizinhança entre pólipos para uma colônia Incrustante Pequena (inteira).....	129
Figura 16. Representação diagramática das relações de vizinhança entre pólipos de um fragmento de uma colônia Incrustante.....	130
Figura 17. Representação esquemática do processo de seleção e ordenação dos 20 vizinhos mais próximos a um pólipo.....	131
Figura 18. Representação das possíveis configurações de disposição espacial de quatro pólipos vizinhos	132
Figura 19. Representação esquemática do processo de seleção de vizinhos pela rotina “Seleciona Pólipos”	133
Figura 20. Representação esquemática do processo de ordenação de pólipos pela rotina “Bordas & Reordenação”.....	134
Figura 21. Representação esquemática do cálculo de ângulos formados por vizinhos adjacentes e pelo pólipo central	135
Figura 22. Representação esquemática da ocorrência de ausência de ligações entre pólipos na colônia.....	136
Tabela 23. Exemplo de entrada de dados referentes a pólipos de uma colônia coletada em João Pessoa (PB)	137
Tabela 24. Exemplo de entrada de dados na “Tabela Auxiliar de Intervalos”, referentes a fragmentos de colônias coletados no Parcel das Paredes (BA).....	137
Tabela 25. Exemplo de saída dos dados da tabela “Dados Vizinhos” gerada pela rotina “Seleciona Pólipos” a partir da tabela “Dados Pólipos”.....	138
Tabela 26. Exemplo de entrada hipotética de dados na tabela “Não Comparáveis”.....	138
Tabela 27. Exemplo de saída dos dados da tabela “Dados Triângulo” gerada pela rotina “Redundância & Erros” a partir da tabela “Dados Vizinhos”.....	139
Tabela 28. Exemplo de saída dos dados da tabela “Erros de Triangulação” gerada pela rotina “Redundância & Erros”	139
Tabela 29. Exemplo de dados inseridos na tabela auxiliar “Ausência de Ligações”	139

1. Introdução

Organismos modulares ou clonais crescem por repetições de unidades estruturais integradas (HARPER, 1977; KIM & LASKER, 1998). Sendo assim, o crescimento em colônias de organismos modulares é fruto do processo temporal e espacial da iteração modular. A forma como este processo ocorre, denominada astogenia, confere às colônias sua estrutura característica (HUGHES, 1989). Em animais modulares os módulos são chamados zoóides (ou pólipos, no caso de cnidários antozoários) e o conjunto deles, a colônia, é normalmente tratado como um indivíduo, uma vez que a integração morfo-fisiológica entre os zóides confere à colônia um grau de individualidade superior ao que seria esperado de uma mera agregação de unidades clonais (RYLAND & WARNER, 1986).

Embora o tamanho máximo destes módulos seja geneticamente determinado, o crescimento da colônia é, teoricamente, ilimitado (HUGHES & CONNELL, 1987, mas veja SEBENS, 1982 e KIM & LASKER, 1998). A maioria das espécies de animais clonais é sésil, sendo virtualmente incapazes de migrar para outros lugares quando submetidos a condições ambientais adversas. Entretanto, a natureza modular destes animais permite fissão, crescimento direcional, regeneração e fusão de fragmentos, bem como modificação adaptativa da colônia à medida que esta se expande (HUGHES & JACKSON, 1985; OKAMURA, 1992).

Estas características fazem a história de vida de animais clonais e solitários bastante diferentes (HUGHES, 1984; JACKSON & COATES, 1986) sugerindo um papel ecológico importante para modularidade. As possíveis vantagens do "bauplan" modular foram examinadas em relação à habilidade competitiva por espaço (JACKSON, 1977), estratégias e esforço reprodutivo (HALL & HUGHES, 1996), seleção de habitats (BUSS, 1979), estratégias defensivas (DYRYNDA, 1986) e variação de condições ambientais (FOSTER, 1979; OKAMURA, 1992). Estes estudos comprovaram o valor adaptativo da organização modular e esta tem sido apontada como um fator crucial para a evolução e história de vida de vários taxa sésseis marinhos de grande importância ecológica (JACKSON & COATES, 1986; MANFERIN, 1997).

Corais escleractíneos coloniais são organismos modulares, não-polimórficos, conhecidos pela grande variação morfológica intraespecífica controlada por fatores ambientais (MILLER, 1994). A expressão da plasticidade fenotípica ocorre à medida que a colônia se expande (FOSTER, 1979), permitindo às colônias crescer sobre substrato heterogêneo, ajustar-se morfológicamente a variações microambientais e responder a pressões de competição e predação (HUGHES, 1989). Sendo assim, alteração morfológica e crescimento encontram-se fortemente relacionados em escleractíneos coloniais, conferindo ao grupo a propriedade de crescimento adaptativo, uma das principais vantagens do modo de vida modular e que dá aos animais coloniais superioridade na ocupação espacial em ambientes marinhos (JACKSON, 1977).

O estudo da variação morfológica em corais permanece excessivamente voltado para o estudo da forma da colônia ou dos coralitos (cálices de esqueleto que contêm os pólipos), sem tentar estabelecer relações entre estes dois níveis de descrição morfológica (ROSEN, 1986). OKAMURA (1992) sugeriu que a variação na forma de animais clonais pode ser observada em dois níveis: sub-colonial (i.e. modificação na forma e estrutura dos zoóides) e colonial (i.e. modificação na forma de toda a colônia). Em corais escleractíneos, modificações nestes dois níveis foram relacionadas à luminosidade (GRAUS & MACINTYRE, 1976, 1982), hidrodinamismo (BOTTJER, 1980; HELMUTH *et al.* 1997), alimentação (HELMUTH & SEBENS, 1993; SEBENS *et al.* 1997), incidência de radiação de UV (STIMSON, 1996), sedimentação (LASKER, 1980), profundidade (AMARAL, 1994), posição no recife (FOSTER, 1979) e interações com outros organismos (JACKSON, 1977; BAK *et al.* 1982).

O crescimento em corais pode ser dividido em dois componentes distintos. O primeiro seria o crescimento longitudinal, que é produto da constante renovação do coralito. O segundo seria composto pela adição lateral de novos pólipos à colônia, e crescimento dos pólipos já existentes. O equilíbrio entre estes dois fatores determina a forma da colônia (ROSEN, 1986). Classicamente, os estudos de crescimento em corais, referem-se apenas ao primeiro componente de crescimento. De maneira mais específica, referem-se a mensurações da variação de dimensões lineares associadas à acreção de carbonato de cálcio ao esqueleto de corais (BUDDEMEIER & KINZIE, 1976). Como estes animais apresentam crescimento lento, e

as taxas de adição de carbonato de cálcio são influenciadas por variáveis ambientais, esta abordagem tem a vantagem de proporcionar informações a respeito de variáveis ecológicas e fisiológicas que controlam o crescimento (DODGE *et al.* 1974; BAKER & WEBER, 1975; STRÖMGREN, 1987) e permitem utilizá-los como indicadores ambientais (BOTTJER, 1980; TOMASICK, 1990).

Os métodos comumente utilizados no estudo do crescimento através do esqueleto (mensuração direta, medidas de fluxo de calcificação, datação radioativa e análise de padrões de crescimento) (BUDDEMEIER & KINZIE, 1976) produzem pouca informação a respeito do segundo componente do crescimento, i.e. a adição de novos pólipos à colônia. A trajetória e arranjo dos pólipos não podem ser facilmente inferidos pelos resultados produzidos pelos métodos acima referidos (ROSEN, 1986; BARNES & LOUGH, 1990). Porém, a forma da colônia é o produto do arranjo dos pólipos (HUGHES *et al.*, 1992), e isto pode ser quantificado em termos do tamanho e da organização dos pólipos na colônia.

Os pólipos brotam, crescem e se tornam reprodutivos (dependendo do tamanho da colônia) (HALL & HUGHES, 1996). Embora não haja consenso sobre a existência de senescência modular em corais (ROSEN, 1986, mas veja GRAUS & MACINTYRE, 1982 e DARKE & BARNES, 1993), a mortalidade parcial de partes da colônia é um evento freqüente, eliminando pólipos e modificando a direção de crescimento da colônia para regenerar danos ao tecido colonial (HUGHES & JACKSON, 1985; MEESTERS *et al.*, 1994, 1996). O tamanho, forma e taxa de crescimento dos pólipos também variam espacialmente através da colônia (MARAGOS, 1978). Os pólipos marginais são normalmente pequenos, estéreis e apresentam alta taxa de crescimento, freqüentemente desenvolvendo estruturas defensivas. Nas regiões centrais os pólipos alcançam o tamanho máximo para as espécies e podem apresentar gônadas durante o período fértil da colônia (HALL & HUGHES, 1996).

Sendo assim, o arranjo dos pólipos é o produto da dinâmica dos módulos, que pode ser observada à medida que a colônia cresce (ROSEN, 1986). A grande plasticidade fenotípica dos corais escleractíneos indica que esta dinâmica responde a variáveis ambientais. Estes aspectos do crescimento modular levaram HARPER (1977) a sugerir que os módulos de um indivíduo podem ser tratados demograficamente. Isto significa que o crescimento em corais pode ser

visto como o resultado da dinâmica de população dos pólipos, e a forma das colônias, como um gráfico de sinóptico ou censo das unidades coloniais em um determinado momento do crescimento (ROSEN, 1986). Esta dinâmica deve ser parcialmente controlada por variáveis ambientais, mas também determinada por fatores intrínsecos, tais como alocação de recursos para esforço reprodutivo e geometria colonial (ROSEN, 1986; HUGHES, 1989).

Esta abordagem tem a vantagem de permitir a padronização de aspectos a serem contados ou medidos, em um grupo de animais cuja a forma e o crescimento são complexos e irregulares, e que tem se mostrado refratário à análise e quantificação, mesmo nos níveis mais grosseiros de descrição (ROSEN, 1986).

1.1. A espécie estudada: Montastraea cavernosa

Montastraea cavernosa (Linnaeus, 1767) é um coral recifal maciço, comum no Caribe e na costa Nordeste do Brasil (MAIDA & FERREIRA, 1997). Sua distribuição geográfica inclui as Bahamas, Bermudas, Flórida e Antilhas (SMITH, 1976). No Brasil, ocorre de Cabedelo (PB) ao largo do norte do Espírito Santo, além do Atol das Rocas (RN), arquipélago de Fernando de Noronha (PE) (LABOREL, 1969) e no Parcel Manoel Luís (MA) (LEÃO DE MOURA, 1999). No Caribe, as espécies do gênero *Montastraea* (*M. cavernosa* e *M. annularis*) são as principais construtoras de recifes desde o Mioceno (SZMANT, 1991). A espécie é uma das principais construtoras dos recifes brasileiros que ocorrem entre o cabo de São Roque (RN) e a foz do Rio São Francisco (AL/SE), sendo comum em paredes recifais nesta região (MAIDA & FERREIRA, 1997).

A espécie caracteriza-se por uma grande variabilidade fenotípica (LASKER, 1981). Têm-se utilizado a espécie como modelo para estudos de variabilidade intraespecífica em relação à morfometria do esqueleto (FOSTER 1993; AMARAL, 1994), à reprodução (SZMANT, 1991), à alimentação, à remoção de sedimentos e à produtividade primária (LASKER, 1976, 1980, 1981).

As colônias crescem apresentando uma forma hemisférica ou achatada (SZMANT, 1991). Pelo menos no Caribe, esta espécie apresenta ainda dois morfotipos funcionais distintos.

O primeiro, chamado diurno, expande seus pólipos de dia e à noite. Os pólipos têm diâmetro inferior a 6 mm, sendo encontrados em profundidades inferiores a 10 m. O pólipos do morfotipo noturno expandem-se somente à noite e apresentam diâmetro superior a 6 mm. Este morfotipo ocorre em profundidades maiores que 10 m. O morfotipo diurno apresenta maior densidade de pólipos e tentáculos maiores que as colônias do morfotipo noturno (LASKER, 1976). A espécie normalmente é encontrada em zonas de canais e saliências e na frente recifal. Sua distribuição batimétrica no Caribe vai de 0,5 a 95 m de profundidade (CAIRNS, 1982).

M. cavernosa apresenta colônias plocóides e brotamento extra-tentacular não ramificado. Sendo assim, os pólipos ocupam os espaços existentes entre estes (WELLS, 1956; ROSEN, 1986). Para *Montastraea annularis* (Ellis & Solander) foi ilustrada a formação de brotos na face interna do cenossarco, nas regiões de encontro entre os mesentérios externos dos pólipos vizinhos (CHEVALIER, 1987). Por apresentar um padrão de brotamento semelhante, os pólipos de *M. cavernosa* são facilmente visualizados desde os estágios iniciais. Sendo assim, medidas confiáveis do tamanho do pólipos podem ser obtidas em diversos estágios do desenvolvimento dos mesmos. Esta característica, associada à variabilidade morfotípica da espécie fazem dela um bom modelo para o estudo da variabilidade intra-específica através da abordagem modular.

1.2. Objetivo

O objetivo deste estudo é comparar as variações na forma de crescimento de exemplares de *Montastraea cavernosa*, a partir da quantificação do arranjo e tamanho dos pólipos em amostras coletadas no Parcel das Paredes (BA) e João Pessoa (PB).

2. Material e Métodos

2.1. Coleta das colônias e processamento do material.

Foram coletados, à esmo, 46 exemplares de *M. cavernosa*, sendo 22 em dois chapeirões do Parcel das Paredes (BA) (17°45'45" S / 39°02'30" W; 17°44'57" S / 39°02'09" W) e 24 nos recifes de Picãozinho ao largo de João Pessoa (PB), (07°07'30" S / 34°48'05" W) e Taci do Farol (06°57'46" S / 34°47'50" W), ao largo de Cabedelo (PB). As colônias coletadas nestas duas últimas localidades serão tratadas genericamente por João Pessoa, deste ponto em diante. As coletas foram realizadas em duas faixas de profundidade: até 5 m e abaixo de 10 m. Quanto à forma de crescimento, as colônias foram classificadas em dois morfotipos: Hemisféricas (forma de domo) e Incrustante (crescem acompanhando o relevo do recife). Colônias inteiras ou fragmentos de colônia foram coletados com auxílio de marreta e ponteira. Foram medidos o maior e o menor diâmetro das colônias em que apenas fragmentos foram coletados. A área da elipse determinada por estes diâmetros (área projetada) foi utilizada como estimador do tamanho da colônia. Esta área foi calculada através de fórmula:

$$A_p = (M/2)(m/2) \pi$$

onde M é o maior diâmetro e m é o menor diâmetro.

Após a coleta, o material foi fixado em formol salino a 4%, e acondicionado em sacos plásticos devidamente etiquetados. Todo o material se encontra tombado na Coleção de Cnidários do Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro.

No laboratório, o material foi descalcificado utilizando-se solução de ácido fórmico a 10% e formalina a 5%. Após a descalcificação, o material foi lavado em água corrente e conservado em formalina a 10%. A face do tecido colonial voltada para o esqueleto calcáreo foi fotografada com máquina digital Kodak Digital Science DC 50 Cada fragmento ou colônia inteira foi fotografado separadamente. Sempre que necessário, incisões foram realizadas no tecido de colônias Hemisféricas, a fim de se permitir fotografá-lo em um único plano. As fotografias

foram processadas com o auxílio do aplicativo Image, disponibilizado na Internet pelo "National Institute of Health", E.U.A. Este programa é utilizado em estudos de citometria, morfometria e cartografia. Sendo fornecido o valor de uma distância em unidades conhecidas entre dois pontos quaisquer de uma imagem, o aplicativo calcula uma razão de número de "pixels" (a menor unidade que forma a imagem) por unidade utilizada. Esta razão é uma escala de conversão que permite, através da contagem do número de "pixels", a mensuração de áreas e distâncias na imagem. O aplicativo atribui automaticamente um sistema de coordenadas cartesianas à fotografia, sendo a origem deste sistema localizada no canto inferior esquerdo do vídeo. Este sistema permite a determinação, na unidade desejada, das coordenadas de qualquer ponto da imagem.

Após a determinação da escala em "pixels"/mm de cada fotografia do tecido, foi amostrada a área do tecido de cada espécime. A área do tecido (em cm^2) foi calculada como a média de três medidas consecutivas. As três medidas eram refeitas se a diferença entre o maior e o menor valor encontrados excedesse 1% do valor médio, até a obtenção de uma diferença percentual inferior a este valor. Danos ao tecido das colônias (causados por cirripédios, algas, bivalves perfuradores, etc.) foram medidos e descontados da área total do tecido fotografado. Em seguida, foram determinadas a área e as coordenadas do centro de cada pólipos. Estas medidas são dadas, respectivamente, em mm e mm^2 , com precisão de duas casas decimais.

A posição do centro foi determinada pelo Image como equivalente ao centro da elipse que melhor se ajusta ao contorno do pólipos amostrado. O aplicativo fornece os valores destes diâmetros. Para alguns pólipos danificados durante a coleta ou descalcificação, determinou-se manualmente a posição aproximada de seu centro mas não foi registrada sua área. Estes pólipos só foram amostrados, caso sua exclusão da amostragem provocasse modificações significativas nas relações de vizinhança de outros pólipos em frações apreciáveis do tecido colonial. Estes pólipos foram denominados "Centros". Pólipos para os quais as áreas e as coordenadas centrais foram determinadas foram denominados "Normais".

É possível visualizar, no tecido, o aparecimento de brotamentos iniciais de novos pólipos. Estes pólipos, denominados "Brotos", caracterizam-se pela formação de protuberâncias que correspondem aos futuros mesentérios na superfície interna do cenossarco. Estes brotos

tiveram também suas coordenadas centrais manualmente determinadas e sua área foi arbitrada como 0 mm^2 . Ao final da amostragem, foram contados os pólipos não amostrados para se determinar a população total da colônia. Não foram incluídos na contagem pólipos danificados que tivessem menos que 50% dos mesentérios presos ao tecido colonial. A densidade de pólipos na colônia foi calculada como a razão entre o número total de pólipos inteiros ou com mais de 50% dos mesentérios presos ao tecido colonial, e a área da colônia ou do fragmento amostrado. Para representar a variação de densidade dentro das colônias foram preparados, para algumas delas, gráficos do tipo "Kernel", onde as escalas de tons de cinza correspondem a classes de densidade medidas em pólipos/cm².

2.2. Triangulação de Delaunay

A fim de se estabelecer uma padronização da quantificação das relações espaciais entre os pólipos, foi utilizada a triangulação de Delaunay. A definição formal deste método é: dado um determinado conjunto de pontos, em um sistema cartesiano bi ou tridimensional, em cada ponto é centrada uma circunferência que não inclui nenhum outro ponto do sistema. A representação gráfica deste sistema é um conjunto de circunferências tangentes entre si. A ligação de centros de circunferências tangentes vizinhas forma uma rede de triângulos, conhecida como tecelagem ou triangulação de Delaunay (STOYAN & STOYAN, 1994). Este método é comumente empregado em estatística espacial, quando é interessante analisar as relações entre uma unidade amostral e suas unidades vizinhas em um plano bi ou tridimensional (geração de redes) (e.g. DAI *et al.*, 1994). Também funciona como um método de elementos finitos que permite a quantificação da área de superfícies irregulares dadas por um conjunto de pontos conhecidos. A triangulação de Delaunay tem vasta aplicação, já tendo sido utilizada em estudos de modelagem, crescimento de cristais, metalurgia, cartografia e estereolitografia (STOYAN & STOYAN, 1994).

Os algoritmos utilizados para a construção da tecelagem de Delaunay normalmente referem-se a conjuntos de pontos contidos em um espaço amostral retangular. As bordas dos tecidos das colônias de *M. cavemosa*, entretanto, são irregulares. Além disso, lesões internas

no tecido colonial distorcem as relações de vizinhança, não devendo ser consideradas na construção da tecelagem. Estas peculiaridades tornaram necessário o desenvolvimento de um algoritmo computacional especificamente voltado para a análise de fragmentos de *M. cavernosa*.

O algoritmo é dividido em várias sub-rotinas com funções específicas. Para cada fragmento de tecido, uma sub-rotina gera a tecelagem de Delaunay, agrupando os pólipos três a três, de acordo com a configuração apropriada de triângulos. Uma segunda sub-rotina constrói diagramas a partir dos pólipos arranjados em triângulos. Estes diagramas são comparados com as fotografias do tecido colonial. Arranjos indevidos, decorrentes de incisões ou danos ao tecido colonial são indicados pelo usuário em uma tabela de erros. Três sub-rotinas diferentes são executadas para corrigir os erros indicados. Um outro diagrama é gerado a partir dos dados corrigidos. Este é novamente comparado com a fotografia do tecido, e assim por diante, até que a correção dos dados esteja completa. A saída de dados do programa consiste em uma tabela de coordenadas de vértices de triângulos, que correspondem aos centros dos pólipos. O algoritmo elimina redundâncias de modo que a cada grupo de três pólipos corresponde um e apenas um triângulo. Na saída de dados são armazenados as áreas dos pólipos que formam cada triângulo. A sub-rotina também determina a posição do triângulo na colônia. Triângulos de "Borda" correspondem àqueles que apresentam pelo menos um pólipo localizado nas bordas da colônia. Os demais são denominados "Internos". As sub-rotinas foram escritas no módulo de Microsoft Visual Basic associado ao aplicativo Microsoft Excel 98. O detalhamento destas rotinas encontram-se no Anexo I.

2.3. Análises Estatísticas

A densidade de pólipos na colônia foi calculada como a razão entre o número de pólipos e a área da colônia ou do fragmento amostrado. Para cada colônia foi calculada uma medida de ocupação, isto é, a razão entre a soma das áreas dos pólipos e a área de tecido colonial que eles ocupam. A ocupação foi calculada como a razão entre a soma das áreas dos pólipos amostrados e a soma das áreas dos triângulos por eles formados. Para impedir que os pólipos

"Centro", cujas áreas não foram amostradas, reduzissem artificialmente o valor de ocupação, as áreas destes pólipos foram estimadas como sendo equivalentes à área média dos pólipos "Normais" da colônia ou fragmento amostrado.

Cada amostra do tecido colonial foi fotografada à menor distância possível. Consequentemente, as fotografias apresentam as mais variadas escalas em pixels/mm calculadas pelo Image. Colônias maiores foram fotografadas a maior distância (menos pixels/mm; menor escala) e, consequentemente, seus pólipos aparecem menores na imagem do que os pólipos de colônias pequenas, que foram fotografadas de perto. Embora a escala computada pelo Image seja confiável, pólipos com menor tamanho na imagem podem ter sua área superestimada no momento da determinação manual de seu contorno. Para verificar possível influência da escala sobre o tamanho dos pólipos, foram selecionados, aleatoriamente, entre 15 e 20 pólipos de cada amostra de tecido. Os maiores diâmetros destes pólipos foram medidos em uma lupa Zeiss Stemi SV 6. Foi realizada uma Regressão Linear Múltipla (SOKAL & ROHLF, 1995), entre o maior diâmetro do pólipo medido no Image (variável dependente) e a medida correspondente na lupa e a escala da fotografia determinada pelo Image como variáveis dependentes. O modelo de regressão obtido foi altamente significativo ($p < 0,001$, $R^2 = 0,88$, $n = 1234$). sendo a equação do modelo dada por:

$$MD_{NIH} = 0,88MD_L - 1,22\sqrt{E} + 3,67$$

onde MD_{NIH} e MD_L correspondem, aos maiores diâmetros do pólipos medidos, respectivamente, no Image e na lupa e E representa o valor da escala (a transformação em raiz quadrada foi necessária para normalizar a distribuição desta variável). Os erros padrões não excederam 6% do valor de cada parâmetro. As correlações parciais destas variáveis com o diâmetro medido no NIH ($r_{MDI} = 89,59$, $p < 0,001$; $r_E = -16,99$, $p < 0,001$) são altamente correlacionadas ao maior diâmetro medido pelo Image. Foi verificada a homoscedassiedade dos resíduos e sua independência em relação às variáveis explicativas do modelo (SOKAL & ROHLF, 1995). Uma vez que a correlação parcial entre a escala e o diâmetro do pólipo é negativa, confirmou-se a hipótese de que o tamanho é superestimado em colônias fotografadas de longe (menor escala).

Da equação do modelo derivou-se uma equação de correção para os maiores diâmetros dos pólipos dada por

$$MD_c = \frac{MD_{NIH} + 1,22\sqrt{E} - 3,67}{0,88}$$

onde MD_c é o maior diâmetro corrigido. Após a correção dos maiores diâmetros, foram corrigidas as áreas dos pólipos através de uma regra de três simples.

Foi construído um modelo de Regressão Linear Múltipla (SOKAL & ROHLF, 1995) para se determinar a influência de parâmetros da colônia sobre a área dos pólipos "Normais". Utilizou-se nos modelos, como variável dependente, a área dos pólipos. Para evitar efeitos indesejáveis, provocados por lesões no tecido colonial, foram incluídos apenas pólipos "Normais" e "Internos", cujos vizinhos fossem também pólipos "Internos".

Como variáveis independentes foram utilizadas a "Área da Colônia", "Densidade" de pólipos (pólipos/cm²), "Área dos Vizinhos" e a "Distância" entre o centro do pólipo e o centro de seus vizinhos. Para estimar a distância entre as bordas dos pólipos e dos vizinhos, a distância entre centros foi corrigida subtraindo-se dela média do maior e do menor raios da elipse que melhor se ajusta ao pólipo e ao respectivo vizinho (fornecidos pelo NIH). Esta distância foi chamada de "Distância Corrigida", e foi também incluída no modelo (Fig. 1).

A área disponível para o crescimento do pólipo foi estimada como sendo equivalente à área do polígono formado pelos centróides dos triângulos delimitados pelo pólipo e por seus vizinhos adjacentes. O centróide corresponde ao "centro de gravidade" do triângulo, e é dado pela média das coordenadas de seus vértices. A área deste polígono, denominada "Célula", está representada em cinza na Fig. 10. Estas áreas, assim como as áreas das "Células" dos vizinhos foram incluídas como variáveis independentes no modelo. As variáveis sofreram transformações do tipo raiz quadrada ou logaritmo natural, a fim de se normalizar suas distribuições e linearizar suas relações com a variável dependente. Desvios da distribuição normal foram examinados em gráficos representando a relação entre os valores das distribuições esperada e observada. Não foram detectados desvios sistemáticos da

normalidade para as variáveis do modelo, com exceção da área das colônias. Foi, entretanto, utilizada transformação do tipo " \log_{10} " para reduzir a sua variância.

As regressões foram realizadas separadamente para cada categoria de morfotipo (Hemisféricas, Incrustantes Grandes e Incrustantes Pequenas). Os melhores modelos foram determinados testando-se sucessivas combinações de variáveis até se atingir o maior valor do coeficiente de determinação múltiplo com o maior valor de tolerância, isto é, a menor redundância entre as variáveis independentes (método "backward stepwise") (SOKAL & ROHLF, 1995). Após a determinação do modelo, foi verificada a homoscedassiedade dos resíduos e independência destes em relação às variáveis explicativas do modelo.

Para verificar a existência de diferenças entre pólipos de faixas de tamanho distintas, o modelo de regressão descrito acima foi aplicado a duas faixas diferentes de tamanho de pólipos. Foram determinados os quartis superior e inferior da distribuição da área dos pólipos para cada colônia (SOKAL & ROHLF, 1995). Foram selecionados os pólipos acima do quartil superior (pólipos "Maiores"), e abaixo do quartil inferior (pólipos "Menores") da distribuição normal padronizada da área dos pólipos, correspondendo, aproximadamente, aos 25% maiores e aos 25% menores pólipos de cada amostra. Novamente, foram selecionados apenas pólipos "Normais", "Internos" e cujos vizinhos fossem também "Internos". Regressões separadas foram realizadas para cada categoria de morfotipo, também pelo método "backward stepwise". Após a determinação de cada modelo, foi verificada a homoscedassiedade de resíduos e a independência destes em relação às variáveis explicativas (SOKAL & ROHLF, 1995).

Foram considerados "outliers" pólipos cuja área situou-se fora da faixa de valores determinada pela fórmula

$$Q.I. - 1,5 (Q.S. - Q.I.) < x < Q.S. + 1,5 (Q.S. - Q.I.)$$

onde $Q.S.$ e $Q.I.$ são, respectivamente, o quartil superior e o quartil inferior da distribuição normal da área dos pólipos (STATSOFT, 1993), e x é o valor considerado. Como a exclusão dos "outliers" provocou a redução no valor do R^2 múltiplo em todos os modelos, optou-se por aceitar os parâmetros dos modelo sem "outliers". Esta redução ficou em torno de 1% para todos

os modelos, com exceção dos modelos referentes às colônias Incrustantes Grandes, onde a remoção dos "outliers" do conjunto de dados reduziu o valor do coeficiente de determinação múltiplo de 0,67 para 0,43.

A quantificação da relação entre pólipos vizinhos através da triangulação de Delaunay (STOYAN & STOYAN, 1994) permite uma medida mais refinada da densidade e da ocupação. A densidade de pólipos em cada colônia é inversamente proporcional ao tamanho dos triângulos formados por pólipos adjacentes. Além do tamanho, a forma do triângulo pode influenciar a densidade. A razão entre o perímetro e a área de um triângulo equilátero corresponde ao menor valor possível para triângulos de área equivalente. Isto quer dizer que, dados vários triângulos de mesma área, o triângulo equilátero apresenta o menor perímetro. Consequentemente, o arranjo dos pólipos em triângulos equiláteros garante o maior empacotamento possível (Michel Spira¹, com. pess.) dos pólipos, uma vez que a soma das distâncias entre eles, equivalentes aos lados dos triângulos, é a menor possível para uma dada área de tecido.

Para se quantificar as relações multivariadas entre tamanho e forma dos triângulos e área dos pólipos, utilizou-se uma Análise de Componentes Principais (SOKAL & ROHLF, 1995) sobre matriz de variâncias e covariâncias. As variáveis selecionadas foram a Área Média de três pólipos adjacentes, que formem um triângulo de acordo com sua disposição determinada pela tecelagem de Delaunay, a Área e o Perímetro deste triângulo. A área do triângulo sofreu transformação do tipo raiz quadrada, necessária para linearizar sua relação com o perímetro. Todas as análises foram realizadas com o auxílio do aplicativo STATISTICA for Windows (v4.3D).

¹ Michel Spira é professor adjunto do Departamento de Matemática do Instituto de Ciências Exatas (ICEx) da Universidade Federal de Minas Gerais.

3. Resultados

Dos 46 exemplares de *M. cavernosa* coletados, 16 foram classificados como Incrustantes Grandes, 16 como Hemisféricos e 14 como Incrustantes Pequenos. A Tab. 1 resume a distribuição das amostras de acordo com o local e profundidade. As colônias Hemisféricas foram coletadas principalmente no Parcel das Paredes e as Incrustantes, principalmente em João Pessoa. As colônias encontradas no Parcel das Paredes acima de 5 e abaixo de 10 m de profundidade apresentaram tamanhos mais próximos quando comparadas entre si do que as colônias coletadas nas mesmas faixas de profundidade em João Pessoa (Tab. 2). As colônias de João Pessoa coletadas acima de 5 m apresentaram tamanho médio superior ao de todas as outras colônias (Tab. 3), e, por conseguinte, o volume de material coletado nesta área foi maior (Tab. 2).

Verificou-se um hiato na distribuição de tamanho das colônias amostradas (Fig. 2). Não foram coletadas colônias com tamanho entre 300 e 600 cm² de área. Todas as colônias Hemisféricas possuíam áreas inferiores a 300 cm². As Incrustantes dividiram-se em dois grupos, sendo o primeiro com área inferior a 300 cm² e o segundo com área projetada superior a 600 cm². Tanto as colônias Hemisféricas quanto as Incrustantes Pequenas foram coletadas inteiras, ao passo que apenas amostras foram coletadas das colônias Incrustantes Grandes. Para evitar possíveis distorções nos resultados, causados pela diferença de escala das áreas, as colônias foram agrupadas nas categorias de morfotipo Hemisféricas, Incrustantes Grandes (>600 cm²) e Incrustantes Pequenas (<300 cm²) (Tab. 4). A Tab. 5 mostra as estatísticas descritivas das colônias agrupadas por localidade de coleta. Estes grupos foram analisados separadamente.

A distribuição do tamanho das colônias por categoria de morfotipo foi bastante desigual. As colônias Incrustantes Grandes apresentaram um tamanho médio de aproximadamente 3.900 cm², contra cerca de 100 cm² das colônias Incrustantes Pequenas e cerca de 150 cm² das colônias Hemisféricas. Estas últimas apresentaram a menor variação de tamanho (coeficiente de variância = 39,47%) em relação às colônias do outro morfotipo. (Tab. 4)

Foram amostrados um total de 10.938 pólipos nas 46 amostras coletadas. A Tab. 6 apresenta a distribuição destes pólipos por categoria de morfotipo. Os pólipos amostrados corresponderam, em média, a mais de 90% da população total das amostras coletadas. Os pólipos não amostrados foram aqueles deformados, ou danificados durante alguma das fases de coleta ou preparo do material. Os "Brotos" corresponderam, em média, a menos de 4% dos pólipos de cada amostra, variando entre 0% e cerca de 9% das populações das amostras (Tab. 7). A densidade média foi de 1,60 pólipos/cm², sendo maior nas colônias Hemisféricas que nas colônias Incrustantes (Tab. 6). A ocupação média do tecido colonial pelos pólipos manteve-se em torno de 50% (Tab. 6), variando entre cerca de 35% e 60% de ocupação (Tab. 7).

Para as colônias Incrustantes Pequenas e Hemisféricas, número de pólipos e área das colônias foram altamente correlacionados. O valor do coeficiente de determinação para colônias Incrustantes Pequenas foi bastante superior ao encontrado para colônias Hemisféricas. A relação entre o número de pólipos e a área da colônia seguiu uma relação logarítmica (Fig. 3). Para comparar o número de pólipos entre estas duas categorias de morfotipo, foi utilizada Análise de Covariância, empregando o logaritmo natural da área como cofator. A diferença entre o número de pólipos foi significativa ($F = 14,18$; $p < 0,01$; g.l. = 1;27), mas a interação com o cofator não foi significativa ($F = 2,08$; $p < 0,17$; g.l. = 1; 26).

Os pólipos "Normais" ($n = 10.375$) apresentaram uma área média de $29,13 \pm 10,71$ mm², variando entre cerca de 4 e 84 mm² (Tab. 8). As colônias Incrustantes Grandes apresentaram pólipos com uma área média superior a dos pólipos das colônias Incrustantes Pequenas e estas, por sua vez, apresentaram pólipos maiores que as Hemisféricas. Estas diferenças foram verificadas tanto para toda a população de pólipos, quanto para comparações entre pólipos "Maiores" e pólipos "Menores". As diferenças entre as categorias de morfotipo foram testadas duas a duas utilizando-se o teste não paramétrico de Komolgorov-Smirnov (SIEGEL, 1975) e foram altamente significativas em todos os casos (Tab. 9).

Os histogramas das áreas dos pólipos por categoria de morfotipo estão na Fig. 4. Todas as categorias apresentaram distribuição de tamanho unimodais e pólipos assimétricas e desviadas para a esquerda (mediana menor que a média, Tab. 8) com exceção das colônias Hemisféricas, cuja mediana é maior que a média. A maior variância da distribuição dos valores

da área em relação a média reflete-se na forma mais achatada desta distribuição. O desvio à esquerda da distribuição de áreas deve-se à presença de caudas à direita das colônias Incrustantes Grandes e Pequenas. Estas caudas indicam a presença de um grupo de pólipos cujo tamanho excede grandemente o tamanho médio de pólipos da distribuição. Esta constatação pode ser melhor visualizada na distribuição de frequência das áreas dos pólipos "Maiores", também na Fig. 4, que apresentam caudas ainda mais acentuadas que a distribuição global das áreas. Estas caudas provocam um desvio ainda mais acentuado da mediana para a esquerda na distribuição, que é especialmente pronunciado no caso das colônias Incrustantes Grandes. (Tab. 8)

O tamanho médio dos pólipos "Menores" apresentou menor variação entre as categorias de morfotipo do que a verificada para os pólipos "Maiores" (Tab. 8). Entretanto, a variação percentual do tamanho foi maior para os pólipos "Menores" que para os pólipos "Maiores" (valores de C.V. na Tab. 8). No primeiro grupo, os pólipos das colônias Hemisféricas apresentaram uma variação percentual de cerca de 40%, bem superior à das demais categorias. Em contraste, quando consideram-se os pólipos "Maiores", as Hemisféricas apresentaram menor coeficiente de variância que as duas outras categorias (Tab. 8). A diferença entre as variâncias entre as categorias é altamente significativa, tanto para todos os pólipos (teste de Levene, $F = 13,12$, $p < 0,001$, g.l. = 2, 10.372) (STATSOFT, 1993), quanto para os pólipos "Maiores" (teste de Levene, $F = 9,26$, $p < 0,001$, g.l. = 2, 2.609) e para os pólipos "Menores" (teste de Levene, $F = 32,31$, $p < 0,001$, g.l. = 2, 2.580).

A Fig. 5 mostra a variação intercolonial do tamanho dos pólipos. A variação intercolonial é contínua, e de forma geral mais acentuada para pólipos "Maiores" que para pólipos "Menores", e para a população global dos pólipos. A Fig. 6 mostra as correlações entre a média e o desvio padrão do tamanhos dos pólipos por colônia. As correlações mostram que a variação intracolonial do tamanho dos pólipos "Maiores" é menor que a encontrada para pólipos "Menores", e esta, por sua vez, é menor que a variação total da população das colônias. Estas diferenças foram testadas comparando-se os coeficientes de variância intracoloniais da área dos pólipos, referentes à cada faixa de tamanho ("Menores" e "Maiores") e à população global de pólipos de cada colônia, através do teste de Wilcoxon para amostras pareadas (SIEGEL,

1975). A Tab. 10 mostra os resultados dos testes, que foram altamente significativos para todas as comparações, com exceção da comparação entre os coeficientes de variância do tamanho dos pólipos "Menores" e da população global nas categorias "Hemisféricas" e "Incrustantes Grandes".

As proporções intracoloniais de pólipos "Menores" foram comparadas às de pólipos "Maiores" também através do teste de Wilcoxon, sendo significativamente menor a proporção de pólipos "Menores" em relação aos pólipos "Maiores" em todas as categorias de morfotipo (Fig. 7). As diferenças entre proporções de pólipos "Maiores" entre categorias foram comparadas duas a duas através de Komolgorov-Smirnov, não sendo significativas para nenhuma das categorias. A proporção entre os pólipos "Menores" de Incrustantes Pequenas e Grandes foi estatisticamente significativa (Komolgorov-Smirnov, $p < 0,05$). A Tab. 11 mostra as estatísticas descritivas da população de pólipos "Normais" por amostra coletada.

A representação diagramática da tecelagem de Dealunay do tecido das amostras coletadas estão na Fig. 8. A distribuição do número de vizinhos determinados pela triangulação de Delauney dos pólipos "Internos" apresentou sempre 6 vizinhos como a classe modal, concentrando mais de 40% das ocorrências em todas as categorias de morfotipo (Tab. 12). O número de vizinhos variou entre 3 e 9, mas os pólipos com 5, 6 e 7 vizinhos constituíram mais de 90 % dos pólipos "Internos" nas três categorias. Os pólipos com 5 vizinhos perfizeram em média 1/4 e os pólipos com 7 vizinhos, 1/5 da população. As formas das distribuições de número de vizinhos nas três categorias foram notavelmente semelhantes (Fig. 9). O teste de Chi-Quadrado entre frequências percentuais observadas e esperadas (SOKAL & ROHLF, 1995), foi utilizado para se comparar a distribuição entre as categorias duas a duas, e não acusou diferença significativa entre elas (Tab. 13). A Tab. 14 resume as estatísticas descritivas da distribuição de número de vizinhos de pólipos internos por amostra.

Os triângulos "Internos" apresentaram uma área média de aproximadamente 33 mm². As colônias Incrustantes apresentaram, em média, triângulos com áreas superiores às áreas dos triângulos formados pelos pólipos de colônias Hemisféricas (Tab. 15). As diferenças entre as áreas de quaisquer duas categorias de morfotipo foram testadas através de Komolgorov-Smirnov e foram altamente significativas em todos os casos (Tab. 16). A distribuição das áreas

dos triângulos das colônias Hemisféricas mostrou-se acentuadamente deslocada para a esquerda quando comparada com a distribuição das duas outras categorias, praticamente simétricas (Fig. 10 e valor de "Skewness" na Tab. 15). Isto indica uma maior participação de triângulos de menor área nas colônias hemisféricas e, portanto, maior densidade de pólipos. A distribuição de área dos triângulos de colônias Hemisféricas apresentou maior amplitude, indicando maior variância das áreas e, portanto, maior variação da densidade de pólipos dentro da colônia quando comparadas com as demais categorias (Fig. 10, valores de coeficiente de variância na Tab. 15). A diferença entre as variâncias das categorias foi altamente significativa (teste de Levene, $F = 153,65$, $p < 0,001$, g.l. = 2; 12.379). A Tab. 17 resume as estatísticas descritivas da área dos triângulos por amostra coletada.

A área dos triângulos mostrou-se altamente correlacionada ao tamanho médio dos pólipos que os determinam. Análise de regressão linear entre a área média dos pólipos e a área dos triângulos mostrou que a última variável é altamente explicativa da primeira ($n = 12.449$, $R^2 = 0,78$, $F = 19.624$, 17, g.l. = 1;12.447, $p < 0,001$). A porcentagem de variância explicada é bem menor para colônias Incrustantes Grandes ($n = 5.269$, $R^2 = 0,48$, $F = 4.958,90$, g.l. = 1;5.267, $p < 0,001$), e para colônias Incrustantes Pequenas ($n = 2.221$, $R^2 = 0,44$, $F = 1.727,90$, g.l. = 1;2.219, $p < 0,001$), do que para colônias Hemisféricas ($n = 4.959$, $R^2 = 0,72$, $F = 12.684,45$, g.l. = 1;4.957, $p < 0,001$).

Os gráficos tipo "Kernel" representam mapas de variação intracolônial da densidade de pólipos (Fig. 11). De acordo com estes gráficos, as colônias Hemisféricas tendem, de uma maneira geral, a apresentar um aumento da densidade dos pólipos em direção ao centro da colônia. As colônias Incrustantes apresentam densidade mais baixa e uniformemente distribuída, apresentando manchas de maior concentração de pólipos em algumas regiões do tecido.

Das sete variáveis explicativas inseridas originalmente no modelo, quatro ("Área das Colônias", "Densidade", "Células" e "Área dos Vizinhos") foram retidas pelos modelos finais de regressão. As demais variáveis ("Distância", "Distância Corrigida" e "Células" dos Vizinhos), foram eliminadas por acrescentarem informação redundante ao modelo, elevando artificialmente o valor do coeficiente de determinação. A tolerância mínima dos modelos finais

foi de cerca de 60%, indicando uma redundância máxima de 40% na variância explicada por variáveis independentes (Tab. 18). O número, a combinação de variáveis e sua importância em cada modelo variaram de acordo com a categoria de morfotipo e a faixa de tamanho de pólipos considerada. De uma forma geral, os modelos de regressão explicaram entre 45 e 60 % da variação do tamanho dos pólipos (Tab. 18). Em todos os modelos, a variância de tamanho dos pólipos "Maiores" foi melhor explicada que o de pólipos "Menores", e as regressões feitas com todos os pólipos apresentaram valores de coeficientes de determinação intermediários entre estas duas categorias. Todas as variáveis apresentaram correlações positivas com o tamanho dos pólipos, com exceção da "Densidade", que apresentou correlação negativa.

No caso das colônias Hemisféricas, as variáveis independentes retidas no modelo foram "Densidade" e "Células", explicando 53% da variância dos dados. "Células" foi a variável mais importante do modelo, apresentando uma correlação parcial de 0,60 com a área dos pólipos contra -0,12 da densidade. (Tab. 18). Para os pólipos "Menores", as duas variáveis permaneceram no modelo, mas explicaram apenas 35% da variância. Novamente, "Células" aparece como a variável mais importante do modelo, apresentando um coeficiente de correlação parcial de 0,42, contra - 0,24 da segunda variável explicativa, a "Densidade". Para os pólipos "Maiores" das colônias Hemisféricas, entretanto, apenas a "Densidade" da colônia responde pela explicação de 78% da variância encontrada na área de pólipos. (Tab.18).

As variáveis explicativas da área dos pólipos das colônias Incrustantes Grandes foram, em ordem de importância relativa, "Células", "Área dos Vizinhos", e "Densidade" (correlações parciais de 0,42, 0,30 e - 0,15, respectivamente). Considerando-se todos os pólipos, o modelo explicou 46% da variância das áreas. "Densidade" e "Área dos Vizinhos", nesta ordem de importância, explicaram 57% da variância do tamanho dos pólipos "Maiores". Para os pólipos menores, o valor do R^2 múltiplo foi de 0,32, e as "Células" e "Densidade" foram as variáveis explicativas retidas no modelo (Tab.18).

Para as colônias Incrustantes Pequenas, as variáveis explicativas mais importantes foram, em ordem decrescente, a "Área dos Vizinhos", "Células" e "Área das Colônias" (correlações parciais de 0,51, 0,49 e 0,16). No modelo utilizando todos os pólipos, o R^2 múltiplo foi de 0,60. Para os pólipos "Maiores", obteve-se um R^2 múltiplo de 0,72, e "Área dos Vizinhos"

e "Área das Colônias" foram as variáveis explicativas. No caso dos pólipos "Menores", "Área dos Vizinhos" e "Células" foram as variáveis explicativas, e o R^2 múltiplo foi 0,43.

As matrizes de correlação de Pearson entre as variáveis dos modelos estão na Tab. 19. As matrizes foram computadas separadamente para cada categoria de morfotipo.

As variáveis utilizadas na Análise de Componentes Principais mostraram-se altamente correlacionadas entre si (Tab. 20). O primeiro e o segundo componentes principais explicaram mais de 99% da variância da distribuição dos dados em relação às três variáveis utilizadas, sendo que o primeiro componente explicou mais de 90% da variância (Tab. 21). A Área e o Perímetro dos Triângulos foram as variáveis com maior peso na determinação do primeiro componente. Como os pesos destas variáveis foram praticamente idênticos (Tab. 22), este componente representou a variação de densidade das colônias. A variável de maior peso na determinação do segundo componente foi a Área Média dos pólipos. Este eixo está diretamente correlacionado com o tamanho dos pólipos das colônias. O terceiro componente principal, que deveria estar relacionado à forma dos triângulos, explicou uma fração desprezível da variância (Tab. 22).

A Fig. 12 representa a distribuição dos "scores" projetados nos dois primeiros Componentes Principais, agrupados por morfotipo. O eixo das abcissas mostrou-se inversamente correlacionado com a densidade, e o eixo das ordenadas, diretamente correlacionado com o tamanho dos pólipos. A Fig. 13 mostra a distribuição dos centróides dos "scores" de cada colônia ao longo dos dois primeiros componentes principais. A Fig. 14 mostra a distribuição da densidade dos "scores" de diferentes categorias de morfotipo através de histogramas bivariados ajustados por uma superfície calculada por "splines" cúbicos (STATSOFT, 1993). Esta projeção permite uma melhor visualização da distribuição dos pontos do que a distribuição bidimensional da Fig. 12.

A distribuição global dos pontos mostrou-se unimodal (Fig. 14a) e aproximadamente central em relação ao segundo componente principal, embora a mediana da distribuição esteja deslocada para a esquerda em relação ao primeiro componente. A distribuição percentual dos "scores" das colônias Incrustantes Grandes (Fig. 14b) assemelhou-se à distribuição global dos "scores", embora com menor amplitude. A distribuição dos "scores" das colônias Incrustantes

Grandes apresentou um segundo pico menor que o primeiro na direção de maior tamanho dos pólipos (indicado pela seta). Esta distribuição reflete o segundo pico do histograma de área dos pólipos "Maiores" (Fig. 4).

A distribuição dos "scores" das colônias Hemisféricas (Fig. 14d) é deslocada para a esquerda em relação ao Primeiro Componente, indicando que as colônias desta categoria de morfotipo apresentaram maior densidade que as demais colônias. Este desvio reflete a distribuição assimétrica dos triângulos descritos na Fig. 10. Este resultado pode ser claramente visualizado na Fig. 13, onde a maior parte dos centróides das colônias hemisféricas encontra-se à esquerda das colônias Incrustantes em relação ao PC1. A superfície ajustada à distribuição apresenta também um cauda (indicada pela seta) deslocada em direção à menor densidade e pólipos de menor tamanho (Fig. 4d). Esta cauda indica abundância proporcional de pólipos de menor tamanho e maior proximidade nesta categoria de morfotipo. Este resultado reflete o desvio em direção aos menores valores da distribuição de tamanho de pólipos e triângulos para esta categoria. (Figs. 4 e 10).

4. Discussão

4.1. Triangulação de Delaunay

A estrutura modular de corais escleractíneos pode ser definida topologicamente como uma tecelagem tridimensional (ROSEN, 1986). Entretanto, uma vez que a porção viva da colônia corresponde ao tecido que recobre o esqueleto, o arranjo dos pólipos pode ser inteiramente quantificado em duas dimensões em espécies não ramificadas (HUGHES, 1989), como é o caso de *M. cavernosa*.

Ao propor a aplicação da abordagem modular para o estudo da forma e crescimento em corais, ROSEN (1986) reconheceu que, embora os pólipos muitas vezes sejam facilmente individualizáveis, a tecelagem por eles formada deve ser “desenhada”, utilizando algum critério, no tecido comum da colônia, ou no espaço existente entre as unidades visíveis. Este autor também reforçou a importância de se quantificar não só o tamanho, mas também o arranjo dos pólipos a fim de se entender o crescimento e a forma das colônias.

O processo de iteração entre módulos de organismos clonais não é inteiramente aleatório, uma vez que o crescimento e multiplicação desordenados dos pólipos poderiam levar a estruturas modulares não funcionais. Modelos computacionais têm sido utilizados para examinar as possibilidades de organização espacial dos módulos em organismos clonais. Estes modelos empregam “regras” de crescimento que são derivadas do conhecimento da ecologia e fisiologia do organismo estudado (BRAVERMAN, 1978). Variando-se os parâmetros destes modelos, tem sido possível reproduzir configurações modulares semelhantes às que ocorrem em organismos reais, configurações que não são encontradas na natureza e formações teratológicas encontradas em algumas espécies. Esta última situação confirma a hipótese de que o crescimento desordenado ou limitado por regras inadequadas pode levar a configurações modulares incompatíveis com a vida (BELL, 1986).

As regras de crescimento e suas variações podem estar relacionadas tanto a parâmetros ambientais quanto a fatores intrínsecos da organização dos módulos. Simulações computacionais com resultados próximos a configurações modulares reais têm sido geradas,

utilizando-se regras nas quais as limitações do crescimento dos módulos relacionam-se à proximidade e disposição de módulos vizinhos. (GRAUS & MACINTYRE, 1982; CHEETAM & HAYEK, 1983; BELL, 1985).

M. cavernosa apresenta grande variação fenotípica (LASKER, 1976). Neste estudo, apesar da ampla variedade de formas e tamanhos das colônias examinadas, um padrão praticamente idêntico foi encontrado para as três categorias de morfotipo, quanto à distribuição de frequência de número de vizinhos dos pólipos internos (Fig. 9). A frequência modal foi seis vizinhos para todas as categorias de morfotipo. A ocorrência da organização hexagonal de módulos já foi descrita como um padrão usual em organismos clonais (e.g. RYLAND & WARNER, 1986; KAANDORP, 1991,1994). É possível demonstrar matematicamente que a organização de unidades circulares de mesmo raio em um arranjo hexagonal é a forma que garante o maior empacotamento destas unidades em uma dada área. (Michel Spira, com. pess.).

Os resultados deste estudo sugerem que existem restrições à adição de novos módulos à colônia, relacionadas à organização dos pólipos adjacentes. Não é possível determinar se esta "regra" determina os locais de adição de novos pólipos à colônia, ou se a forma de crescimento dos coralitos é que produz este arranjo. De qualquer forma, este resultado sugere uma tendência de maximização da ocupação da superfície da colônia por pólipos. Este resultado é esperado. Corais escleractíneos não apresentam polimorfismo (mas veja RICHARDSON *et al.*, 1979), logo, cada pólipo contém todas as estruturas necessárias ao funcionamento da colônia (HUGHES, 1983, mas veja HALL & HUGHES, 1996). Sendo assim, a capacidade de regeneração (MEESTERS *et al.*, 1996, 1997), sobrevivência à mortalidade parcial e propagação vegetativa (HUGHES & JACKSON, 1985), captura de zooplâncton (SEBENS, 1982; HUGHES, 1983; KIM & LASKER, 1998) e fecundidade (HALL & HUGHES, 1996) são relacionadas ao número de pólipos da colônia. A maximização do empacotamento, minimiza a distância entre pólipos adjacentes. Como os pólipos possuem um sistema nervoso difuso e compartilham nutrientes (MACKIE, 1986), a maior proximidade dos pólipos reduziria as distâncias para transmissão nervosa e transferência de nutrientes, aumentando a eficiência da integração fisiológica da colônia.

KAANDORP (1994) utilizou modelagem computacional para simular o crescimento em *M. annularis* a partir de uma tecelagem tridimensional hipotética, onde os pólipos estão arrançados em triângulos equiláteros. Utilizando regras de crescimento baseadas na disponibilidade local de espaço para o surgimento de novos pólipos e em alguns parâmetros ambientais, o autor conseguiu reproduzir formas reais de colônias desta espécie. Seus resultados sugeriram que a iteração de pólipos em corais podem ser dependentes em parte da disponibilidade de espaço entre os pólipos já existentes. A aplicação da triangulação de Delaunay à organização de pólipos em esqueletos de colônias reais de corais escleractíneos pode ser utilizada para simular o crescimento de colônias verdadeiras. A regularidade do padrão de organização de pólipos vizinhos poderia ser uma das regras para adição de novos pólipos.

A combinação destes modelos com cortes do esqueleto pode ser uma ferramenta útil para entender a relação entre o crescimento do esqueleto, a organização dos coralitos e o padrão de bandas formado por mudanças de direção da trajetória de coralitos durante o crescimento da colônia (BARNES & LOUGH, 1990).

4.2. Formas de Crescimento

O crescimento do tecido de corais pode ser dividido em acréscimo de novos pólipos e crescimento dos pólipos já existentes. Os pólipos crescem até um tamanho máximo que é característico da espécie (HALL & HUGHES, 1996, mas veja "Variação intra e intercolonial da área dos pólipos" neste capítulo). Isto ocorre à medida que a área de tecido aumenta. A diferenciação e reorganização do tecido associada à formação de novos pólipos, requer e/ou resulta em modificação e crescimento do esqueleto. Consequentemente, o crescimento do tecido em corais depende da taxa que o esqueleto pode crescer e se modificar (DARKE & BARNES, 1993).

O crescimento em organismos modulares pode ser limitado ou ilimitado, de acordo com a espécie e a arquitetura da colônia. Normalmente, organismos que apresentam arquitetura linear crescem indefinidamente (HUGHES, 1989) e, considerando-se todas as demais

condições constantes, a astogenia é limitada por proximidade a módulos vizinhos da mesma espécie (BELL, 1986), módulos de outras espécies (FRANCO, 1986) ou restrições biofísicas (NIKLAS, 1986). Organismos com forma de crescimento incrustante, não sofrem restrições estruturais, mas são mais afetados por interações negativas, cuja propabilidade de ocorrência é maior na superfície do substrato que acima dele (JACKSON & COATES, 1986; MEESTERS *et al.* 1996).

Os modelos de regressão linear demonstraram que a variação intra e intercolonial no tamanho dos pólipos em *M. cavernosa*, embora considerável, é explicada parcialmente pelo arranjo espacial dos mesmos. O modelo ainda indicou que os fatores explicativos da área do pólipo podem variar com a magnitude de seu tamanho. Os menores valores dos coeficientes de determinação obtidos para os modelos empregando pólipos “Menores” em relação aos pólipos “Maiores” devem-se à maior variação intracolonal da área observada para o primeiro grupo. (Fig. 5). Entretanto, como todas as correlações parciais foram altamente significativas (Tab. 18), os resultados sugeriram que a astogenia sofre limitações relacionadas a fatores intrínsecos da colônia. Estes fatores, por sua vez, variaram com o morfotipo. As variáveis explicativas dos modelos podem ser divididas em duas categorias: relacionadas à variação intercolonial (“Área da Colônia” e “Densidade”) e relacionadas à variação intracolonal do tamanho e distribuição dos pólipos (“Células” e “Área dos Vizinhos”).

De uma forma geral, o tamanho dos pólipos “Menores” está ligado à disponibilidade local de espaço, enquanto o tamanho dos pólipos “Maiores” independe desta variável. As áreas dos pólipos deste grupo estão mais relacionadas à variação intercolonial. A correlação entre a “Área do Pólipo” e “Área dos Vizinhos” pode ser interpretada como um coeficiente de associação, indicando a agregação de pólipos “Maiores” no tecido colonial (Tab. 18).

A área dos pólipos de colônias Hemisféricas foi relacionada à disponibilidade local de espaço (correlação parcial entre área dos pólipos e “Células”, Tab. 18). A Análise de Componentes Principais demonstrou que 99% da variância do arranjo espacial dos pólipos em colônias de *M. cavernosa* pode ser explicada pelo tamanho dos pólipos e pela área dos “triângulos” por eles formados. Como o terceiro componente extraído pela análise, relacionado à variação da forma dos “triângulos”, explicou uma fração desprezível da variância do arranjo

dos pólipos (Tab. 21), a área dos “triângulos” é um bom estimador de seu afastamento relativo, e portanto, da densidade de pólipos. O coeficiente de determinação da regressão entre a área dos triângulos e a área média dos pólipos que os compõem ($R^2 = 0,72$) indicou, portanto, uma forte relação entre o tamanho dos pólipos e sua proximidade. Esta relação foi especialmente acentuada para colônias Hemisféricas, uma vez que os coeficientes de determinação para as outras categorias de morfotipo foram bem inferiores a estes valores ($R^2 = 0,44$ para Incrustantes Pequenas e $R^2 = 0,48$ para Incrustantes Grandes).

A relação entre o tamanho dos pólipos e a disponibilidade local de espaço em colônias Hemisféricas foi especialmente acentuada para pólipos “Menores” (valor de correlação parcial entre Área dos Pólipos e “Células”, Tab. 18). Estes resultados estão de acordo com o que GRAUS & MACINTYRE (1982) encontraram para *Montastraea annularis* (Ellis & Solander). Este congênico de *M. cavernosa* também apresenta brotamento extratentacular não ramificado e variação contínua de formas de crescimento. Estas formas vão de hemisféricas a incrustantes, passando por um morfotipo colunar, não descrito para *M. cavernosa*. Os autores utilizaram simulação computacional para estudar o crescimento de colônias desta espécie, baseando o modelo na organização dos coralitos observada em cortes no esqueleto calcáreo de colônias de formas de crescimento variadas. Eles demonstraram que as formas de crescimento hemisféricas estão associadas a uma maior luminosidade experimentada pela colônia. Estas formas são encontradas em menores profundidades e em regiões mais iluminadas do recife. SZMANT (1991) e FOSTER (1993) relataram uma distribuição batimétrica de formas de crescimento de *M. cavernosa* semelhante à encontrada para *M. annularis*.

As regiões de maior brotamento em exemplares hemisféricos de *M. annularis* estão próximas ao topo da colônia (GRAUS & MACINTYRE, 1982). Foi demonstrado que nestas regiões os coralitos apresentam um maior ângulo de divergência que coralitos situados em outras regiões da colônia. Por ser o local da colônia em que os coralitos divergem mais rapidamente à medida que a colônia cresce, as imediações do topo da colônia são precisamente as regiões onde se forma mais espaço para o brotamento. Os mapas de densidade para as colônias hemisféricas de *M. cavernosa* aqui obtidos sugeriram um modelo de crescimento semelhante ao proposto por GRAUS & MACINTYRE (1982) (Fig. 11, Colônias

Hemisféricas). Na maioria dos casos, ocorre um aumento da densidade de pólipos à medida que se caminha das bordas para as imediações do topo da colônia (Fig. 11, indicado por setas).

O tamanho dos pólipos “Menores” de colônias Incrustantes Pequenas foi explicado parcialmente pela disponibilidade local de área (correlação parcial com “Células”, Tab. 18), mas também pela “Área dos Vizinhos”. A correlação com esta última variável indica agregação de pólipos “Menores” em regiões delimitadas do tecido colonial. Isto é confirmado pelos mapas de densidades das colônias Incrustantes, onde manchas de densidade elevada ocorrem em meio a regiões de densidade mais baixa (Fig. 11). Cabe ressaltar que o padrão difere do observado para Hemisféricas. Nestas, o aumento da densidade é mais concêntrico e não distribuído em mosaico, como no caso das colônias Incrustantes Pequenas (Fig. 11).

Organismos não ramificados apresentam crescimento em um único plano e, portanto, o aumento da colônia é produto apenas da adição de novos módulos. Se a base dos módulos for fixa, o brotamento deve ocorrer apenas em módulos das margens da colônia, uma vez que não há aumento da disponibilidade de espaço entre módulos das regiões centrais. No caso de corais escleractíneos, a secreção da própria base permite a estes organismos reter a capacidade de adicionar novos módulos em qualquer região da colônia. As restrições impostas pelo esqueleto calcáreo são evitadas porque a existência do primeiro componente de crescimento (*sensu* ROSEN, 1986), i.e. o aumento volumétrico, acrescenta um grau de liberdade ao crescimento da colônia, permitindo brotamento em regiões internas do tecido (HUGHES, 1989).

O modelo de regressão linear sugere que o crescimento em colônias Incrustantes Pequenas não se dá somente na borda, uma vez que a área dos pólipos “Menores” é explicada pelo espaçamento entre pólipos (correlação entre Área dos Pólipos “Menores” e “Células”) (Tab. 18). Os mapas de densidade reforçam esta hipótese (Fig. 11), indicando brotamento na área interna da colônia, como áreas de maior densidade de pólipos.

As colônias Hemisféricas e Incrustantes Pequenas de *M. cavernosa* podem ser diferenciadas pela importância que o primeiro componente de crescimento (*sensu* ROSEN, 1986) têm em relação ao segundo, i.e. o aumento volumétrico em relação ao acréscimo de novos módulos à colônia. Em colônias Incrustantes de *M. cavernosa*, o crescimento se dá

principalmente pelo segundo componente, e a colônia permanece achatada. Esta relação é confirmada pela regressão logarítmica da Fig. 6. A porcentagem da variância do número de pólipos explicada pela área da colônia é bem maior para colônias Incrustantes Pequenas, do que para colônias Hemisféricas. A variância do número de pólipos não explicada pela área de colônias Hemisféricas pode ser atribuída às diferenças de curvatura entre as colônias desta categoria de morfotipo. Em outras palavras, à diferença da importância relativa do primeiro componente de crescimento em relação ao segundo.

Para um mesmo valor de área, as colônias Hemisféricas apresentaram número de pólipos significativamente superior ao de colônias Incrustantes Pequenas de área equivalente (Fig. 6). Isto indica que o primeiro componente do crescimento permite o acréscimo de mais pólipos à colônia. As colônias Hemisféricas apresentariam trajetórias de pólipos com uma divergência maior que as colônias Incrustantes Pequenas, devido à curvatura do esqueleto. Sendo assim, a disponibilidade de espaço para surgimento de novos coralitos é maior nesse morfotipo à medida que a colônia cresce. Na verdade, a maior densidade observada em colônias Hemisféricas em relação às Incrustantes Pequenas indica que as primeiras apresentam mais brotos que as últimas. Esta relação reflete-se na “cauda” da superfície ajustada por “splines” cúbicos (Fig. 14d, indicada pela seta), que indica uma região de maior densidade e menor tamanho de pólipos. Note que a superfície correspondente às colônias Incrustantes Pequenas não apresenta esta cauda.

A correlação negativa entre a densidade e a área das colônias Hemisféricas (Tab. 19) sugere que colônias maiores apresentam menor brotamento (acrécimo de pólipos) que as colônias de menor tamanho, o que é reforçado pela relação logarítmica observada entre a área das colônias Hemisféricas e o número de pólipos (Fig. 3). Sendo assim, a alta correlação inversa entre a área dos pólipos “Maiores” e a “Densidade”, aliada à correlação inversa entre “Densidade” e “Área da Colônia” parece indicar que, à medida que as colônias Hemisféricas de *M. cavernosa* crescem, menor é o acréscimo de novos pólipos à colônia e maior é o aumento do tamanho dos pólipos já existentes. Esta hipótese foi comprovada por Motoda (1940) para uma outra espécie de coral maciço que apresentam forma de crescimento hemisférica. Este autor acompanhou o crescimento de *Goniastrea aspera*, registrando o processo de

multiplicação de pólipos ao longo dos anos, e encontrou um decaimento geométrico da taxa de multiplicação dos pólipos com o aumento da colônia. De fato, a área dos pólipos "Maiores" também apresentam uma correlação positiva com a área das colônias Hemisféricas ($R^2 = 0,57$; $p < 0,001$). Esta variável, entretanto, foi menos explicativa da área dos pólipos que a "Densidade". Isto ocorreu porque a área dos pólipos é função de sua proximidade relativa (ou seja, da densidade) e esta varia com a curvatura da colônia.

Assumindo-se que o modelo de crescimento de GRAUS & MACINTYRE (1982) possa ser aplicado ao crescimento de *M. cavernosa*, a diminuição do brotamento em colônias Hemisféricas grandes poderia ser explicada apenas pela mudança no grau de divergência dos coralitos. Colônias pequenas apresentam raio pequeno, e portanto maior curvatura de sua superfície. O afastamento entre coralitos próximos, à medida que a colônia cresce, é inicialmente rápido, proporcionando espaço para o surgimento de novos pólipos e para o crescimento de pólipos já existentes. Entretanto, à medida que o esqueleto calcáreo se expande, o raio da colônia aumenta, novos pólipos são adicionados, e a superfície tende a se tornar cada vez mais próxima à uma superfície plana. Consequentemente, menor é o afastamento entre os coralitos já presentes na colônia à medida que esta cresce. Há uma progressiva tendência à redução no acréscimo de novos pólipos, e daí a menor densidade observada nas colônias de maior tamanho. À despeito destas diferenças, é interessante notar que as colônias das três categorias de morfotipo deveriam estar crescendo ativamente até o momento da coleta, uma vez que a proporção de pólipos "Menores" das colônias é significativamente maior que a proporção de pólipos "Maiores" (Fig. 7).

A superfície das colônias Incrustantes Pequenas pode ser visualizada como a superfície de uma colônia Hemisférica muito grande, cuja curvatura da superfície é suave devido ao grande raio. Embora o afastamento entre os pólipos seja maior (compare os valores médios de área dos "triângulos", Tab. 15), o menor ângulo de divergência implica que menos espaço vai sendo adicionado entre os pólipos existentes à medida que a colônia cresce. Sendo assim, uma vez que a área de pólipos pequenos é relacionada ao espaço à sua volta, a adição de muitos pólipos à colônia poderia resultar em futuro impedimento espacial do crescimento dos pólipos. A ausência de um "topo" nestas colônias, onde o brotamento seria mais ativo, reflete-se na

distribuição mais simétrica dos triângulos desta categoria de morfotipo, quando comparada à mesma distribuição para colônias Hemisféricas (Fig. 10). Consequentemente, devido à densidade mais homogênea, ao contrário das colônias Hemisféricas, a área dos pólipos “Maiores” é melhor explicada por “Área da Colônia” que por “Densidade” (Tab. 18).

Um modelo conceitual para o crescimento em *M. cavernosa* pode ser hipotetizado a partir dos resultados deste estudo. Colônias Hemisféricas apresentam crescimento volumétrico. Com o aumento do raio da colônia, a divergência torna-se cada vez menor e o brotamento diminui. O espaço entre os pólipos passa a ser progressivamente utilizado para o crescimento dos pólipos já existentes. No caso das colônias Incrustantes Pequenas, devido à sua forma achatada, o brotamento é constante desde os estágios iniciais da colônia e o aumento do tamanho da colônia é produto de uma taxa mais ou menos constante de acréscimo de novos pólipos. Isto reflete-se na distribuição mais regular da densidade (área dos triângulos) da colônia (Fig. 10).

No caso das colônias Incrustantes Grandes, o tamanho dos pólipos é explicado pelo espaçamento entre pólipos, “Densidade” e “Área dos Vizinhos”. A maioria das colônias Incrustantes Grandes (n = 12) foi coletada no recife de Picãozinho, em João Pessoa (PB). Neste recife, as colônias cobrem grandes áreas contínuas e acompanham o relevo recifal. Sendo assim, apesar de Incrustantes, a forma destas colônias não é achatada como a das Incrustantes Pequenas. Na verdade, a forma destas colônias é de difícil definição, uma vez que depende da morfologia da região do recife em que ocorrem. Esta heterogeneidade morfológica intercolonial pode ser a razão pela qual os coeficientes de determinação múltiplos das análises de regressão para Incrustantes Grandes foram menores que os obtidos para colônias Hemisféricas e Incrustantes Pequenas. A discussão dos resultados das análises de regressão é difícil, uma vez que não é possível caracterizar a forma destas colônias. Os mapas de densidade destas colônias (Fig. 11) sugeriram que existem regiões de brotamento ativo (áreas mais escuras) que surgem em meio a regiões de menor densidade. Os pólipos “Menores” destas colônias mostraram correlação com as mesmas variáveis que os pólipos “Menores” das colônias Hemisféricas. Da mesma forma, os pólipos “Maiores” apresentaram correlação inversa com a densidade, mas também apresentaram correlação positiva com a “Área dos Vizinhos”, de

maneira semelhante ao que é observado para as Incrustantes Pequenas. As regiões de menor densidade seriam compostas por pólipos maiores. Os resultados sugerem que as colônias Incrustantes Grandes apresentem, quanto a área dos pólipos, estrutura intermediária entre Incrustantes Pequenas e Hemisféricas.

Dada a alta relação perímetro/área e o grande tamanho das colônias Incrustantes Grandes, é possível que estas colônias apresentem crescimento direcional. Isto pode estar associado a interações competitivas na borda da colônia (BUSS, 1979; SEBENS, 1982). Este fenômeno já foi observado em corais escleractíneos (HUGHES & JACKSON, 1985). As bordas apresentariam brotamento mais intenso na direção de crescimento da colônia, enquanto a porção mais interna interior apresentaria pólipos com maior tamanho e disposição mais ordenada. Esta pode ser uma hipótese explicativa para os resultados das regressões para estas colônias. Os fragmentos destas colônias foram removidos das bordas, mas englobaram também porções mais centrais do tecido. A correlação da área dos pólipos "Maiores" com "Área dos Vizinhos" (Tab. 18) decorreria da amostragem destas porções mais centrais. A correlação entre a área de pólipos "Menores" e "Células" e "Densidade" (Tab.18) caracterizaria as regiões com brotamento mais intenso das bordas. Os mapas da Fig. 11 mostram "manchas" de maior densidade em meio a áreas com densidade mais homogênea. Uma vez que não foi registrada a posição do fragmento removido em relação à colônia, nada se pode afirmar de conclusivo sobre esta hipótese. Esta parece ser, entretanto, uma possível abordagem para estudos relacionando crescimento direcional à variação das condições ambientais experimentadas por diferentes regiões da borda da colônia.

As propriedades demográficas de corais escleractíneos estão mais ligadas ao tamanho das colônias que à sua idade (HUGHES & JACKSON, 1980, 1985; HUGHES, 1984; HUGHES & CONNELL, 1987). Colônias grandes apresentam maiores fecundidade, longevidade, capacidade de captura de alimento e produtividade primária que colônias pequenas (CONNELL, 1973; LASKER, 1981; HALL & HUGHES, 1996; KIM & LASKER, 1998) e, conseqüentemente, maior aptidão darwiniana (POTTS, 1983).

GRAUS & MACINTYRE (1982) encontraram uma maior taxa de crescimento anual para a forma de crescimento hemisférica de *M. annularis* que para as formas incrustantes da

espécie. Isto sugere que, sendo todas as demais condições constantes, colônias hemisféricas atingem tamanhos maiores mais rapidamente que colônias incrustantes. MEESTERS e colaboradores (1996) relataram que colônias de *Porites astreoides* (Lamarck, 1816) com crescimento incrustante, apresentaram mais lesões que colônias de *Diploria strigosa* (Dana, 1848), que apresentam forma de crescimento hemisférica. Os autores relacionaram a susceptibilidade a lesões à maior relação perímetro/área da forma de crescimento da primeira espécie em relação à segunda, e apontaram o “escape em altura” como um aspecto significativo das estratégias evolutivas de corais escleractíneos. LASKER (1980) constatou que a remoção passiva de sedimento (que ocorre logo após a deposição, por ação hidrodinâmica) da superfície de colônias de *M. cavernosa* é mais acentuada em colônias hemisféricas, devido à sua convexidade, que em colônias incrustantes. Esses relatos sugerem uma possível vantagem adaptativa da forma hemisférica sobre a forma incrustante de crescimento. No caso do presente estudo, entretanto, não foram encontradas colônias Hemisféricas de tamanhos comparáveis as de colônias Incrustantes Grandes. Existem relatos verbais de colônias hemisféricas de grande porte para o Parcel Manoel Luís (MA) (Luiz Carlos Rocha, com. pess.) e para a região do Parcel dos Abrolhos (BA) (Clovis Barreira e Castro, com. pess.). Certamente, outros fatores além da luminosidade devem determinar a forma destas colônias. Estudos adicionais devem ser conduzidos no futuro a fim de se elucidar aspectos ecológicos do crescimento deste coral.

4.3. Variação intra e intercolonial da área dos pólipos

A variação no tamanho dos pólipos apresentou uma distribuição unimodal em todas as categorias de morfotipo, tanto para todos os pólipos quanto para os pólipos “Maiores” (Fig. 4). Estes últimos, entretanto, apresentaram uma distribuição mais irregular que o conjunto total de pólipos das colônias. LASKER (1981) encontrou uma distribuição bimodal do diâmetro dos pólipos de colônias de *Montastraea cavernosa* coletadas no Caribe. O autor relacionou esta distribuição à presença de dois morfotipos funcionais da espécie, que diferem entre si em relação a vários parâmetros, entre eles o tamanho dos pólipos.

Os dados do presente estudo não indicaram a presença destes morfotipos funcionais dentre as colônias coletadas. LASKER (1981), entretanto, baseou sua distribuição em um número bastante superior de colônias ($n = 218$) e coletou colônias em uma faixa batimétrica bem mais ampla (0 - 30 m) que a deste estudo ($n = 46$; 0,8 – 11,6 m). O autor relatou um aumento da ocorrência do morfotipo noturno abaixo de 10 m de profundidade. Os pólipos do morfotipo noturno apresentam diâmetro superior a 6 mm, e os do diurno, diâmetro inferior a este valor. Este diâmetro equivale à uma circunferência de aproximadamente 30 mm^2 , valor que corresponde à média de área encontrada para as três categorias de morfotipo. Nenhum padrão de bimodalidade na distribuição da área dos pólipos foi encontrado em torno deste valor.

AMARAL (1994) também não relatou distinção entre morfotipos funcionais de *M. cavernosa* coletadas no Parcel das Paredes (BA) e em Tamandaré (PE). A autora, entretanto, relatou um decréscimo no diâmetro médio dos coralitos de *M. cavernosa* com o aumento da profundidade, e portanto, um padrão inverso ao descrito por LASKER (1981). No presente estudo, foram evitadas comparações entre profundidades devido à distribuição desigual de morfotipos e tamanhos de colônia entre as profundidades. Em uma pré-análise, foi utilizado um modelo de regressão múltipla utilizando, além das variáveis descritas na Fig. 1, a faixa de profundidade em que as colônias foram coletadas ($< 5 \text{ m}$ e $> 10 \text{ m}$) como variável muda (SOKAL & ROHLF, 1995). Esta variável, entretanto, não foi explicativa para o modelo.

A variação da área dos pólipos de *M. cavernosa* é atípica dentre os corais escleractíneos. LEHMAN & PORTER (1973), chamaram a atenção para a maior variância do tamanho dos pólipos de *M. cavernosa*, quando comparada às demais espécies do Caribe. Estes autores, entretanto, relacionaram esta variância aos morfotipos funcionais da espécie. Foi observado, no presente estudo, um coeficiente de variância de cerca de 37% para a área de todos os pólipos. Em mais de 85% das espécies de corais escleractíneos do Caribe, o coeficiente de variância estimado foi de cerca de 10% (PORTER, 1976). Mesmo considerando-se apenas os pólipos "Maiores", que representam a classe de maior tamanho dentro de cada colônia, e cuja variância de tamanho é menor (Fig. 6), o coeficiente de variância de cerca de 20% (Tab. 8) foi bem superior ao relatado para espécies caribenhas.

O modelo usualmente aceito para o crescimento de pólipos de corais escleractíneos com brotamento extratentacular prevê que o crescimento dos pólipos é assintótico. (RYLAND & WARNER, 1986; HALL & HUGHES, 1996). Isto entretanto, parece ser observado apenas no nível intracolônia para *M. cavernosa*, onde a menor variância em relação a média dos pólipos "Maiores" indica uma possível convergência para um tamanho final à medida que estes crescem (Fig. 6). Por outro lado, a variação intercolônia observada para estes pólipos foi contínua (Fig. 5). A colônia JP21, coletada no recife de Picãozinho, representa um exemplo extremo desta variabilidade. Esta colônia possui pólipos com tamanho médio de 49,30 mm² (Tab. 11), bastante superior à média global (29,13 mm²) e mesmo à média de área dos pólipos de colônias Incrustantes Grandes (32,84 mm²). Esta diferença é claramente demonstrada na Fig. 16, onde o centróide correspondente ao "scores" desta colônia aparece afastado dos demais em relação ao segundo componente principal, que representa a variação da área dos pólipos.

A variação do tamanho dos pólipos e espaçamento entre eles em corais escleractíneos já foi relacionada à grande plasticidade fenotípica destes organismos (FOSTER, 1979, BRUNO & EDMUNDS, 1997). Os resultados apresentados neste estudo revelaram uma ampla distinção entre colônias com respeito à estas duas variáveis (Fig. 13), embora com sobreposição de diferentes morfotipos. Estes resultados concordam com AMARAL (1994) que encontrou significativa variação do diâmetro e espaçamento dos coralitos de *M. cavernosa* das regiões do Parcel das Paredes (BA) e Tamandaré (PE). A autora relatou que a variação intrapopulacional destas duas variáveis é maior que a observada entre as localidades de coletas. FOSTER (1993) também relatou modificação no diâmetro dos coralitos de *M. cavernosa* relacionada ao posicionamento no recife, e apontou esta característica como uma das principais para a distinção entre diferentes morfotipos da espécie. A distribuição dos centróides dos "scores" das colônias Incrustantes Grandes de João Pessoa (PB) indica que estas variações podem ser observadas em escalas espaciais bastante restritas, uma vez que todas as amostras foram coletadas em uma mesma reentrância do recife de Picãozinho, cuja área é da ordem de algumas centenas de metros quadrados.

Os centróides das colônias Incrustantes apresentam uma distribuição, em relação ao segundo componente principal, mais esparsa que a observada para os centróides das colônias Hemisféricas (Fig. 13). Os centróides das colônias Hemisféricas, por outro lado, apresentam uma distribuição mais ampla em relação ao primeiro componente, que representa a densidade.

Como a densidade está inversamente correlacionada à área das colônias (Tab. 19), estes resultados sugerem que a variação no tamanho dos pólipos de colônias Incrustantes é menos dependente da área, que no caso das colônias Hemisféricas. A variação da área dos pólipos "Maiores", de acordo com os modelos de regressão, independe da disponibilidade local de espaço nas três categorias de morfotipo (ausência de correlação com "Células", Tab. 18). Os coeficientes de determinação dos modelos de regressão empregando apenas estes pólipos, foram menores para a categoria Incrustantes, do que para Hemisféricas. Além disso, uma parte significativa da variância foi explicada pela associação com pólipos de tamanho semelhante (correlação com "Área dos Vizinhos", Tab. 18). A maior variância inexplicada da área de pólipos de colônias Incrustantes sugere que fatores ambientais possam ter mais influência sobre o tamanho dos pólipos desta categoria do que sobre os pólipos de colônias Hemisféricas.

FOSTER (1993) e AMARAL (1994), entretanto, não levaram em conta o tamanho nem a forma das colônias coletadas. A evidência de associação entre pólipos de tamanho semelhante para pólipos "Maiores" (correlação com "Área dos Vizinhos", Tab. 18) e de áreas com diferentes densidades em Incrustantes Grandes (Fig. 11), sugere que fragmentos retirados desta colônias podem apresentar variação de tamanho dos pólipos e espaçamento entre coralitos, dependendo da região da colônia amostrada. Além disso, foi demonstrado que a variância dos menores pólipos "Menores" da colônia é superior a dos pólipos "Maiores" (Fig. 6). Os resultados sugerem que estes fatores devem ser levados em conta em futuros estudos de morfometria centrados no coralito, pelo menos em *M. cavernosa*.

SAKAI (1998) encontrou uma correlação positiva entre o tamanho dos pólipos e fecundidade para o coral *Goniastrea aspera*. VAN VEGHEL & KAHMANN (1994), encontraram o mesmo resultado para *Montastraea annularis*. PORTER (1974) demonstrou que o tamanho dos pólipos está positivamente correlacionado ao tamanho do zooplâncton capturado em *M. cavernosa*. O mesmo autor (PORTER, 1976) sugeriu que espécies de corais escleractíneos

com pólipos maiores apresentam maior capacidade de captura de zooplâncton por pólipos que colônias com pólipos menores. (mas veja SEBENS, *et al.* 1998). LASKER (1976) encontrou que, em experimentos de laboratório, o morfotipo noturno de *M. cavernosa*, que apresenta maior tamanho de pólipos, consumiu mais zooplâncton que o morfotipo diurno, cujo tamanho de pólipos é menor. Em outro estudo (LASKER, 1981), o mesmo autor relatou que a respiração total da colônia de *M. cavernosa* é função não só do número, mas também do tamanho individual dos pólipos.

Este estudo demonstrou que a área dos pólipos “Maiores” de colônias Incrustantes Pequenas e Hemisféricas independe do espaçamento local entre os pólipos vizinhos e é correlacionada à área da colônia. Os resultados sugerem que os maiores pólipos das colônias apresentam crescimento contínuo correlacionado à sua área. Embora para colônias Incrustantes Grandes seja difícil interpretar os resultados dos modelos de regressão, estas colônias apresentam pólipos com áreas superiores às de Incrustantes Pequenas, indicando que esta relação possa ser verdadeira também para esta categoria de morfotipo. Estes resultados, associados às vantagens adaptativas de maiores tamanhos de pólipos relatadas na literatura, sugerem que pressões evolutivas direcionam o crescimento intracolônial dos pólipos para o limite superior de tamanho, determinado por restrições ambientais e genéticas. As diferenças encontradas para variáveis explicativas da área de pólipos “Maiores” e “Menores”, a significativa heterogeneidade intracolônial destas áreas e a relação da área do pólipos com diferentes aspectos da performance fisiológica de colônias de corais escleractíneos, sugerem a existência de “coortes” de pólipos com propriedades distintas em uma mesma colônia. Isto apoia a hipótese de HARPER (1977), de que os módulos de um organismo clonal possam ser tratados demograficamente. Esta abordagem pode ser bastante útil em futuros estudos da variação de aspectos fisiológicos e ecológicos de corais escleractíneos, tanto no nível intra, quanto no nível intercolônial.

5. Conclusões

- A tecelagem de Delaunay mostrou-se uma ferramenta muito útil para as necessidades deste estudo. Esta técnica permitiu determinar inequivocamente os vizinhos mais próximos de cada pólipos, quantificar relações métricas entre estes vizinhos e determinar limites entre os pólipos, relacionados ao espaçamento local entre eles. A configuração topológica dos módulos dos corais indica que estas e outras técnicas de estatística espacial podem ser de grande valor para a descrição morfológica de colônias no nível modular.
- A amostragem dos pólipos na superfície de colônias de *M. cavernosa*, associada à quantificação do arranjo espacial destes, através da triangulação de Delaunay, permitiu a descrição de um possível modelo de crescimento para a espécie. A associação de descrição do arranjo superficial dos pólipos com a trajetória de coralitos observada em cortes de esqueleto, pode fornecer subsídios para a criação de modelos quantitativos, que permitam uma melhor compreensão da relação entre crescimento do esqueleto e do tecido em corais escleractíneos.
- Existe uma considerável variação intra e intercolonial no tamanho dos pólipos. A variação intracolonial está relacionado ao estágio de desenvolvimento dos pólipos. Pólipos de tamanhos semelhantes tendem a apresentar distribuição agregada no tecido colonial. A variação intercolonial é contínua, e parcialmente relacionada à área da colônia e ao seu morfotipo. A fração não explicada da variância da área dos pólipos, possivelmente relaciona-se a variações ambientais experimentadas pelas colônias. Os resultados deste estudo indicam que o tamanho dos pólipos parece ser determinado pela sua localização no tecido e pela interação entre o estágio de desenvolvimento, forma e condições ambientais experimentadas pela colônia. Estes fatores devem ser levados em conta em futuros estudos morfométricos da espécie.

- A divisão dos pólipos em “Maiores” e “Menores”, demonstrou que a área destes dois grupos é explicada por fatores topológicos distintos. Os resultados deste estudo sugerem que deve existir um balanço entre acréscimo de novos pólipos e crescimento dos já existentes, à medida que a colônia aumenta de tamanho. Uma vez que o tamanho dos pólipos pode ser associados a aspectos de sua fisiologia (capacidade reprodutiva, alimentação, etc), o estudo de classes de tamanho distintas (coortes) de pólipos, pode ser uma abordagem bastante útil para entender a relação existente entre a dinâmica dos pólipos, crescimento e performance fisiológica das colônias de corais escleractíneos.

6. Referências Bibliográficas

- AMARAL, F. D. 1994. Morphological variation in the reef coral *Montastraea cavernosa* in Brazil. **Coral Reefs** 13:113–117.
- BAK, R., TERMAAT, R. M. & DEKKER, R. 1982. Complexity of coral interactions: influence of time, local and epifauna. **Mar. Biol.** 69: 215 – 222.
- BAKER, P. A. & WEBER, J. N. 1975. Coral growth rate: variation with depth. **Earth and planetary science letters** 27: 57-61.
- BARNES, D. J. & LOUGH, J. M. 1990. Computer simulations showing the likely effects of calix architecture and other factors on retrieval of density information from coral skeletons. **J. exp. mar. Biol. Ecol.** 137: 141-164.
- BOTTJER, D. J. 1980. Branching morphology of the reef coral *Acropora cervicornis* in different hydraulic regimes. **J. Paleont.** 54(5):1102-1107.
- BELL, A. D. 1985. On the astogeny of six-cornered clones: an aspect of modular construction. pp. 187-207. *In*: White, J. (ed.) Studies on plant demography: a Festschrift for John L. Harper. London, Academic Press.
- BELL, A. D. 1986. The simulation of branching patterns in modular organisms. **Phil. Trans. R. Soc. London** 313: 143 – 159.
- BUSS, L. W. 1979. Habitat selection, directional growth and spaces refuges: why colonial animals have more hiding places. pp. 459-497 *In*: Larwood, G. & Rosen, B. (eds.) **Biology and systematics of colonial organisms**. Academic, London.
- BUDDEMEIER, R. W & KINZIE, R. A. 1976. Coral growth. **Oceanographic and Marine Biology Annual Review.** 14:183-225.
- BRAVERMAN, M. 1978. A measure of the complexity of generated pattern. **Growth** 42: 369-374.
- BRUNO, J. F. & EDMUNDS, P. J. 1997. Clonal variation for phenotypic plasticity in the coral *Madracis mirabilis*. **Ecology** 78(7): 2177-2190.
- CAIRNS, S. D. 1982. Stony corals (Cnidaria: Hydrozoa, Scleractinia) of Carrie Bow Cay, Belize. **Smithson. Contr. mar. Sci.** 12: 271 – 301.
- CHEETAM, A. H. & HAYEK, L. A. C. 1983. Geometric consequences of branching growth in aedeoniform Bryozoa. **Paleobiology** 9: 240-260.
- CHEVALIER, J. P. 1987. Ordre des Scléractiniaux. p. 404-764 *In*: Grassé, P. P. (Dir.) **Traité de Zoologie – Anatomie, systématique, biologie. Cnidaires Anthozoaires**. Tome III – Fascicule 3. Masson, Paris, 859 pp.

- COATES, A. G. & JACKSON, J. B. C. 1979. Morphological themes in the evolution of clonal and aclonal marine invertebrates. p: 67-106 *In*: Larwood, G. & Rosen, B. (eds.) **Biology and systematics of colonial organisms**. Academic, London.
- CONNEL, J.H. 1973. Population cology of reef building corals. pp: 205-245. *In*: Jones, O.A. & Endean, R. **Biology and geology of coral reefs**. Volume II: Biology 1. Academic Press, New York, 480 pp.
- DAI, H., YOON, S., LIU, J., BUDHANI, R. C. & LIEBER, C. M. 1994. Simultaneous observation of columnar defects and magnetic flux lines in high temperatures $\text{Bi}_2\text{Sr}_2\text{CaCu}_2\text{O}_8$ superconductors. **Science** **265**: 1552-1555.
- DARKE, W. M & BARNES, D. J. 1993. Growth trajectories of corallites and ages of polyps in massive colonies of reef-building corals of the genus *Porites*. **Mar. Biol.** **117**: 321 – 326.
- DYRYNDA, P. E. J. 1986. Defensive strategies of modular organisms. **Phil. Trans. R. Soc. London** **313**: 227-243.
- DODGE, R. E., ALLER, R. C. & THOMSON, J. 1974. Coral growth related to resuspension of bottom sediments. **Nature** **247**: 574-577.
- FOSTER, A. B. 1979. Phenotypic plasticity in the reef corals *Montastraea annularis* (Ellis & Solander) and *Siderastrea siderea* (Ellis & Solander). **J. exp. mar. Biol. Ecol.** **39**:25-54.
- FOSTER, A. B. 1993. Variation within and among morphospecies of *Montastraea*. **Cour. Forsch. Inst. Senckenberg** **164**: 241-254.
- FRANCO, M. 1986. The influence of neighbours on the growth of modular organisms with an example from trees. **Phil. Trans. R. Soc. London.** **313**: 209-225.
- GRAUS, R. R. & MACINTYRE, I. G. 1976. Light control of growth form in colonial reef corals: a computer simulation. **Science** **193**: 895-897.
- GRAUS, R. R. & MACINTYRE, I. G. 1982. Variation in growth forms of the reef coral *Montastraea annularis* (Ellis & Solander): a quantitative evaluation of growth response to light distribution using computer simulation. *In*: Ruetzler, K. & Macintyre, I. G. (eds.): **The Atlantic Barrier Reef Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, I. Smiths. Contr. mar. Sci.** **12**: 441-464.
- HALL, V. R. & HUGHES, T. P. 1996. Reproductive strategies of modular organisms: comparative studies of reef-building corals. **Ecology** **77**(3): 950-963.
- HARPER, J. L. 1977. **Population biology of plants**. London, Academic Press, 892 pp.
- HELMUTH, B. S. T. & SEBENS, K. P. 1993. The influence of colony morphology and orientation to flow on particle capture by the scleractinian coral *Agaricia agaricites* (Linnaeus). **J. exp. mar. Biol. Ecol.** **165**: 251 – 278.

- HELMUTH, B. S. T., TIMMERMAN, B. E. H. & SEBENS, K. P. 1997. Interplay of host morphology and symbiont microhabitat in coral aggregations. *Mar. Biol.* **130**:1 - 10.
- HUGHES, R. N. 1983. Evolutionary ecology of colonial reef-organisms, with particular references to corals. *Biol. J. Linn. Soc.* **20**: 39-58.
- HUGHES, R. N. 1989. **A Functional Biology of Clonal Animals**. Chapman & Hall, New York, 331 pp.
- HUGHES, T. P. 1984. Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a coral reef example. *Am. Nat.* **123**:778 – 795.
- HUGHES, T. P., AYRES, D. & CONNELL, J. H. 1992. The evolutionary ecology of corals. *TREE* **7**(9): 292-295.
- HUGHES, T. P. & CONNELL, J. H. 1987. Population dynamics based on size or age? A reef-coral analysis. *Am. Nat.* **129**(6):818 – 829.
- HUGHES, T. P. & JACKSON, J. B. 1980. Do corals lie about their age? Some demographic consequences of partial mortality, fission and fusion. *Science* **209**:713-715.
- HUGHES, T. P. & JACKSON, J. B. 1985. Population dynamics and life histories of foliaceous corals. *Ecol. Monogr.* **55**(2):141 –166.
- JACKSON, J. B. C. 1977. Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary of solitary and colonial strategies. *Am. Nat.* **111**:743-767.
- JACKSON, J. B. C. & COATES, A. C. 1986. Life cycles and evolution of clonal (modular) animals. *Phil. Trans. R. Soc. London* **313**:7 – 22.
- KAANDORP, J. 1991. Modelling growth forms of sponges with fractal techniques. pp. 1-29 ? *In*: Crilly, A. J, Earnsha, R. A. & Jones, H. (eds.). **Fractals and chaos**. Springer-Verlag, Berlin.
- KAANDORP, J. 1994. Growth model of sponges using geometric modelling techniques. pp. 235-240. *In*: van Soest, R. W. M; van Kepmen, T. M. G. & Braekman, J.C. (eds.) **Sponges in time and space**. Balkema, Rotterdam. 515 pp.
- KIM, K. & LASKER, H. R. 1998. Allometry of resources capture in colonial cnidarians and constraints in modular growth. *Functional Ecology* **12**:646 – 654.
- LABOREL, J. 1969. Madréporaire et Hydrocoralliaires récifaux des côte Brésiliennes. Systématique, écologie, répartition verticale et géographique. *Ann. Inst. Oceanogr.* **47**: 171-229.
- LASKER, H. R. 1976. Intraespecific variability of zooplankton feeding in the hermatypic coral *Montastraea cavernosa*. p. 101-109 *In*: Mackie, G. O. (ed.) *Coelenterate ecology and behaviour*. Plenum Press, New York. 744pp.

- LASKER, H. R. 1980. Sediment rejection by reef corals: the roles of behaviour and morphology in *Montastraea cavernosa* (Linnaeus). **J. exp. mar. Biol. Ecol.** **47**:77 - 80.
- LASKER, H. R. 1981. Phenotypic variation in the coral *Montastraea cavernosa* and its effects on colony energetics. **Biol. Bull.** **160**: 292 – 302.
- LEHMAN, J. T. & PORTER, J. W. 1973. Chemical activation of feeding in the Caribbean reef-building coral *Montastraea cavernosa*. **Biol. Bull.** **145**(1):140-149.
- MACKIE, G. O. 1986. From aggregates to integrates: physiological aspects of modularity in colonial animals. **Phil. Trans. R. Soc. London** **313**:175 – 196.
- MANFERIN, N. N. 1997. Adaptation capabilities of marine modular organisms. **Hydrobiologia** **355**: 153-158.
- MAIDA, M. & FERREIRA, B. P. 1997. Coral reefs of Brazil: an overview. **Proc. 8th Int. Coral Reef Symp**: 263-274, Balboa.
- MARAGOS, J. E. 1978. Coral growth: geometrical relationships. **Monogr. oceanog. Method.** **5**: 543-550
- MEESTERS, E. H., NOORDELOOS, M. & BAK, R. P. M. 1994. Damage and regeneration: links to growth in the reef building coral *Montastraea annularis*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** **112**:119-128.
- MEESTERS, E. H., PAUCHLI, W. & BAK, R. P. M. 1997. Predicting regeneration of physical damage on a reef-building coral by regeneration capacity and lesion shape. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** **146**: 91-99.
- MEESTERS, E. H.; WESSELING, I. & BAK, R. P. M. 1996. Partial mortality in three species of reef-building corals and the relation with colony morphology. **Bull. mar. Sci.** **58**(3): 838 – 852.
- MILLER K. J. 1994. Morphological variation in the coral genus *Platygyra*: environmental influences and taxonomical implications. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** **110**:19 – 28.
- MOTODA, S. 1940. A study of the growth rate in the massive reef coral *Goniastrea aspera*. **Palao trop. biol. Stn Stud.** **2**:1 – 6.
- LEÃO DE MOURA, R. L., MARTINS RODRIGUES, M. C., FRANCINI-FILHO, R. B. & SAZIMA, I. 1999. Unexpected richness of reef corals near the southern Amazon River mouth. **Coral Reefs** **18**(2): 170.
- NIKLAS, K. J. 1986. Evolution of plant shape: design constraints. **TREE** **1**(3): 67-72.
- OKAMURA, B. 1992. Microhabitat variation and patterns of colony growth and feeding in a marine bryozoan. **Ecology** **73**(4) 1502-1513.

- PORTER, J. W. 1974. Zooplankton feeding by the Caribbean reef building coral *Montastraea cavernosa*. **Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp.** 1:111-125. Brisbane
- PORTER, J. W. 1976. Autotrophy, heterotrophy and resource partitioning in Caribbean reef-building corals. **Am. Nat.** 110: 731-742.
- POTTS, D. C. 1983. Generation times and the quaternary evolution of reef-building corals. **Paleobiology** 10(1): 48-58.
- RICHARDSON, C. A., DUSTAN, P. & LANG, J. C. 1979. Maintenance of living space by sweeper tentacles of *Montastraea cavernosa*, a Caribbean reef coral. **Mar. Biol.** 55:181 – 186.
- ROSEN, B. R. 1986. Modular growth and form of corals: a matter of metamers? **Phil. Trans. R. Soc. London** 313:115 – 142.
- RYLAND, J. S. & WARNER, G. F. 1986. Growth and form in modular animals: ideas on the size and arrangement of zooids. **Phil. Trans. R. Soc. London** 313: 53 – 76.
- SAKAI, K. 1998. Effect of colony size, polyp size, and budding mode on egg production in a colonial coral. **Biol. Bull.** 195:319:325.
- SEBENS, K. P. 1982. The limits to indeterminate growth: an optimal size model applied to passive suspension feeders. **Ecology** 63(1): 209 – 222.
- SEBENS K. P., WITTING, J. & HELMUTH, B. 1997. Effects of water flow and branch spacing on particle capture by the reef coral *Madracis mirabilis* (Duchassaing & Michelotti). **J. exp. mar. Biol. Ecol.** 211: 1 – 28.
- SEBENS, K. P., GRACE, S. P., HELMUTH, B., MANEY JR., E. J. & MILES, J. S. 1998. Water flow and prey capture by three scleractinian corals, *Madracis mirabilis*, *Montastraea cavernosa* and *Porites porites*, in a field enclosure. **Mar. Biol.** 131: 347-360.
- SIEGEL, S. 1975. **Estatística não-paramétrica (para ciências do comportamento)**. Rio de Janeiro, McGraw-Hill, Inc. 350p.
- SMITH, F. G. W. 1996. **Atlantic Reef Corals. A handbook of the common reef and shallow-water corals of Bermuda, the Bahamas, Florida, the West Indies and Brazil.** 3rd printing. Coral Gables, University of Miami Press. 164 pp.
- STATSOFT, Inc. 1993. **STATISTICA for Windows v4.3 D – User Manual.** Statsoft, Chicago.
- STOYAN, D. & STOYAN, H. 1994. **Fractals, random shapes and point fields: methods of geometrical statistics.** Chichester, New York.
- STRÖMGREN, T. 1987. The effect of light on the growth rate of intertidal *Acropora pulchra* (Brook) from Pukhet, Thailand, lat. 8° N. **Coral Reefs** 6: 43-47.

- SZMANT, A. M. 1991. Sexual reproduction by the Caribbean reef corals *Montastraea annularis* and *Montastraea cavernosa*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** **74**:13-25.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1995. **Biometry: the principles and practices in biological research**, 3rd edn. WH Freeman and Company, San Francisco. 887 pp.
- STIMSON, J. 1996. Wave like outward growth of some table and plate-forming corals, a hypothetical mechanism. **Bull. mar. Sci.** **58**(1): 301 – 313.
- TOMASICK, T. 1990. Growth rates of two morphotypes of *Montastraea annularis* along a eutrophication gradient, Barbados, W. I. **Mar. Poll. Bull.** **21**(8): 376 – 381.
- VAN VEGHEL, M. L. J. & KAHMAN, M. E. H. 1994. Reproductive characteristics of the polymorphic Caribbean reef building coral *Montastrea annularis*. II. Fecundity and colony structure. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** **109**:221-227.
- WELLS, J. H. 1956. Scleractinia. p: 328-444 In: Moore, R. C. (ed.). **Treatise on Invertebrate Paleontology**. Part F. 2nd Edition, University of Kansas Press, Lawrence. 498 pp.

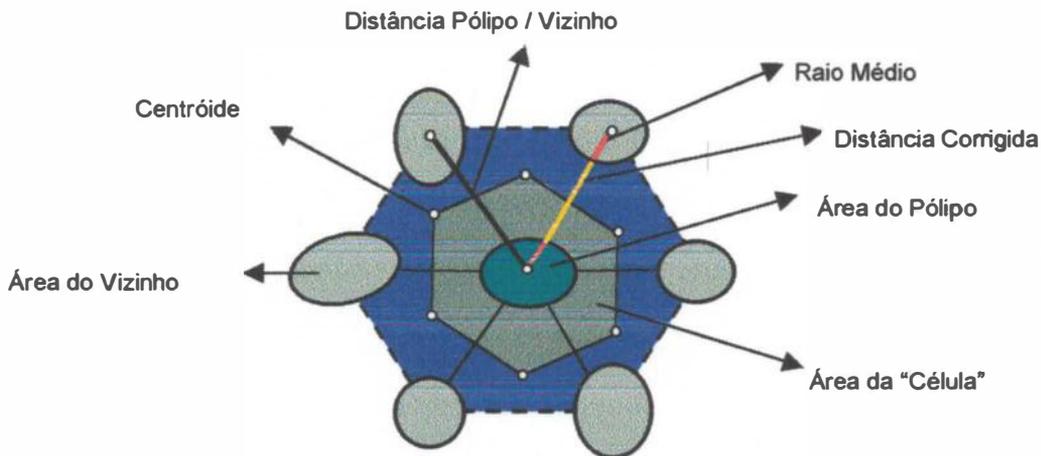


Fig. 1. Representação esquemática de algumas das variáveis dos modelos de regressão. A "Distância Corrigida" (linha amarela) corresponde à diferença entre as distâncias entre os centros dos pólipos (linha preta) e a soma dos raios médios do pólipo e do vizinho (linha vermelha), calculado como a média do maior e menor raio da elipse que melhor se ajusta ao contorno do pólipo. O "Centróide" corresponde ao ponto dado pela média das coordenadas dos triângulos formados pelos pólipos e seus vizinhos. A área do polígono formado pelos centróides corresponde à "Célula" do pólipo.

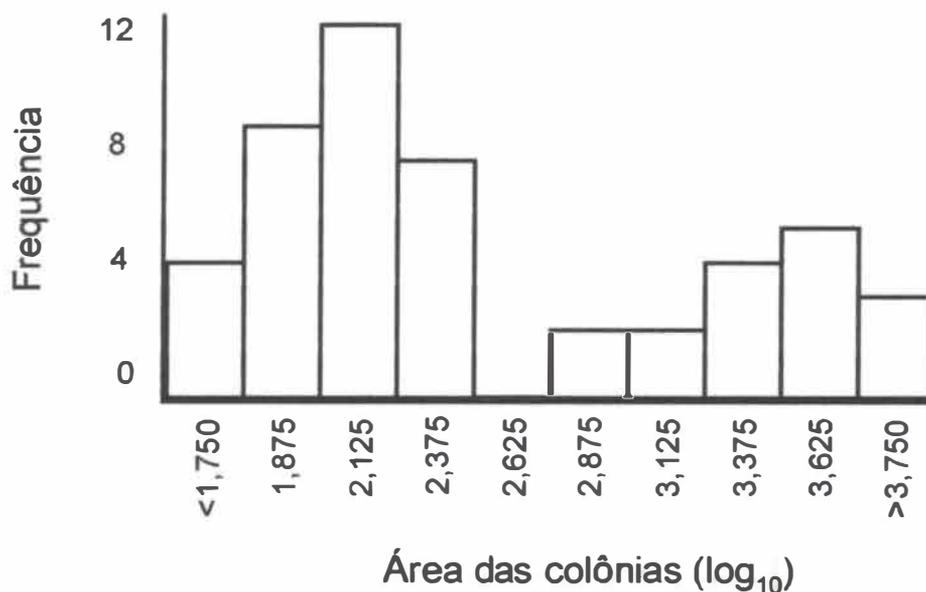


Fig. 2. Distribuição das áreas das colônias amostradas (cm^2). As áreas estão em escala logarítmica. Não foram amostradas colônias entre 300 e 600 cm^2 de área.

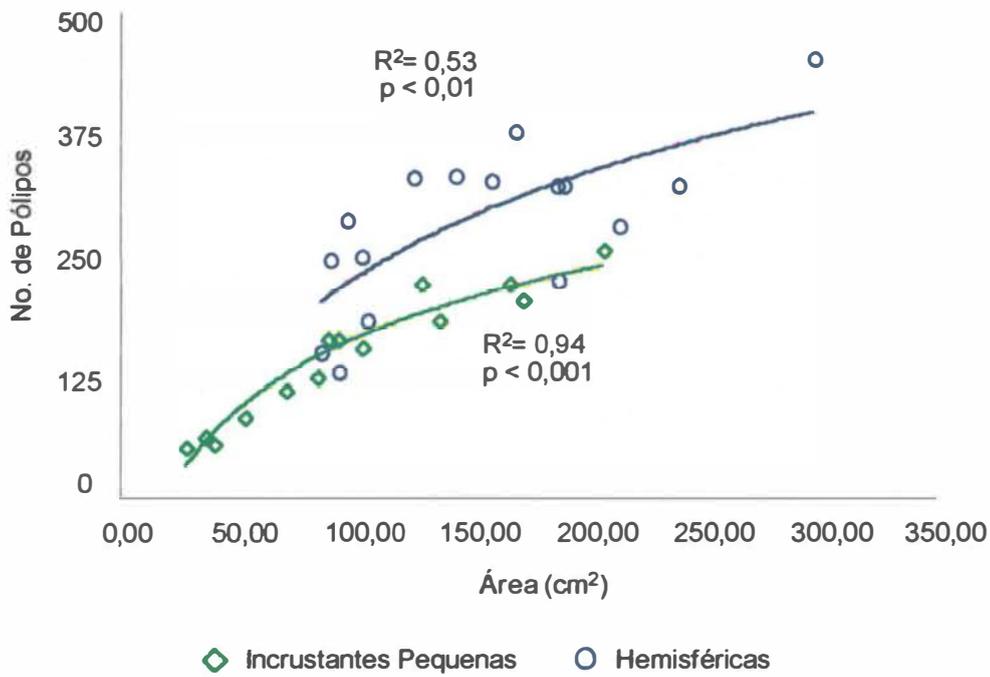
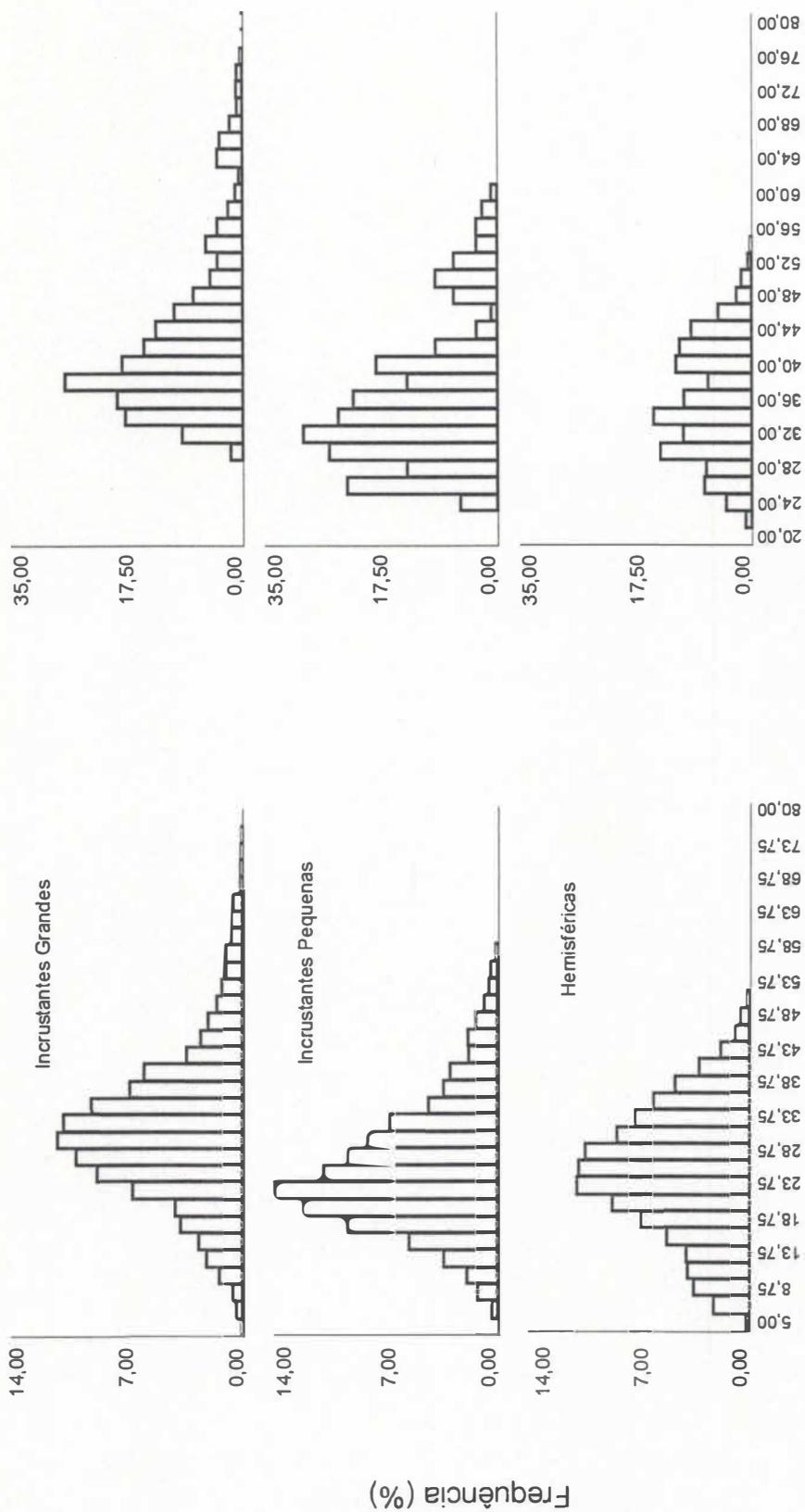


Fig 3. Gráfico da regressão entre área de colônias inteiras e número de pólipos para as categorias de morfotipo de *M. cavernosa*, Hemisféricas e Incrustantes Pequenas. As equação de regressão para as colônias Hemisféricas é $y = 157,29 \ln(x) - 498,35$ e para Incrustantes Pequenas $y = 104,5 \ln(x) - 316,69$.



Área dos Pólipos (mm²)

Fig. 4. Distribuição de frequência percentual da área dos pólipos "Normais" por categoria de morfotipo de *M. cavernosa*. Dados não transformados. Distribuição de todos os pólipos na fileira vertical de histogramas à esquerda e dos pólipos "Majores" à direita. Os valores do eixos das abscissas correspondem ao valor médio de cada classe de frequência.

Hemistéricas

Incrustantes Pequenas

Incrustantes Grandes

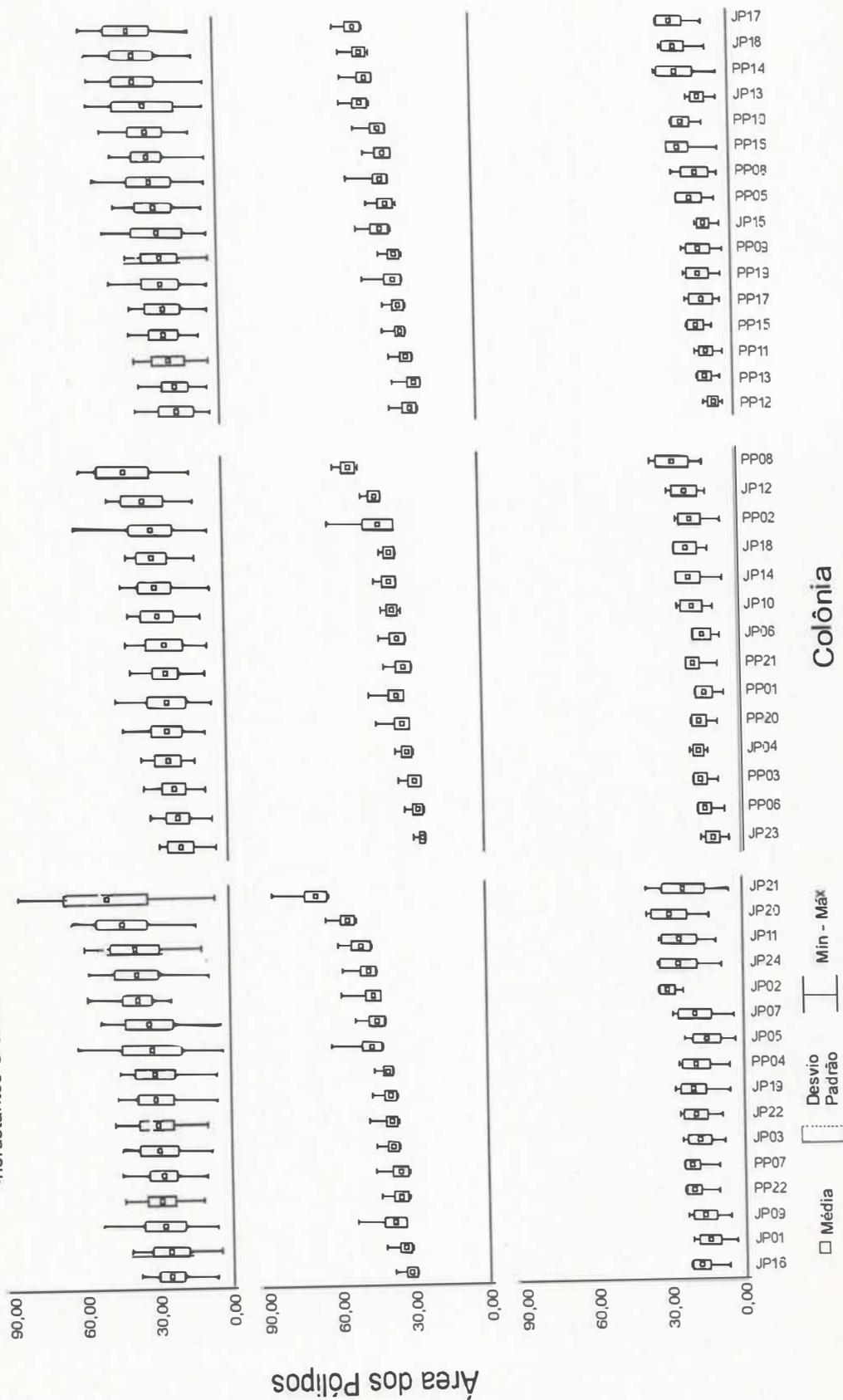


Fig. 5. Variação da área de pólipos "Normais" por colônia amostrada de *M. cavernosa*. A primeira fileira horizontal de gráficos refere-se a todos os pólipos da colônia, a segunda fileira aos pólipos "Maiores" e a terceira aos pólipos "Menores". As colônias foram ordenadas na ordem crescente de área média (siglas das colônias JP = João Pessoa e PP = Parcel das Paredes)

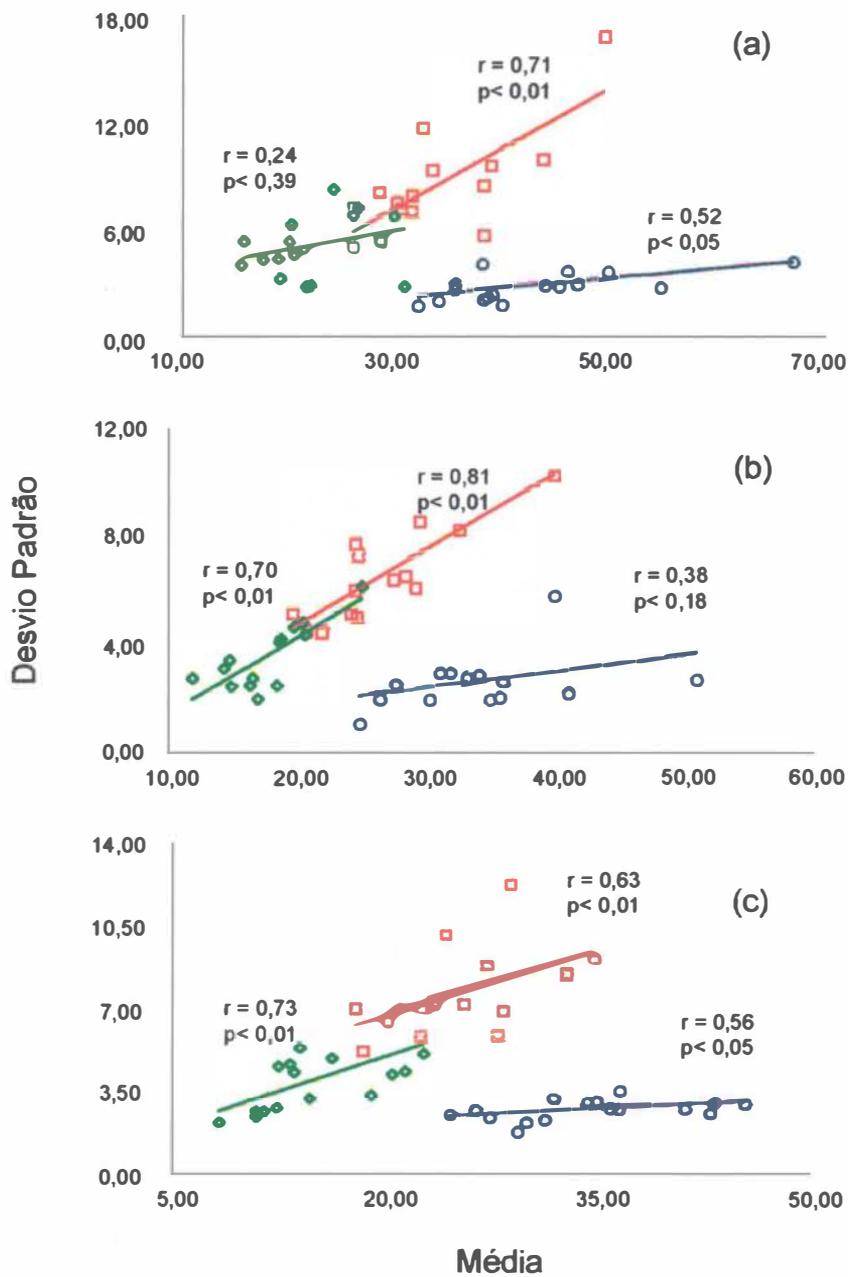


Fig 6. Correlação entre a média e o desvio padrão da área dos pólipos "Normais" das colônias amostradas de *M. cavernosa*. (a) Incrustantes Grandes (n = 16), (b) Incrustantes Pequenas (n = 14) e (c) Hemisféricas (n = 16). Valores de r e probabilidade referem-se à correlação de Spearman.

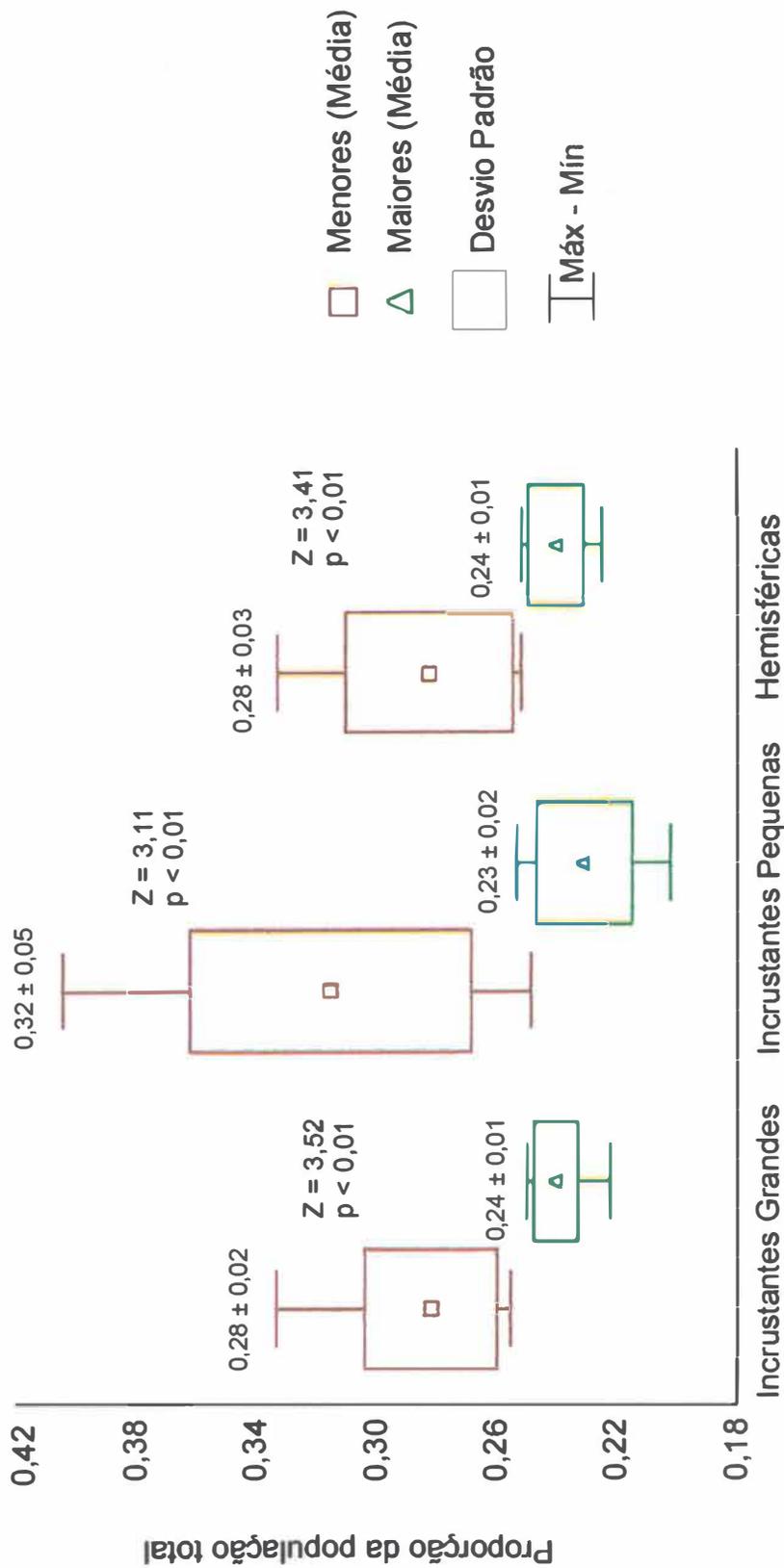


Fig. 7. Proporção da população de pólipos "Normais" das colônias amostradas de *M. cavernosa* formada por pólipos "Maiores" e "Menores". Colônias agrupadas por categoria de morfotipo. Valores médios \pm desvio padrão no gráfico. As diferenças intracoloniais foram significativas ao nível de $\alpha=0,01$. Diferenças intercoloniais significativas apenas para a proporção de pólipos "Maiores" entre Incrustantes Grandes e Incrustantes Pequenas (teste de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,05$).

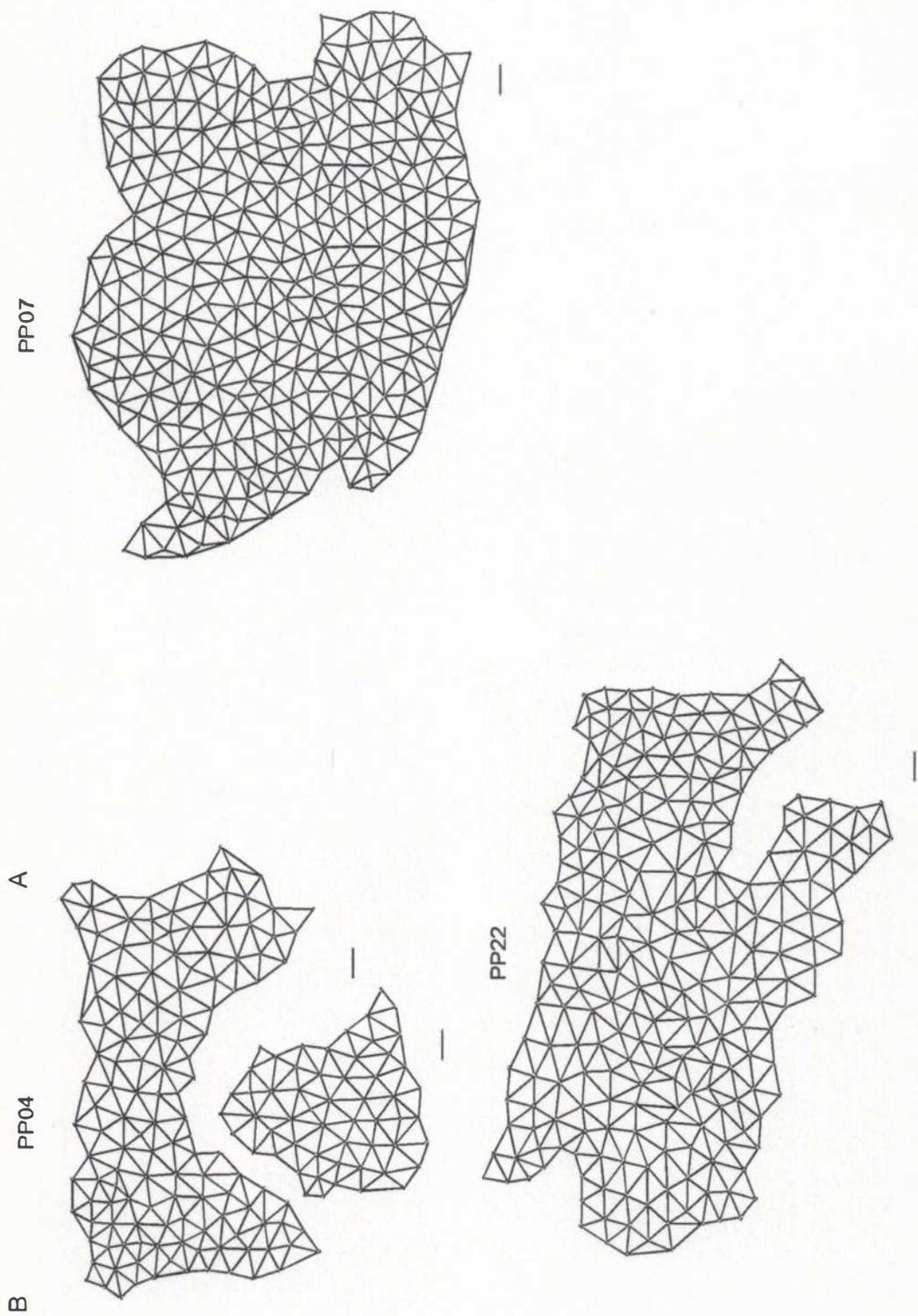


Fig. 8. Diagramas representando a tecelagem de Delaunay das amostras de tecido de *M. cavernosa*. As barras de escala equivalem a 10 mm. As letras indicam fragmentos de uma mesma colônia. Colônias Incrustantes Grandes.

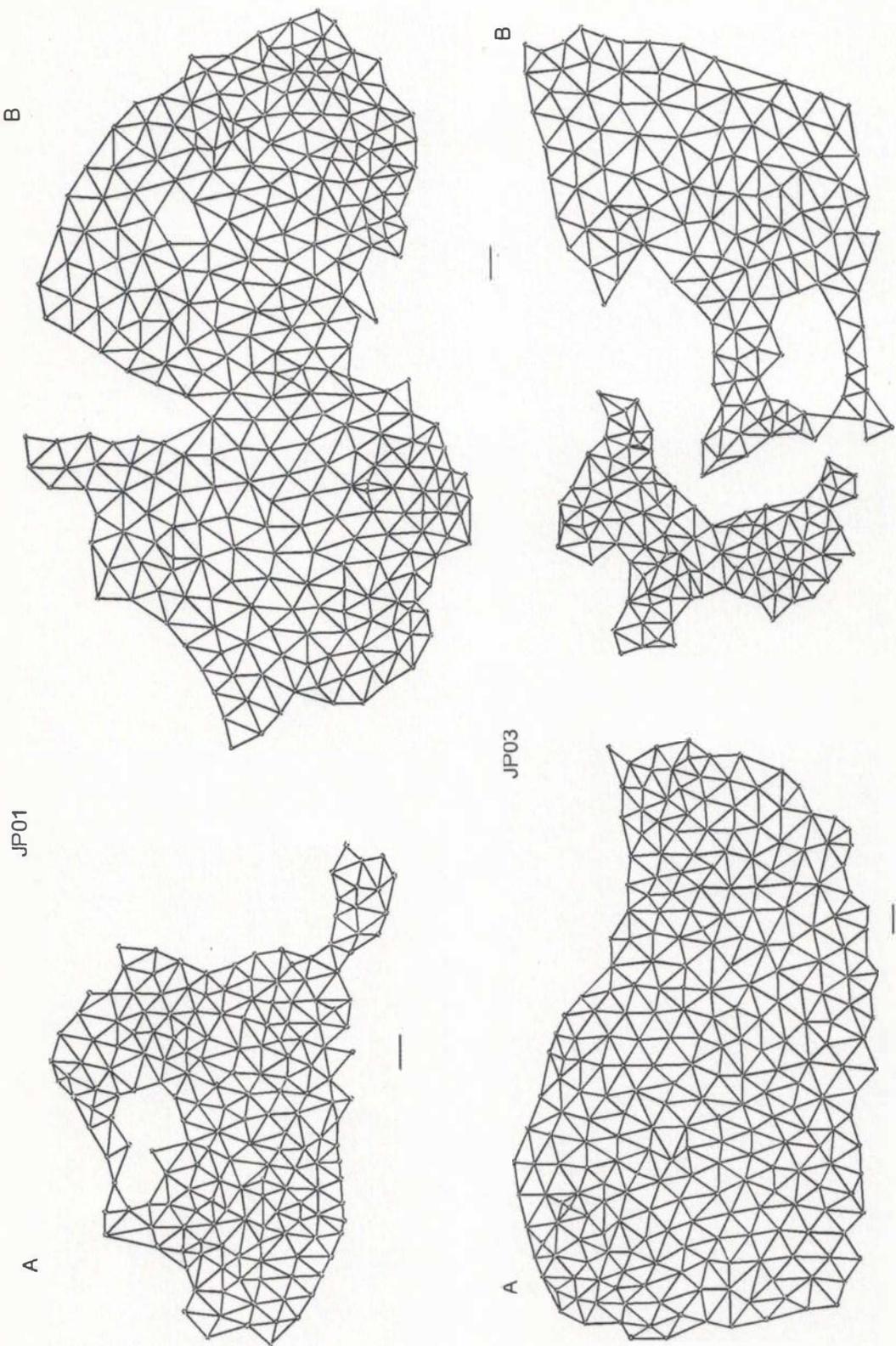
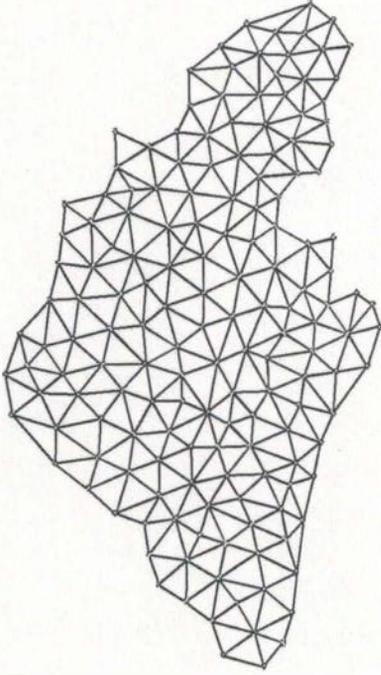


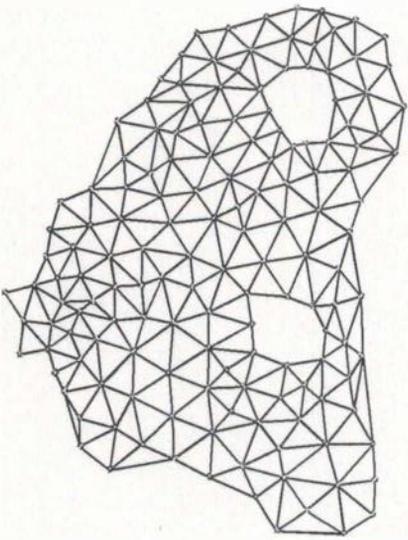
Fig. 8 (continuação) Incrustantes Grandes.

B



JP04

A



JP07

JP09

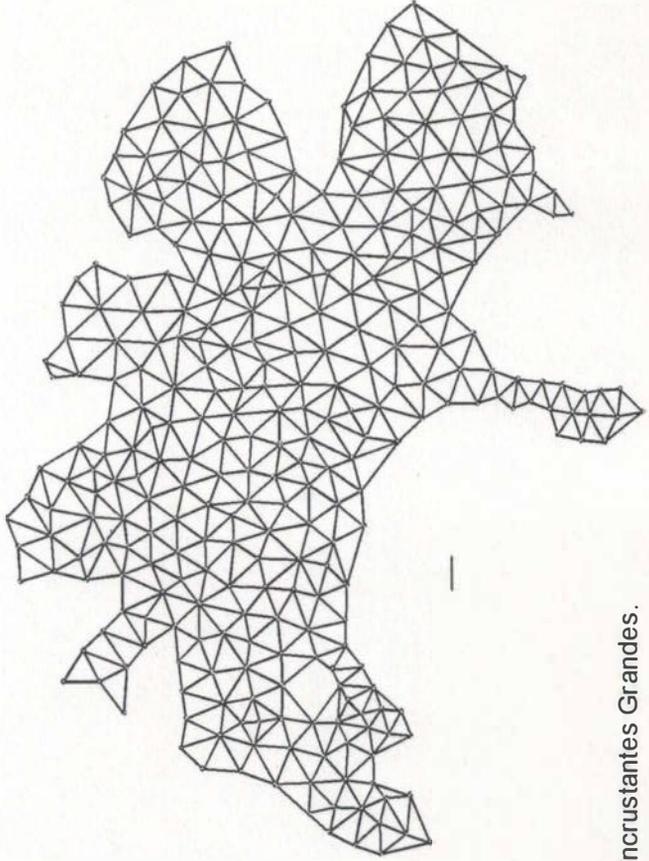
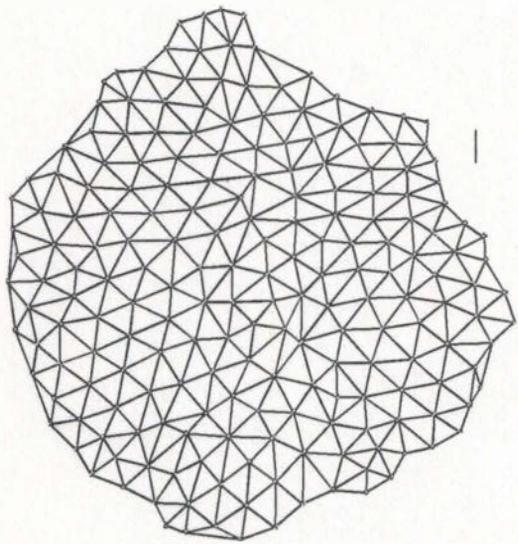
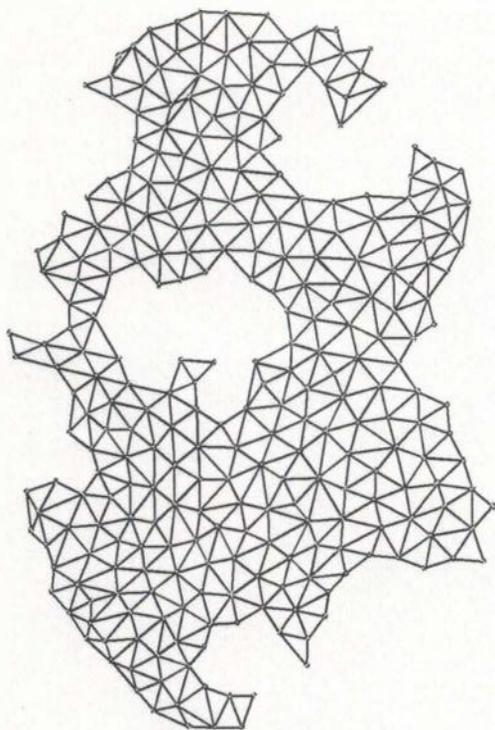


Fig. 8 (continuação) Incrustantes Grandes.

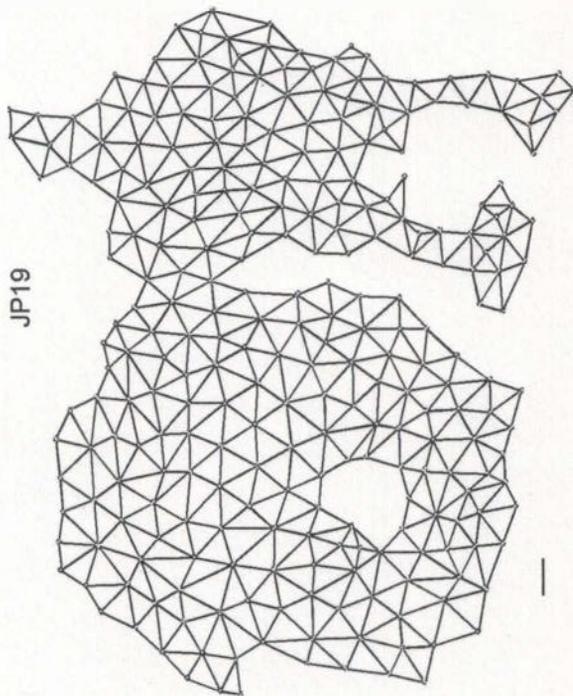
JP11



JP16



JP19



JP20

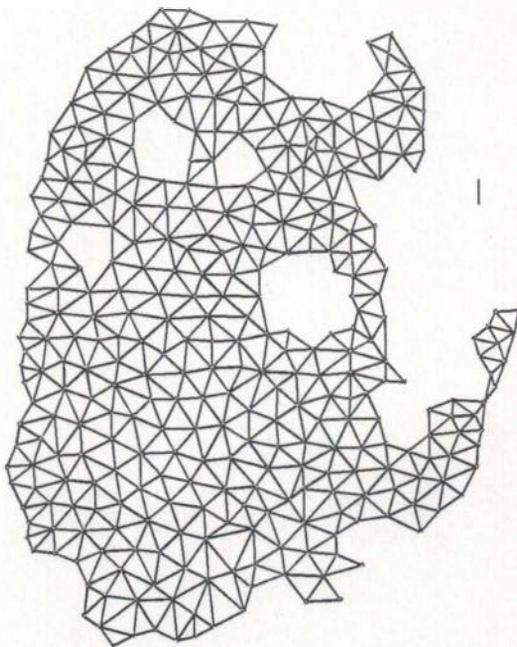
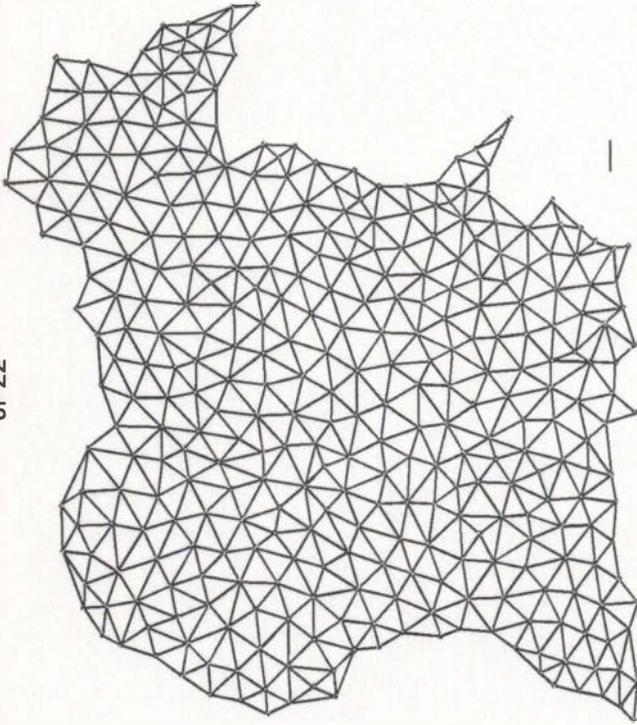
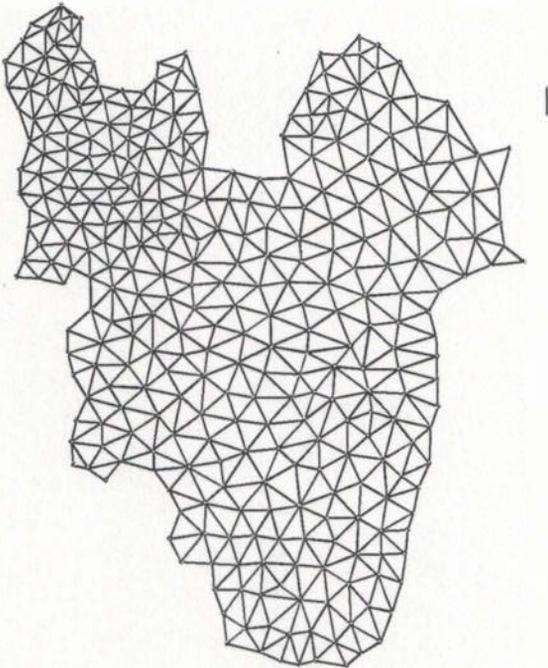


Fig. 8 (continuação) Incrustantes Grandes.

JP22



JP21



JP24

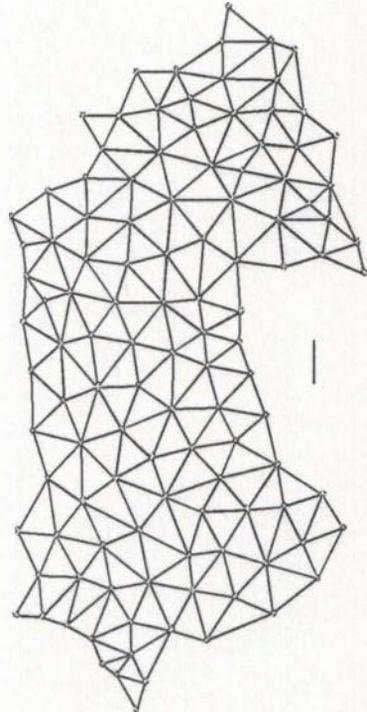


Fig. 8 (continuação) Incrustantes Grandes.

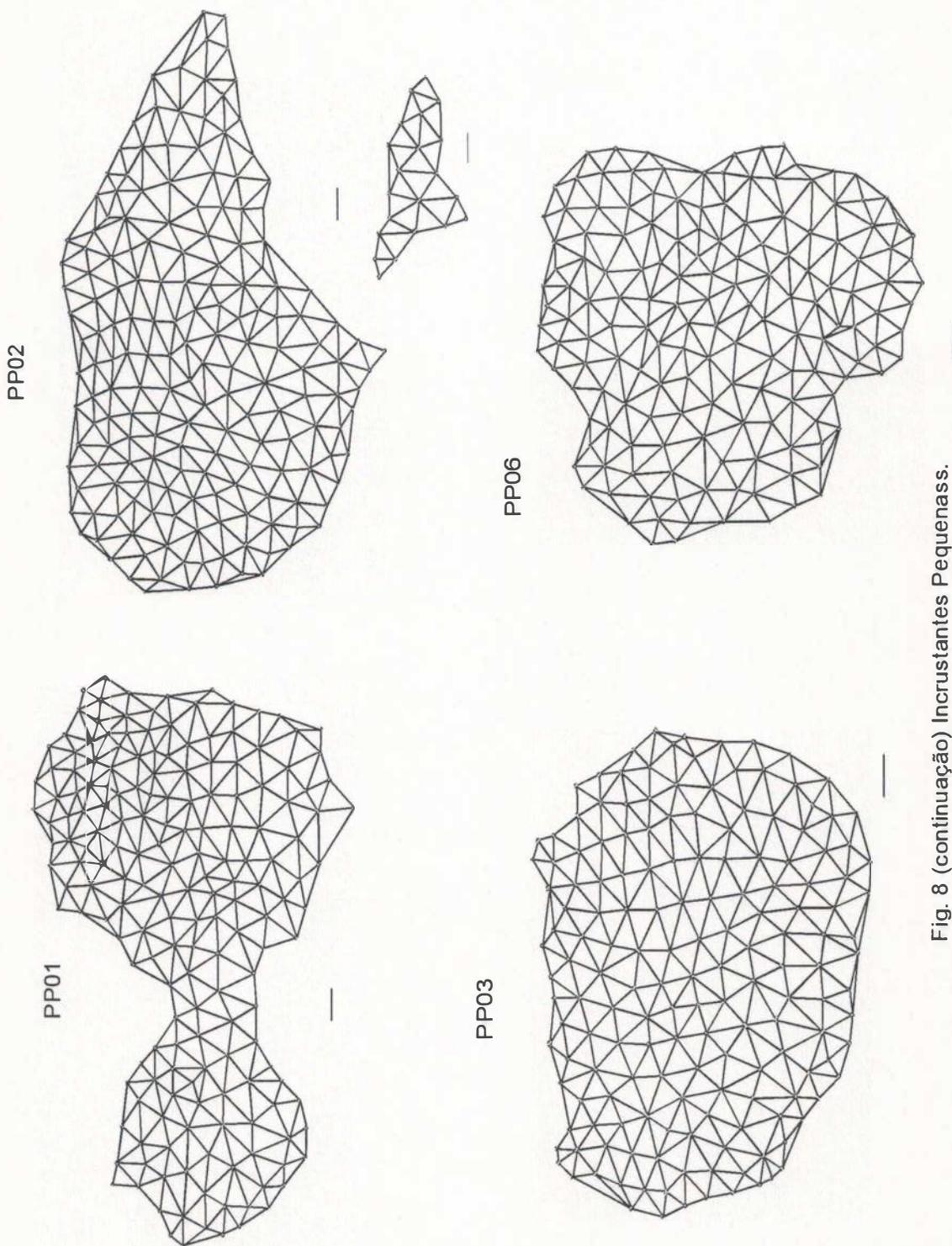


Fig. 8 (continuação) Incrustantes Pequenas.

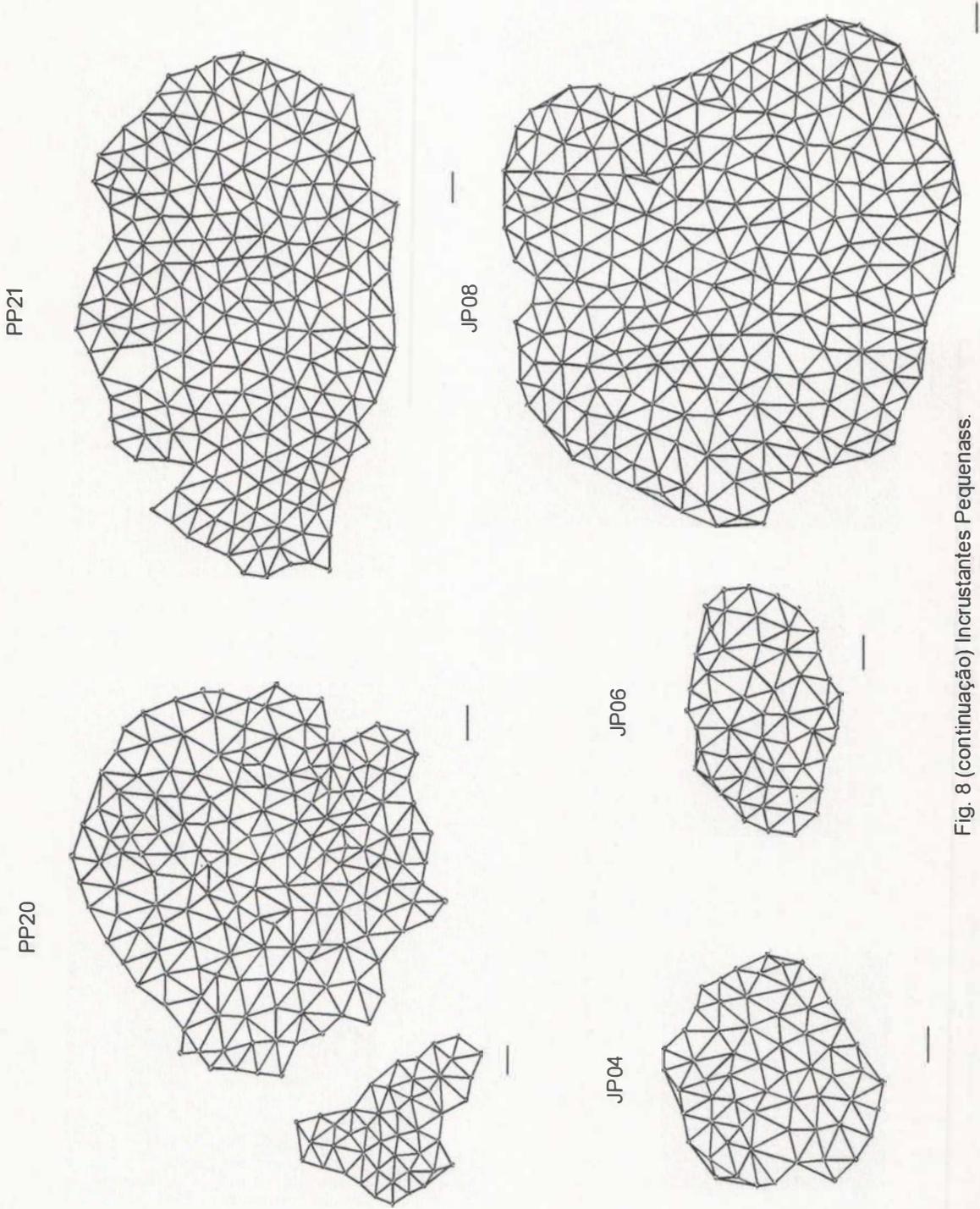


Fig. 8 (continuação) Incrustantes Pequenas.

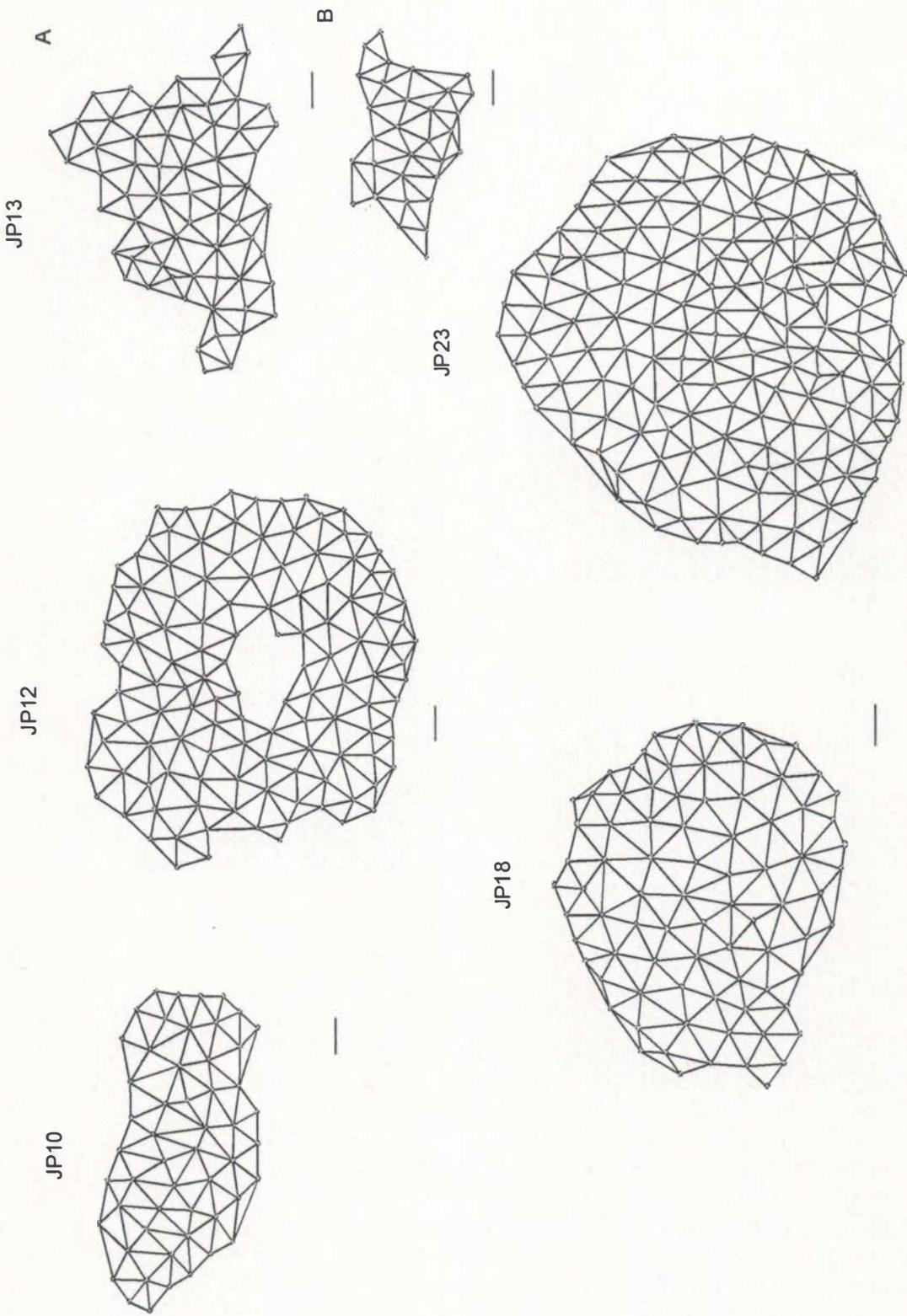


Fig. 8 (continuação) Incrustantes Pequenas.

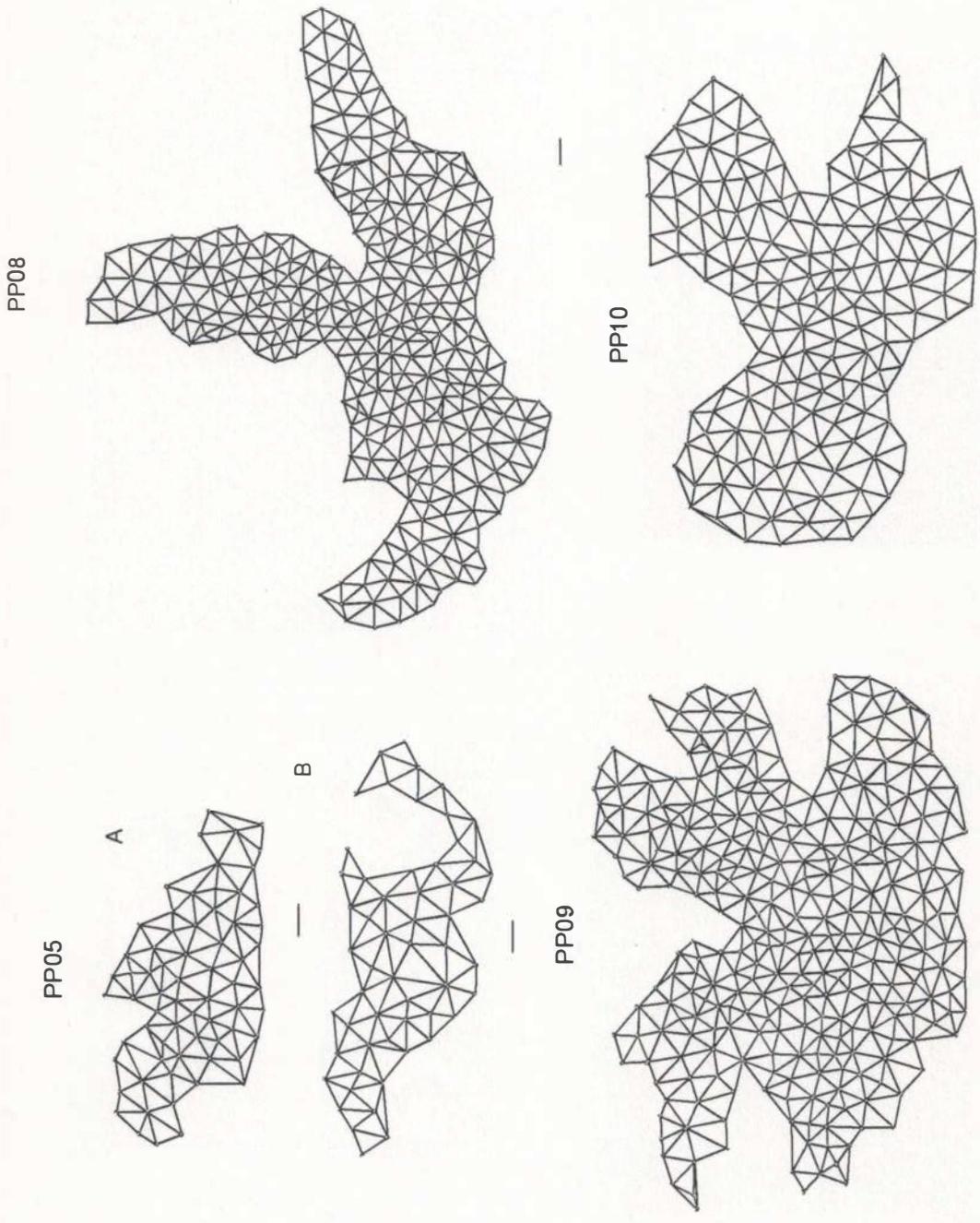
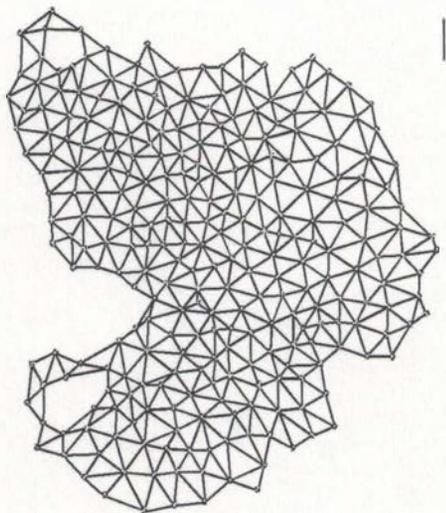
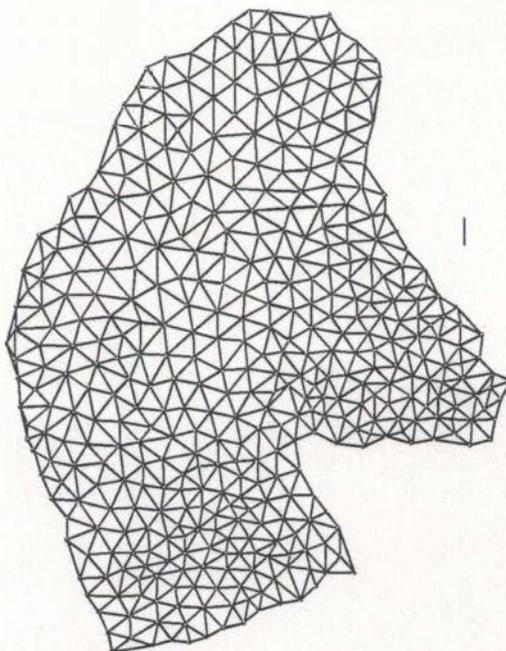


Fig. 8 (continuação) Incrustantes Hemisféricas.

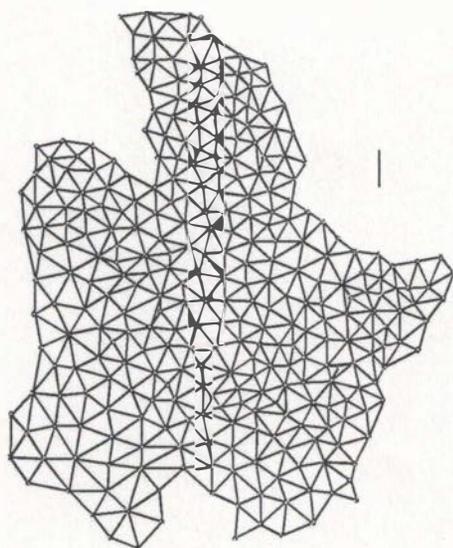
PP12



PP14



PP11



PP13

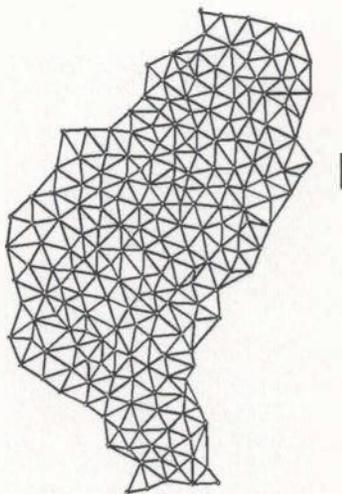
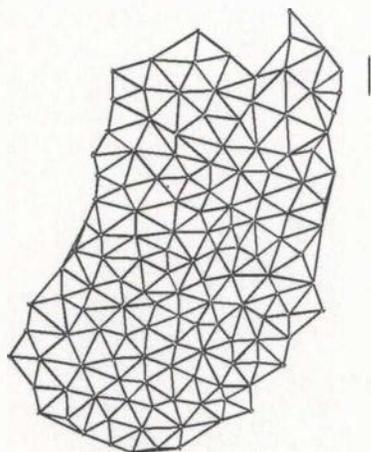
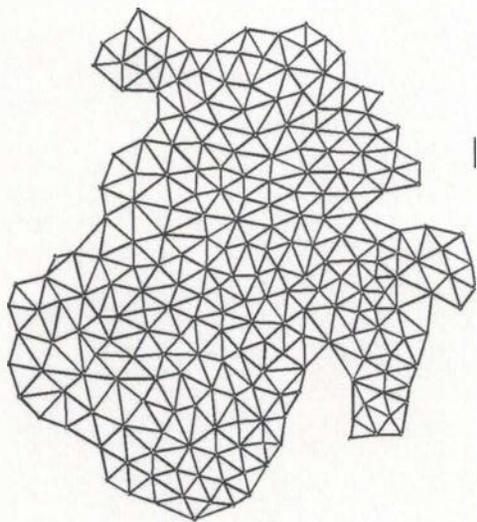


Fig. 8 (continuação) Hemisféricas.

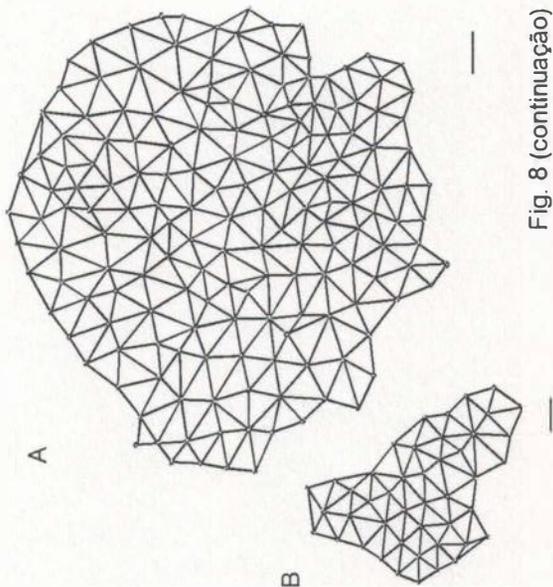
PP15



PP16



PP17



PP18

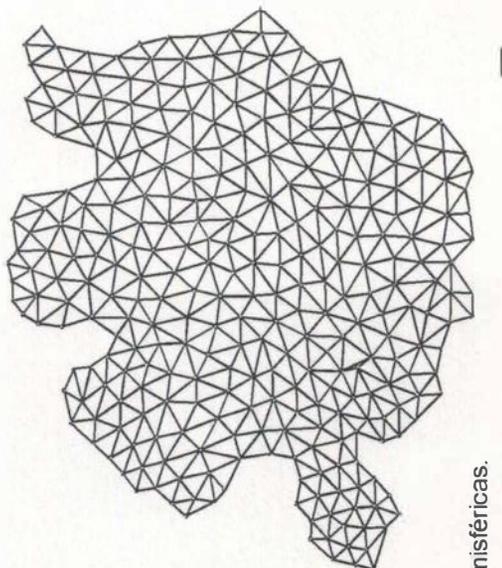


Fig. 8 (continuação) Hemisféricas.

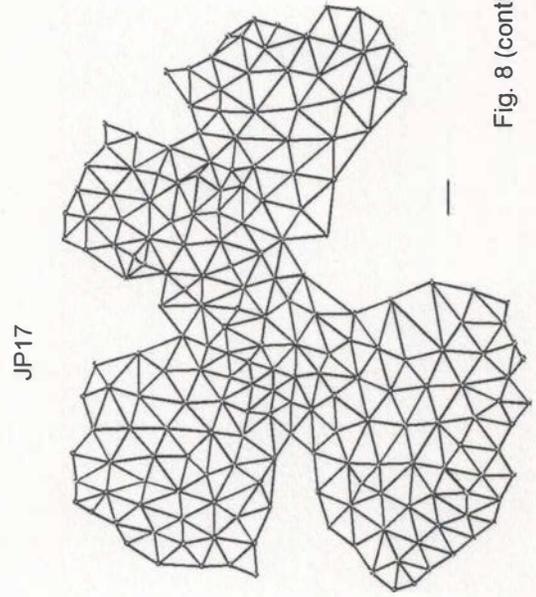
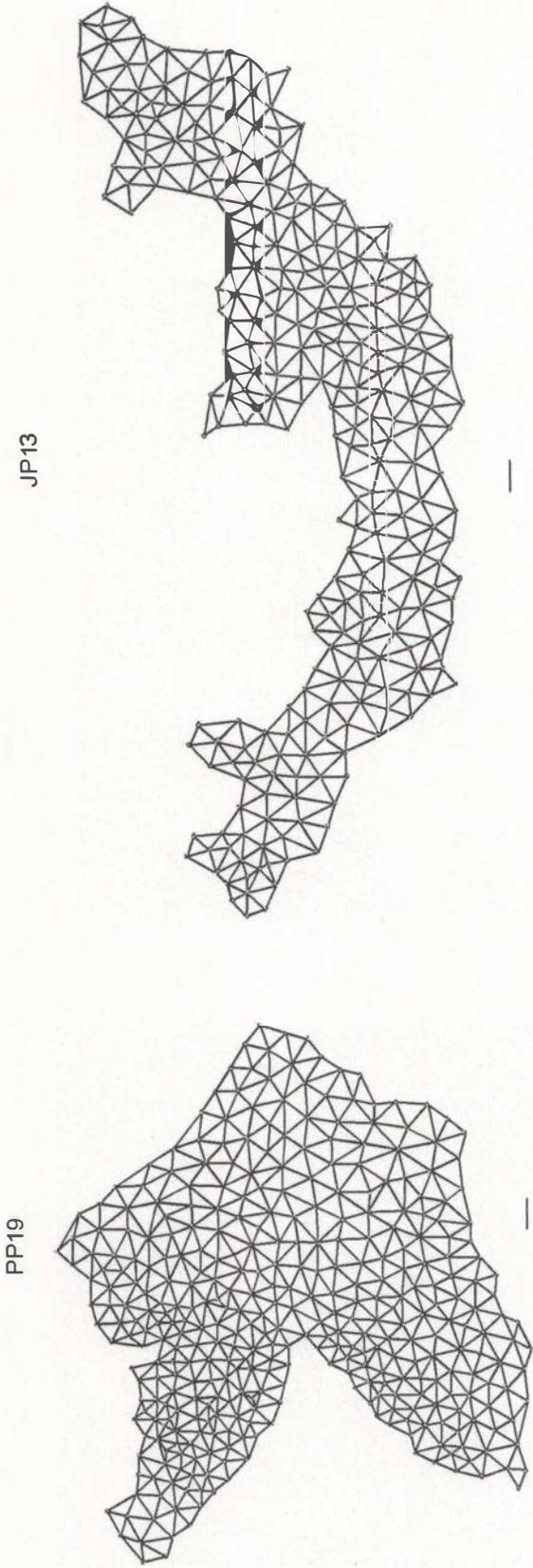


Fig. 8 (continuação) Incrustantes Hemisféricas.

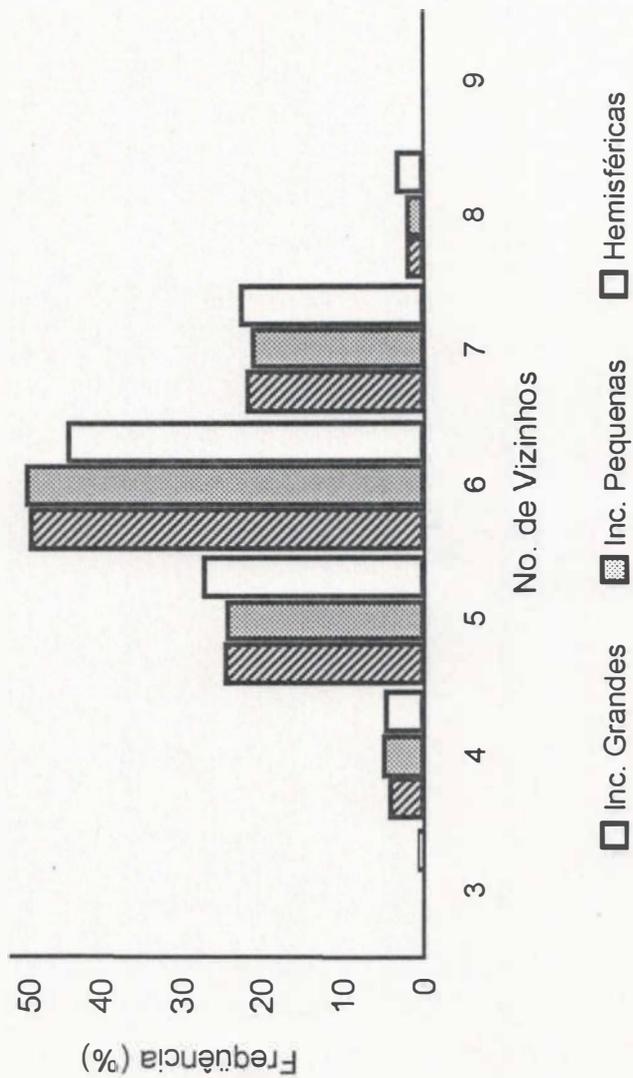


Fig. 9. Distribuição de frequência percentual dos vizinhos de pólipos "Intemos" por categoria de morfotipo de *M. cavernosa*.

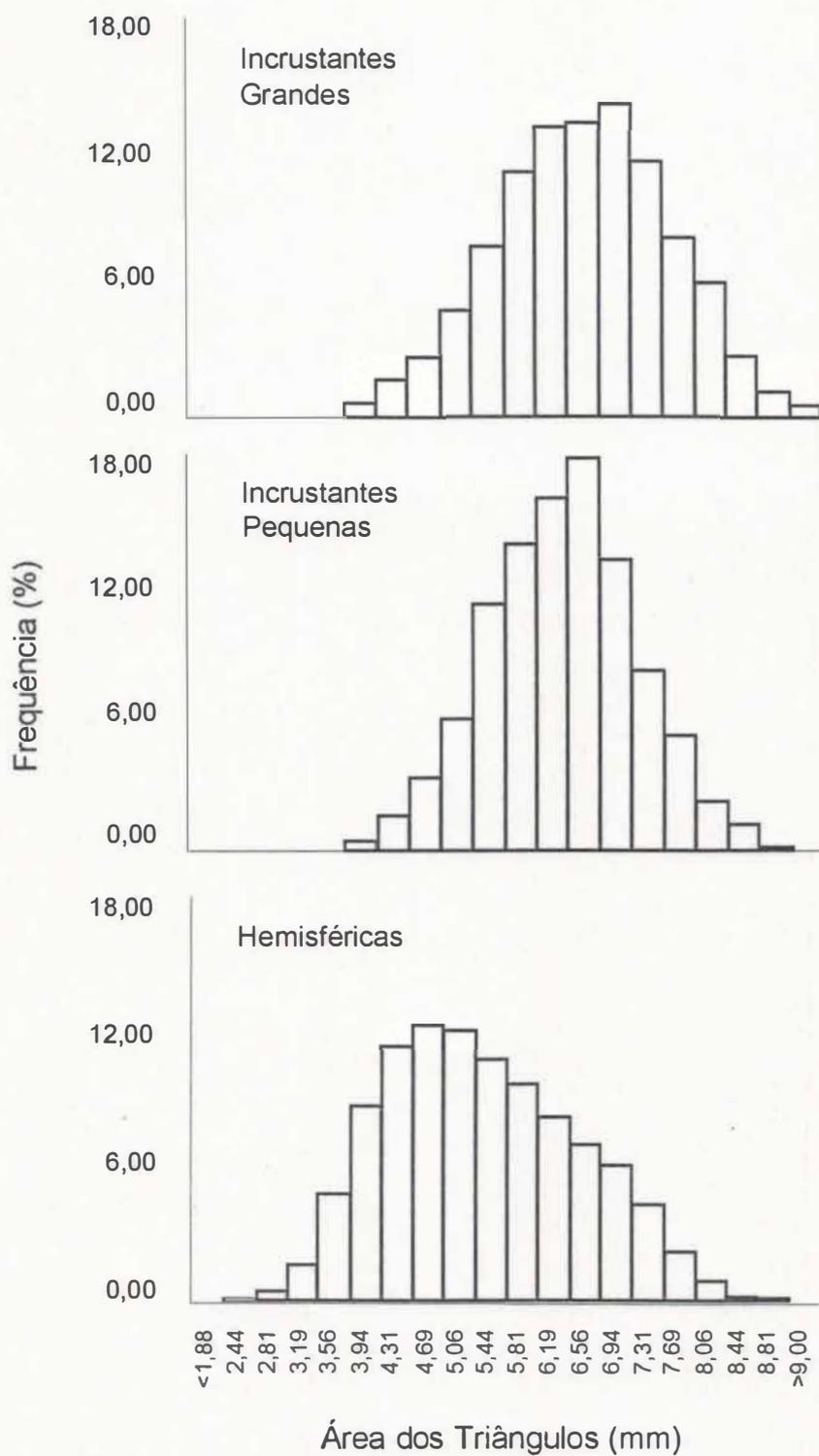


Fig. 10. Distribuição de frequência percentual da área dos triângulos "Internos" por categoria de morfotipo de *M. cavernosa*. As áreas sofreram transformação do tipo raiz quadrada. Notar a acentuada assimetria da distribuição dos triângulos das colônias Hemisféricas, quando comparada à distribuição das outras categorias, em direção aos menores valores.

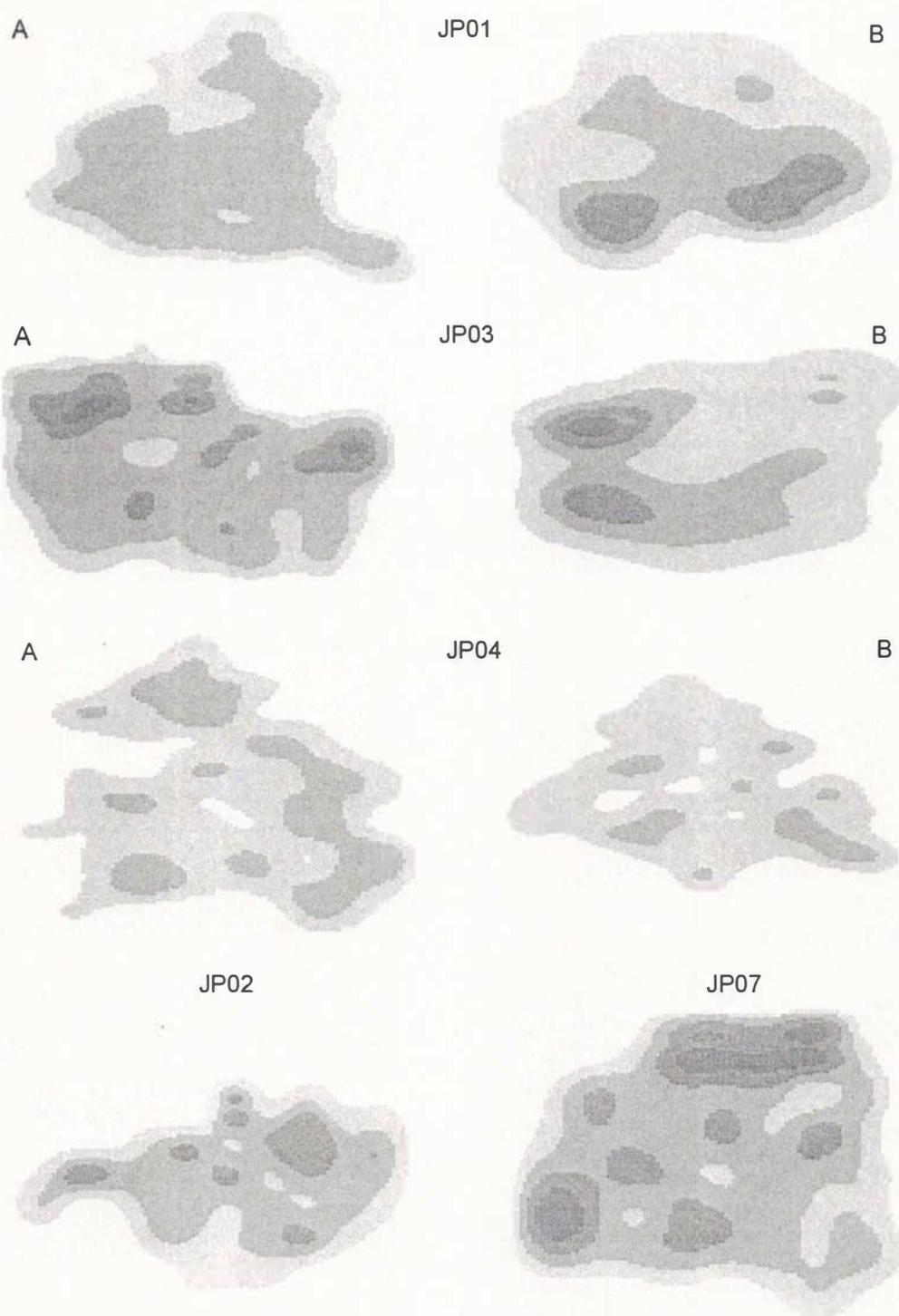
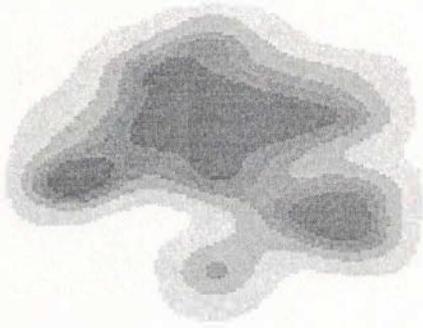


Fig. 11 - Representação esquemática da variação de densidade em amostras de tecido de *M. cavernosa*. Os tons de cinza correspondem a regiões de densidade aproximadamente equivalentes. A escala de correspondência entre tons de cinza e a densidade (pólipos / cm²) estão no final da figura. As letras designam fragmentos de uma mesma colônia. As setas nas colônias Hemisféricas indicam a posição aproximada do topo da colônia antes da descalcificação. Colônias Incrustantes Grandes.

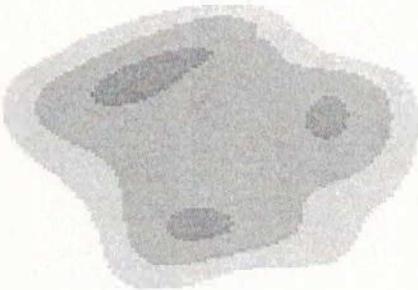
JP09



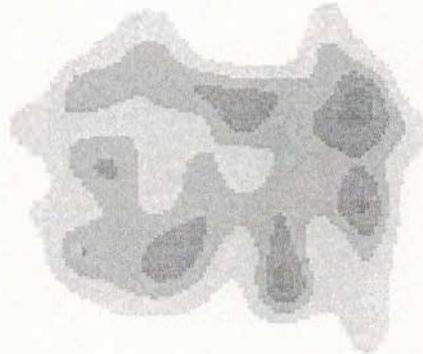
JP11



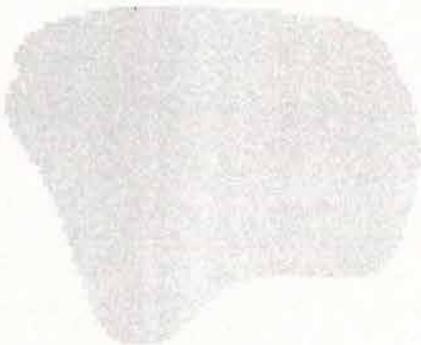
JP16



JP19



JP20



JP21



Fig. 11. (Continuação) Incrustantes Grandes.

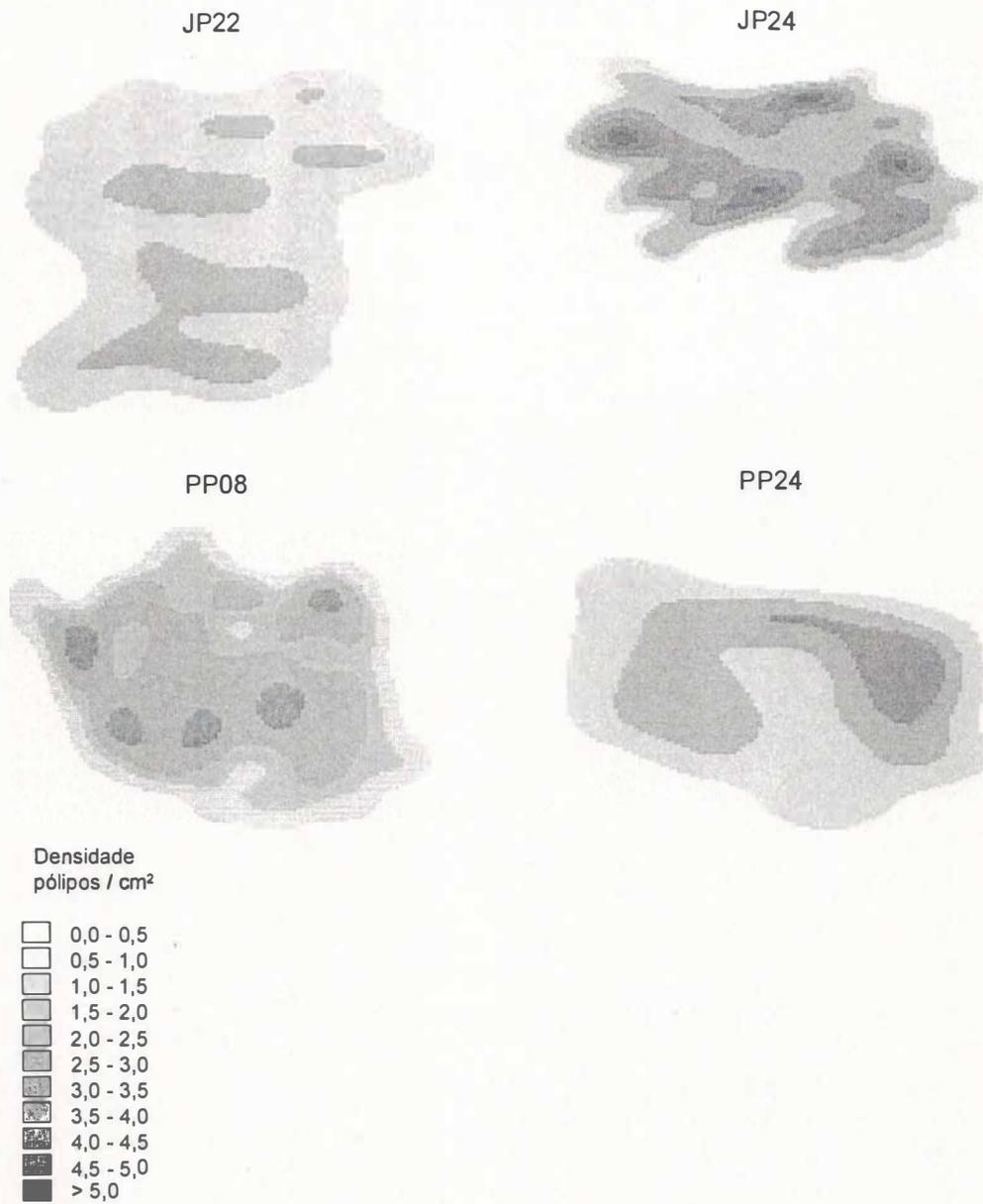
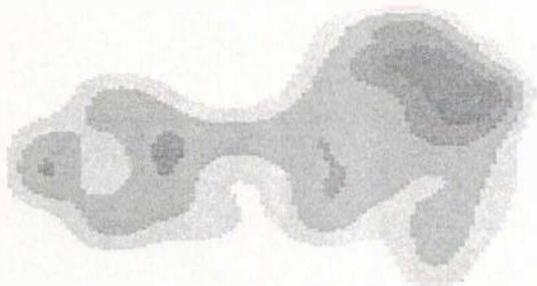
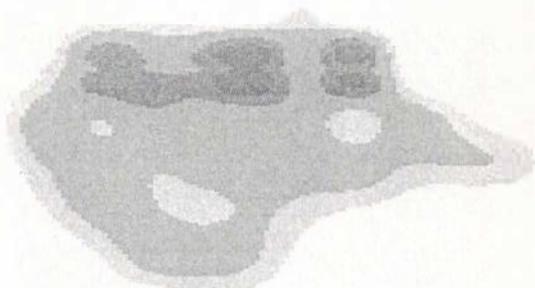


Fig. 11. (Continuação) Incrustantes Grandes.

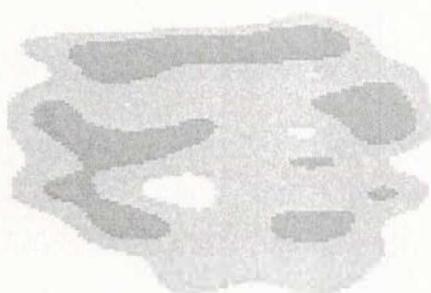
PP01



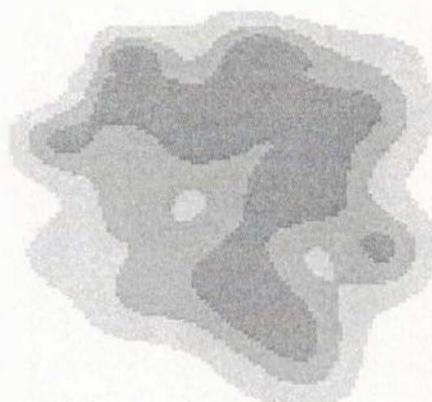
PP02



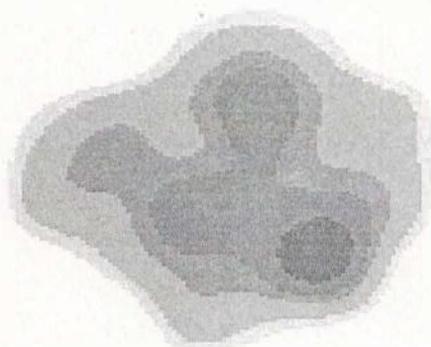
PP03



PP06



PP20



PP21

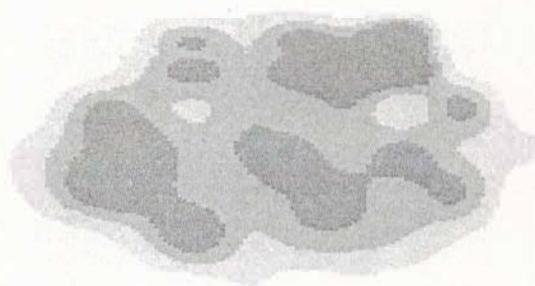


Fig. 11. (Continuação) Incrustantes Pequenas

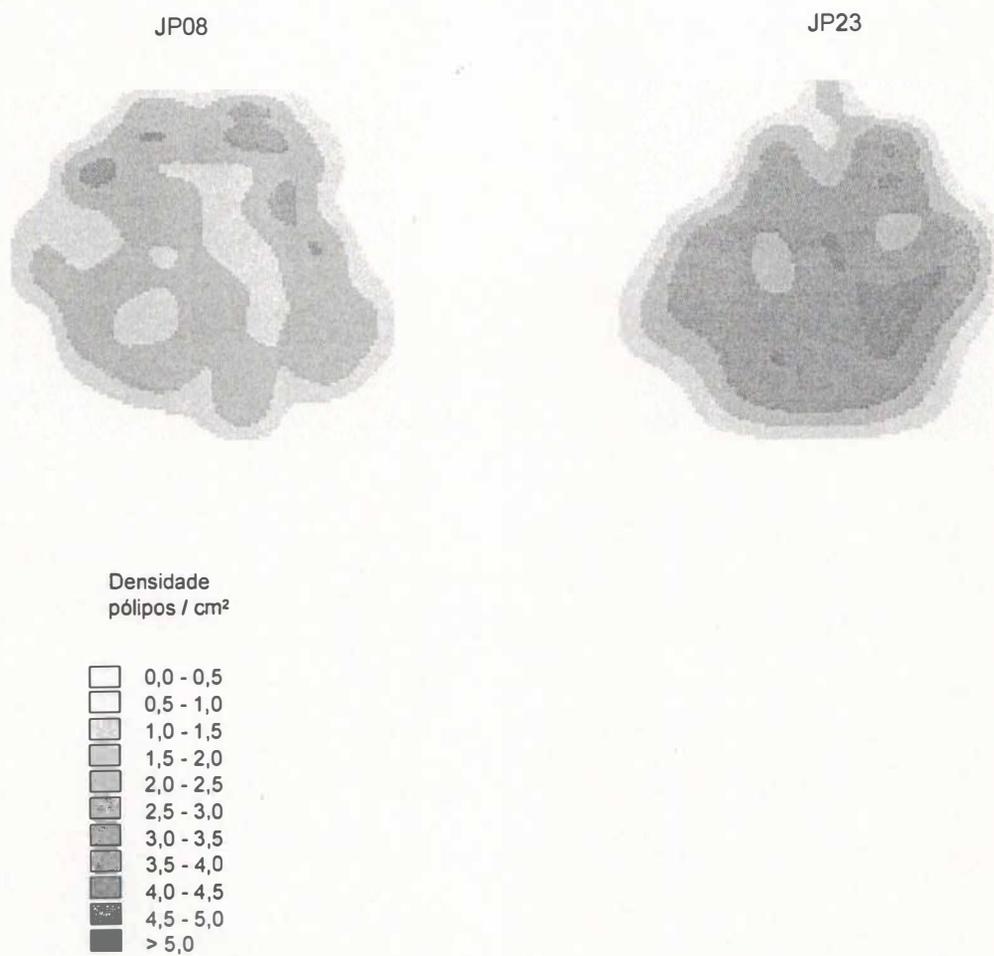


Fig. 11. (Continuação) Incrustantes Pequenas

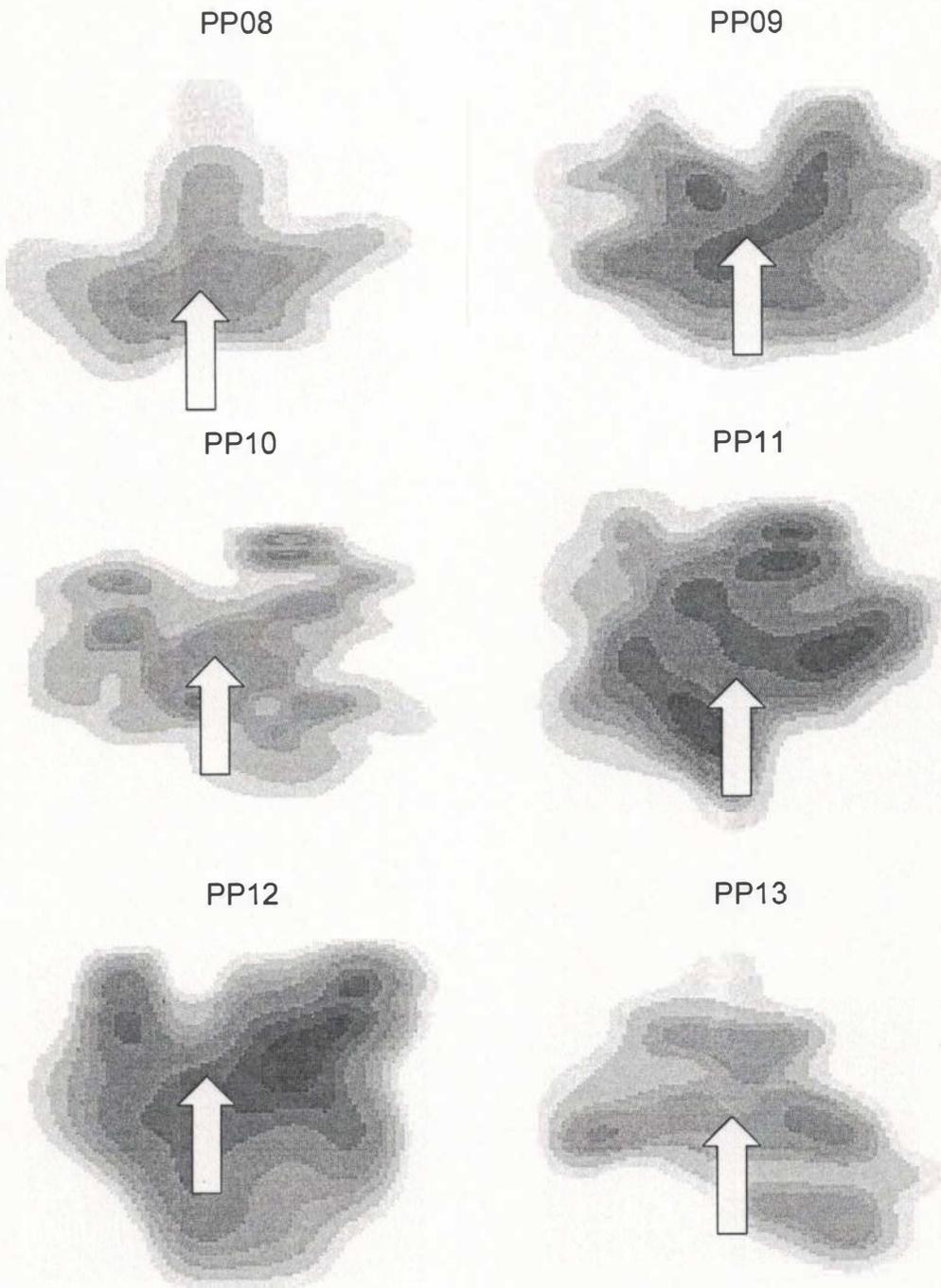
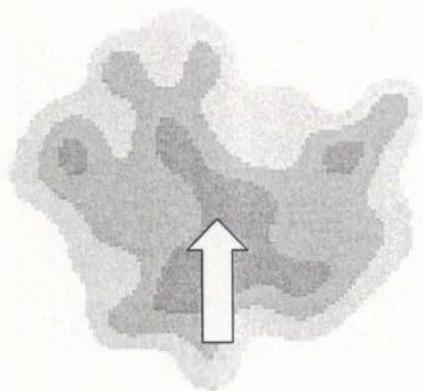
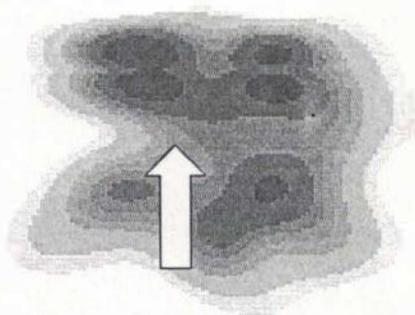


Fig. 11. (Continuação) Hemisféricas

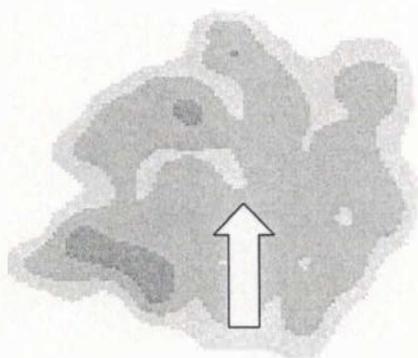
PP16



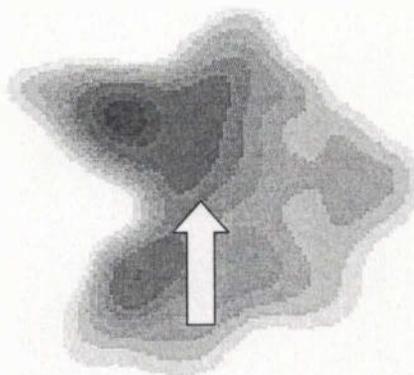
PP17



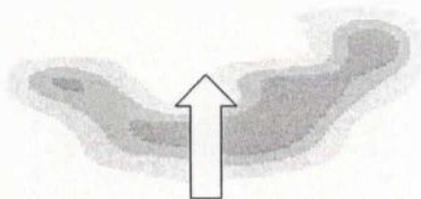
PP18



PP19



JP13



JP15

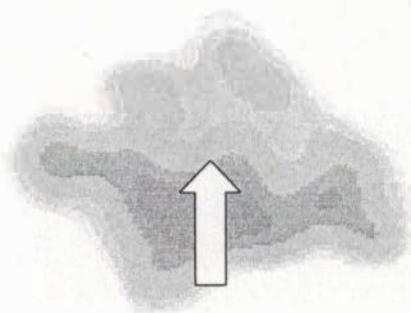


Fig. 11. (Continuação) Hemisféricas

JP17

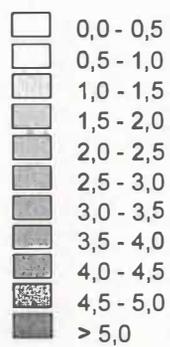
Densidade
pólipos / cm²

Fig. 11. (Continuação) Hemisféricas

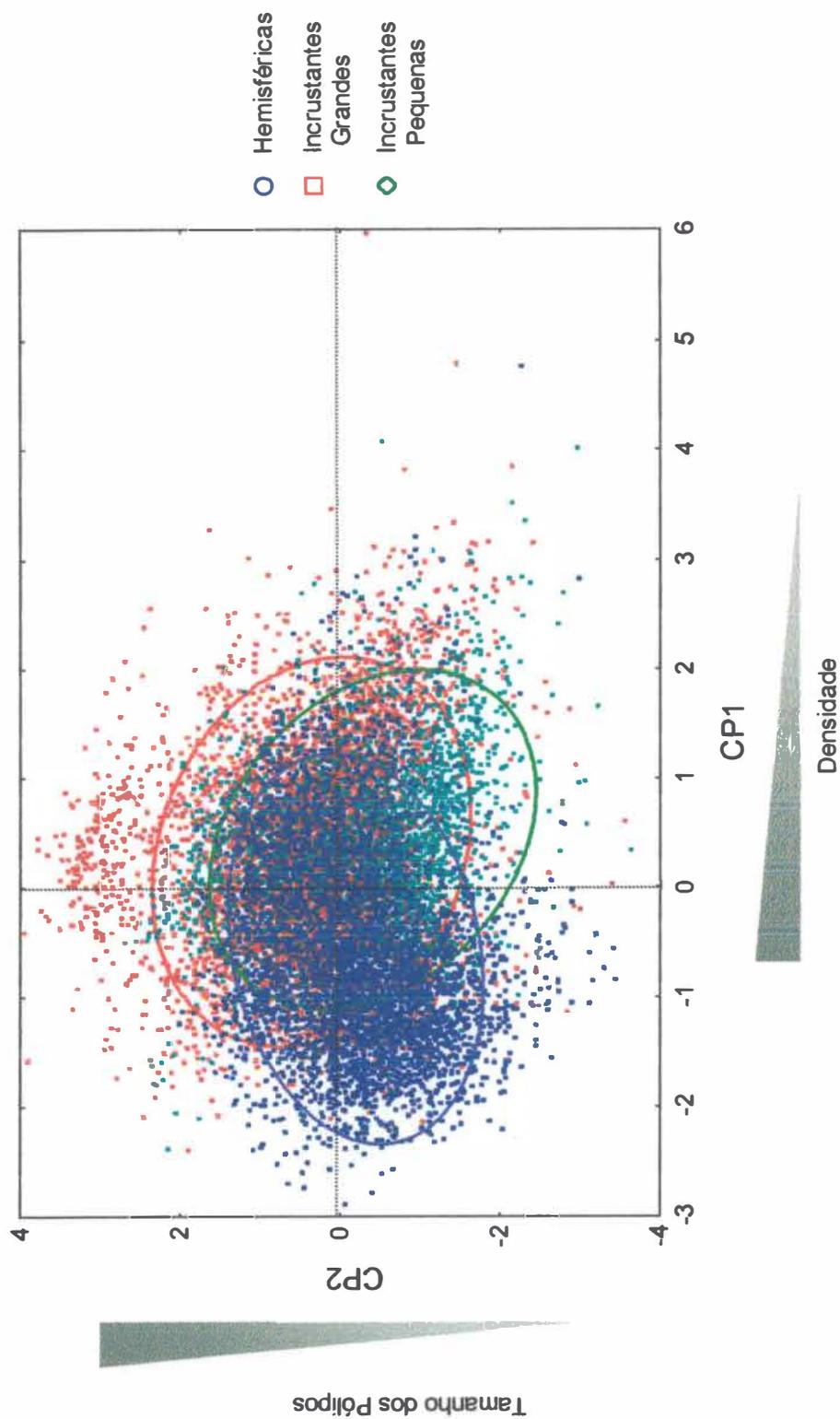


Fig. 12. Resultados da Análise de Componentes Principais. Primeiro x segundo componentes principais. As elipses representam o intervalo de 95% de confiança ao redor do centróide da distribuição de pontos de cada categoria de morfotipo de *M. cavernosa*. O CP1 é inversamente correlacionado à densidade dos pólipos e o CP2, diretamente correlacionado às suas áreas (CP1 = primeiro componente principal; CP2 = segundo componente principal.)

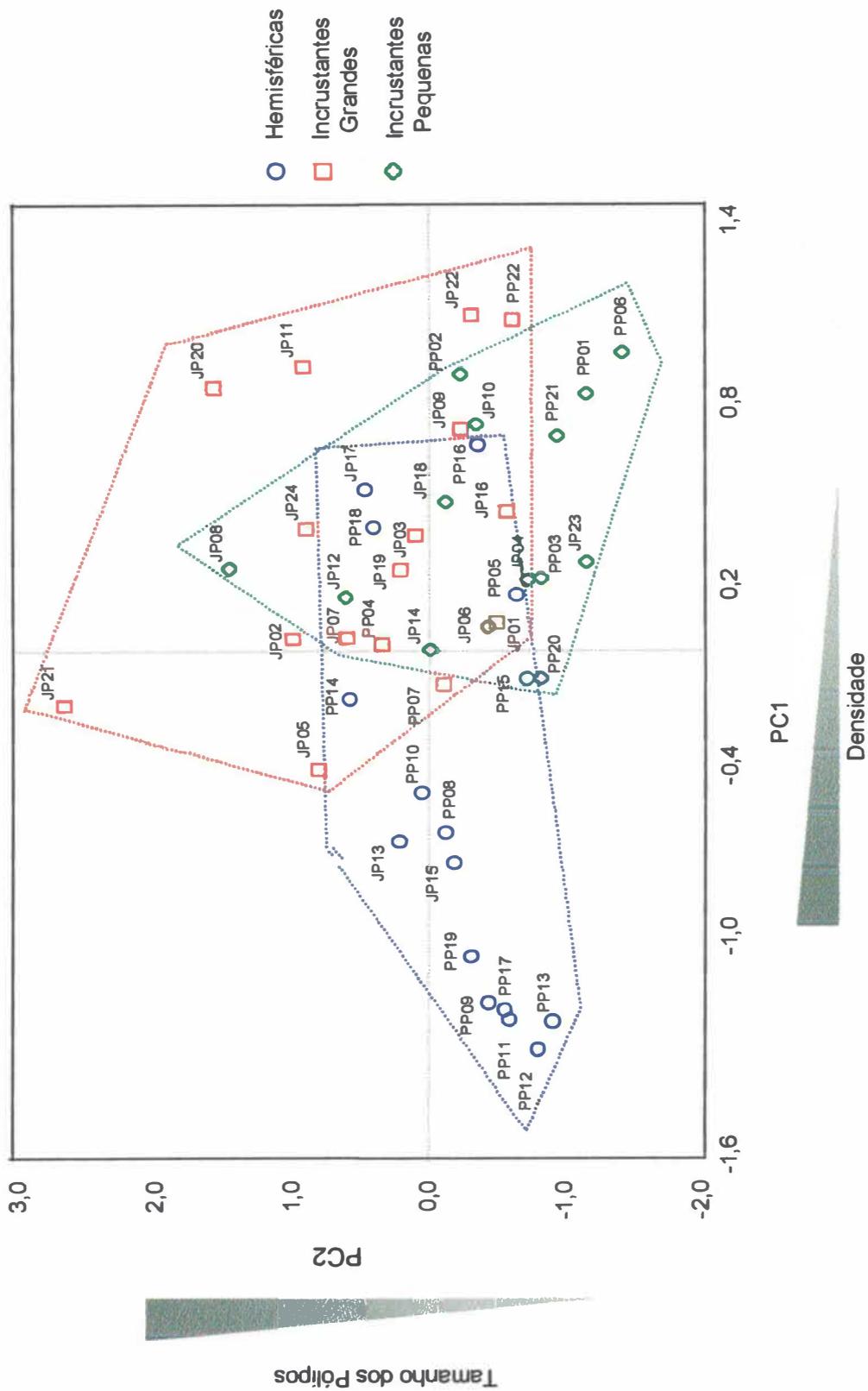


Fig. 13. Resultados da Análise de Componentes Principais. Primeiro x segundo componentes principais. Os pontos representam os centróides das distribuições das colônias amostradas. Os polígonos delimitam as regiões de distribuição dos centróides de cada categoria de morfotipo de *M. cavernosa*.

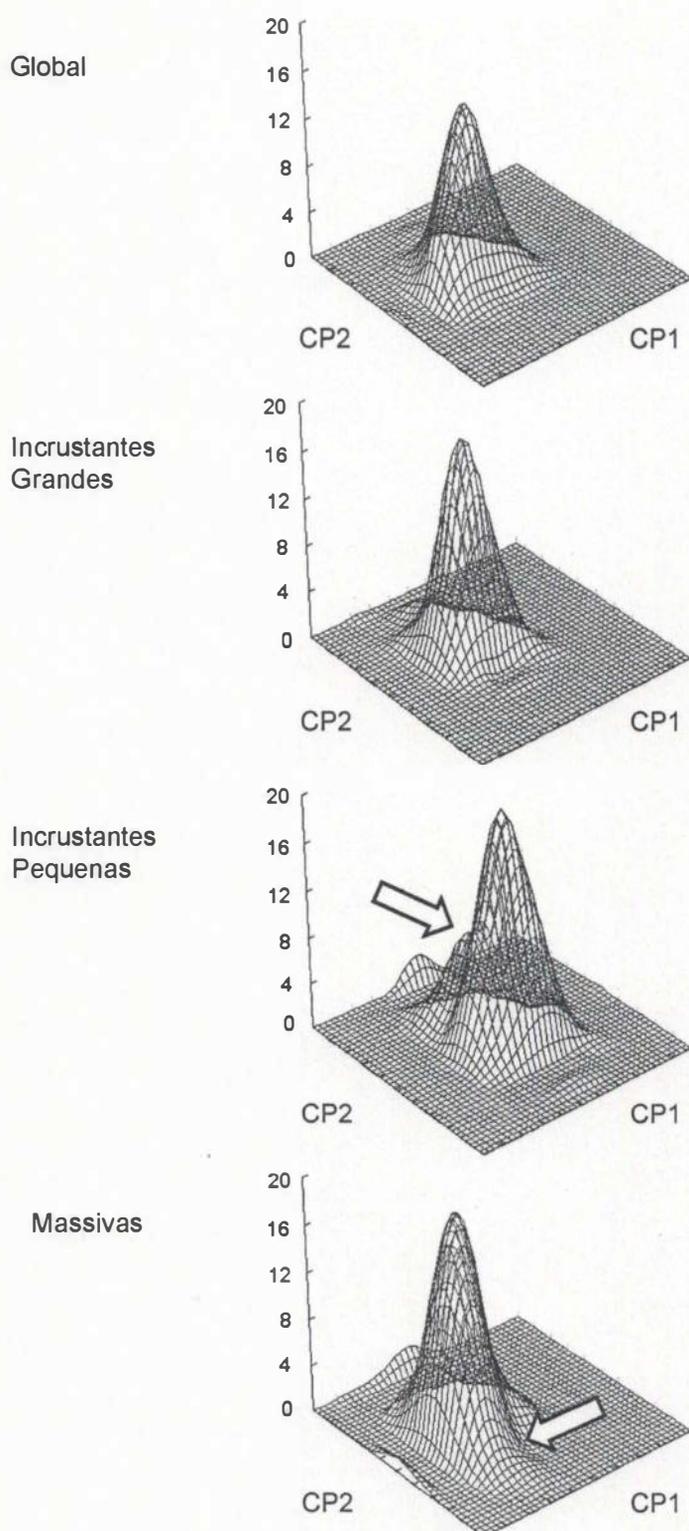


Fig. 14. Histogramas bivariados da distribuição dos pontos ao longo dos dois componentes principais ajustados por superfícies calculadas por "splines" cúbicos. O eixo que representa a densidade de pontos está em escala percentual do total de pontos de cada categoria. As setas indicam picos secundários nos histogramas (vide texto).

Tab. 1. Distribuição das colônias e fragmentos de *M. cavernosa* de amostradas por local de coleta e profundidade (m).

Local	Profundidade	Categoria			Total Global
		Incrustantes Grandes	Incrustantes Pequenas	Hemisféricas	
João Pessoa	>10,0	2	7	0	9
	<5,0	11	1	3	15
	Total	13	8	3	24
Parcel das Paredes	>10,0	2	6	1	9
	<5,0	1	0	12	13
	Total	3	6	13	22
Total		16	14	16	46

Tab. 2. Distribuição da área (cm²) das amostras de tecido (colônias inteiras e fragmentos) de *M. cavernosa* por local de coleta e profundidade (m). Valores de média acompanhados de \pm desvio padrão.

Local	Situação	Profundidade						Totais		
		<5			>10			Soma	Média	
n	Média	Soma	n	Média	Soma	n	Média	Soma		
João Pessoa	Fragmento	11	278,23 \pm 91,52	3.060,52	2	183,81 \pm 50,77	367,61	13	263,70 \pm 91,93	3.428,13
	Inteira	4	156,53 \pm 44,39	626,11	7	74,27 \pm 61,61	519,87	11	104,18 \pm 67,76	1.145,98
	Total	15	245,78 \pm 97,51	3.686,63	9	98,61 \pm 74,18	887,48	24	190,59 \pm 114,01	4.574,11
Parcel das Paredes	Fragmento	1	218,69 \pm 0,00	218,69	2	188,77 \pm 44,42	377,54	3	198,74 \pm 35,85	596,23
	Inteira	12	154,83 \pm 67,76	1.858,00	7	127,10 \pm 33,86	889,71	19	144,62 \pm 58,11	2.747,71
	Total	13	159,75 \pm 67,25	2.076,69	9	140,81 \pm 42,97	1.267,25	22	152,00 \pm 58,12	3.343,94
Total Global		28	205,83 \pm 94,07	5.763,32	18	119,71 \pm 62,68	2.154,74	46	172,13 \pm 92,73	7.918,06

Tab. 3. Distribuição das áreas das colônias de *M. cavernosa* amostradas por local de coleta e profundidade (m). Valores de média acompanhados de \pm desvio padrão. Os valores incluem tanto as áreas medidas com o NIH Image, no caso de colônias coletadas inteiras, quanto as estimativas de área de colônias das quais coletou-se apenas fragmentos.

Local	Profundidade	Área da Colônia (cm ²)	
		Média	Soma
João Pessoa	5	3.335,28 \pm 3.533,16	50.029,22
	>10	339,63 \pm 618,51	3.056,70
	Total	2.211,91 \pm 3.150,59	53.085,93
Parcel das Paredes	<5	500,34 \pm 1.247,43	6.504,41
	>10	709,72 \pm 1.297,85	6.387,50
	Total	586,00 \pm 1.241,76	12.891,91

Tab. 4. Estatísticas descritivas da área das colônias de *M. cavernosa* amostradas (cm²) por categoria de morfotipo. As áreas das colônias incrustantes grandes foram estimadas a partir das medidas de maior e menor diâmetro. C.V. = coeficiente de variância.

Parâmetro	Incrustantes	Incrustantes	Hemisféricas	Total Global
	Grandes	Pequenas		
n	16	14	16	46
Média	3.880,26	100,65	155,29	1.434,30
Desvio Padrão	3.099,84	55,08	61,29	2.543,09
C.V. (%)	79,89	54,72	39,47	177,31
Mínimo	628,32	28,17	86,17	28,17
Máximo	10.602,88	206,58	296,82	10.602,88

Tab. 5. Estatísticas referentes às colônias de *M. cavernosa* coletadas. O símbolo ϕ indica diâmetro das colônias. Os asteriscos indicam áreas estimadas a partir do maior e menor diâmetros. (Inc. = Incrustantes, PP = Parcel das Paredes; JP = João Pessoa, D.P. = Desvio padrão, C.V. = coeficiente de variância).

Colônia	Situação	Categoria de Morfotipo	Maior ϕ (m)	Menor ϕ (m)	Área da Colônia (cm ²)	Área amostrada (cm ²)	Área Amostrada (%)	Profundidade (m)	Faixa de Profundidade
JP01	Fragmento	Inc. Grandes	0,90	0,26	1.837,83*	323,93	17,63	1,0	<5,0
JP02	Fragmento	Inc. Grandes	0,54	0,45	1.908,52*	147,90	7,75	10,0	>10,0
JP03	Fragmento	Inc. Grandes	0,45	0,22	777,54	397,92	51,18	0,5	<5,0
JP04	Inteira	Inc. Pequenas	-	-	36,66	-	-	10,0	>10,0
JP05	Fragmento	Inc. Grandes	0,68	0,68	3.631,68*	227,57	6,27	0,5	<5,0
JP06	Inteira	Inc. Pequenas	-	-	28,17	-	-	10,0	>10,0
JP07	Fragmento	Inc. Grandes	1,00	0,30	2.356,19*	198,94	8,44	0,4	<5,0
JP08	Inteira	Inc. Pequenas	-	-	206,58	-	-	10,0	>10,0
JP09	Fragmento	Inc. Grandes	1,35	0,94	9.966,70*	288,05	2,89	1,3	<5,0
JP10	Inteira	Inc. Pequenas	-	-	40,09	-	-	10,0	>10,0
JP11	Fragmento	Inc. Grandes	1,89	0,54	8.015,77*	200,67	2,50	1,3	<5,0
JP12	Inteira	Inc. Pequenas	-	-	84,41	-	-	11,0	>10,0
JP13	Inteira	Hemisféricas	-	-	186,92	-	-	0,6	<5,0
JP14	Inteira	Inc. Pequenas	-	-	70,77	-	-	10,0	>10,0
JP15	Inteira	Hemisféricas	-	-	158,94	-	-	0,5	<5,0
JP16	Fragmento	Inc. Grandes	0,40	0,20	628,32	219,71	34,97	10,0	>10,0
JP17	Inteira	Hemisféricas	-	-	187,26	-	-	1,6	<5,0
JP18	Inteira	Inc. Pequenas	-	-	53,19	-	-	11,5	>10,0
JP19	Fragmento	Inc. Grandes	0,53	0,34	1.415,29*	240,47	16,99	1,2	<5,0
JP20	Fragmento	Inc. Grandes	1,50	0,90	10.602,88*	401,17	3,78	1,5	<5,0
JP21	Fragmento	Inc. Grandes	0,80	0,65	4.084,07*	344,32	8,43	1,5	<5,0
JP22	Fragmento	Inc. Grandes	0,90	0,35	2.474,00*	329,18	13,31	1,5	<5,0
JP23	Inteira	Inc. Pequenas	-	-	92,99	-	-	1,5	<5,0
JP24	Fragmento	Inc. Grandes	0,90	0,60	4.241,15*	108,31	2,55	0,8	<5,0
Média					2.211,91	263,70	13,59	4,51	
D. P.					3.150,59	91,93	14,42	4,59	
Máximo					10.602,88	401,17	51,18	11,50	
Mínimo					28,17	108,31	2,50	0,40	
CV (%)					142,44	34,86	106,07	101,83	

Tab. 5. (continuação)

Colônia	Situação	Categoria de Morfotipo	Maior ϕ (m)	Menor ϕ (m)	Área da Colônia (cm ²)	Área amostrada (cm ²)	Área Amostrada (%)	Profundidade (m)	Faixa de Profundidade
PP01	Inteira	Inc. Pequenas	-	-	136,50	-	-	11,0	>10,0
PP02	Inteira	Inc. Pequenas	-	-	172,35	-	-	10,0	>10,0
PP03	Inteira	Inc. Pequenas	-	-	88,37	-	-	11,0	>10,0
PP04	Fragmento	Inc. Grandes	1,00	0,50	3.926,99 *	157,36	4,01	10,0	>10,0
PP05	Inteira	Hemisféricas	-	-	93,49	-	-	10,0	>10,0
PP06	Inteira	Inc. Pequenas	-	-	103,45	-	-	10,0	>10,0
PP07	Fragmento	Inc. Grandes	0,50	0,40	1.570,80 *	220,18	14,02	10,0	>10,0
PP08	Inteira	Hemisféricas	-	-	189,70	-	-	4,1	<5,0
PP09	Inteira	Hemisféricas	-	-	143,48	-	-	4,4	<5,0
PP10	Inteira	Hemisféricas	-	-	106,00	-	-	4,6	<5,0
PP11	Inteira	Hemisféricas	-	-	125,42	-	-	4,4	<5,0
PP12	Inteira	Hemisféricas	-	-	96,62	-	-	3,8	<5,0
PP13	Inteira	Hemisféricas	-	-	89,66	-	-	3,7	<5,0
PP14	Inteira	Hemisféricas	-	-	296,82	-	-	4,2	<5,0
PP15	Inteira	Hemisféricas	-	-	86,17	-	-	4,7	<5,0
PP16	Inteira	Hemisféricas	-	-	213,55	-	-	5,0	<5,0
PP17	Inteira	Hemisféricas	-	-	103,03	-	-	4,0	<5,0
PP18	Inteira	Hemisféricas	-	-	238,91	-	-	5,0	<5,0
PP19	Inteira	Hemisféricas	-	-	168,65	-	-	4,8	<5,0
PP20	Inteira	Inc. Pequenas	-	-	129,06	-	-	10,2	>10,0
PP21	Inteira	Inc. Pequenas	-	-	166,50	-	-	11,6	>10,0
PP22	Fragmento	Inc. Grandes	0,87	0,68	4.646,42 *	218,69	4,71	9,0	<5,0
Média					586,00	198,74	7,58	7,07	
D. P.					1.241,76	35,85	5,59	3,06	
Máximo					4.646,42	220,18	14,02	11,60	
Mínimo					86,17	157,36	4,01	3,70	
CV					211,91	0,18	73,75	43,23	

Tab. 6. Estatísticas da população de pólipos amostrados agrupados em diferentes categorias de morfotipo. "Pólipos Amostrados" incluem pólipos do tipo "Normal", "Centro" e "Broto". "Total de Pólipos" incluem os pólipos amostrados, mais os pólipos não amostrados da colônia, i.e. pólipos deformados ou pólipos danificados, mas com mais de 50% dos mesentérios presos aos tecido colonial. A "Ocupação" foi calculada como a razão entre a soma de áreas dos pólipos "Normais" e a área do cenossarco correspondente ao somatório das áreas dos triângulos formados por estes pólipos. Os valores médios são acompanhados do desvio padrão.

Dados	Inc. Grandes	Inc. Pequenas	Hemisféricas	Total Global
Pólipos Amostrados	4750	2018	4170	10938
Pólip. Amost. / Total de Pólipos (%)	91,55 ± 5,08	96,74 ± 4,43	91,53 ± 3,33	93,12 ± 4,88
Brotos / Total de Pólipos (%)	2,24 ± 2,10	2,57 ± 2,87	3,98 ± 3,36	2,95 ± 2,87
Média de Densidade (pólip./cm ²)	1,30 ± 0,19	1,56 ± 0,23	1,94 ± 0,55	1,60 ± 0,45
Média de Ocupação (%)	50,36 ± 6,90	47,95 ± 9,12	54,66 ± 5,90	51,12 ± 7,70

Tab. 7. Estatísticas descritivas da população de pólipos das amostras de *M. cavernosa* coletadas em João Pessoa (siglas das colônias: JP = João Pessoa e PP = Parcel das Paredes, Inc. = Incrustantes, D.P. = desvio padrão, C.V. = coeficiente de variância).

Colônias	Categoria de Morfolofo	Nº de Pólipos Amostrados	"Brotos"	"Centros"	"Normais"	Pólipos N Amostrados	Total de Pólipos	Amostrados (%)	Brotos (%)	Densidade (pólipos/cm ²)	Ocupação por pólipos (%)
JP01	Inc. Grandes	489	43	1	445	28	517	94,58	8,32	1,60	46,38
JP02	Inc. Grandes	180	1	12	167	2	182	98,90	0,55	1,23	58,95
JP03	Inc. Grandes	498	12	1	485	40	538	92,57	2,23	1,35	48,62
JP04	Inc. Pequenas	63	2	5	56	2	65	96,92	3,08	1,77	50,29
JP05	Inc. Grandes	314	6		308	32	346	90,75	1,73	1,52	59,31
JP06	Inc. Pequenas	55	2	4	49	0	55	100,00	3,64	1,95	57,26
JP07	Inc. Grandes	260	3		257	18	278	93,53	1,08	1,40	51,91
JP08	Inc. Pequenas	255	2	15	238	2	257	99,22	0,78	1,24	53,51
JP09	Inc. Grandes	322	5	13	304	37	359	89,69	1,39	1,25	41,59
JP10	Inc. Pequenas	53		2	51	5	58	91,38	0,00	1,45	50,44
JP11	Inc. Grandes	204		8	196	2	206	99,03	0,00	1,03	45,69
JP12	Inc. Pequenas	124		9	115	2	126	98,41	0,00	1,49	59,33
JP13	Hemisféricas	286	10	3	273	37	323	88,54	3,10	1,73	60,99
JP14	Inc. Pequenas	95		1	94	18	113	84,07	0,00	1,60	64,96
JP15	Hemisféricas	291	4		287	36	327	88,99	1,22	2,06	56,07
JP16	Inc. Grandes	285		9	276	35	320	89,06	0,00	1,46	49,85
JP17	Hemisféricas	206	10		196	19	225	91,56	4,44	1,20	47,97
JP18	Inc. Pequenas	84	3	15	66	1	85	98,82	3,53	1,60	51,80
JP19	Inc. Grandes	273	11	1	261	76	349	78,22	3,15	1,45	52,68
JP20	Inc. Grandes	352	10	12	330	46	398	88,44	2,51	0,99	50,91
JP21	Inc. Grandes	341	5		336	34	375	90,93	1,33	1,09	60,63
JP22	Inc. Grandes	349	7	3	339	33	382	91,36	1,83	1,16	38,04
JP23	Inc. Pequenas	164	4	9	151	164	164	100,00	2,44	1,76	38,64
JP24	Inc. Grandes	117	7	6	104	15	132	88,64	5,30	1,22	56,47

Tab. 7. (Continuação)

Colônias	Categoria de Morfotipo	Nº de Pólipos Amostrados	"Brotos"	"Centros"	"Normais"	Pólipos N Amostrados	Total de Pólipos	Amostrados (%)	Brotos (%)	Densidade (pólipos/cm²)	Ocupação por pólipos (%)
PP01	Inc. Pequenas	182	16	4	162	3	185	98,38	8,65	1,36	35,53
PP02	Inc. Pequenas	197		2	195	8	205	96,10	0,00	1,19	43,17
PP03	Inc. Pequenas	165	9	18	138	0	165	100,00	5,45	1,87	42,86
PP04	Inc. Grandes	192	2		190	27	219	87,67	0,91	1,39	55,81
PP05	Hemisféricas	123	1		122	8	131	93,89	0,76	1,40	52,22
PP06	Inc. Pequenas	157	2	25	130	0	157	100,00	1,27	1,52	35,18
PP07	Inc. Grandes	331	11		320	8	339	97,64	3,24	1,54	49,02
PP08	Hemisféricas	310	12	1	297	13	323	95,98	3,72	1,70	57,21
PP09	Hemisféricas	301	31	2	268	32	333	90,39	9,31	2,32	60,19
PP10	Hemisféricas	168	3		165	17	185	90,81	1,62	1,75	56,75
PP11	Hemisféricas	308	14		294	23	331	93,05	4,23	2,64	59,72
PP12	Hemisféricas	270	23		247	16	286	94,41	8,04	2,96	60,49
PP13	Hemisféricas	213	23	1	189	33	246	86,59	9,35	2,74	55,38
PP14	Hemisféricas	422	6		416	32	454	92,95	1,32	1,53	52,68
PP15	Hemisféricas	137	1		136	14	151	90,73	0,66	1,75	45,47
PP16	Hemisféricas	238	1	1	236	43	281	84,70	0,36	1,32	41,99
PP17	Hemisféricas	226	24		202	24	250	90,40	9,60	2,43	60,16
PP18	Hemisféricas	306	4		302	17	323	94,74	1,24	1,35	48,79
PP19	Hemisféricas	365	18		347	12	377	96,82	4,77	2,24	58,48
PP20	Inc. Pequenas	215	16	6	193	7	222	96,85	7,21	1,72	48,38
PP21	Inc. Pequenas	209			209	13	222	94,14	0,00	1,33	39,88
PP22	Inc. Grandes	243	6	2	235	16	259	93,82	2,32	1,18	39,98

Tab. 8. Estatísticas descritivas da variação da área (mm²) dos pólipos "Normais" agrupados por morfotipo e por faixa de tamanho. Os quartis foram determinados para cada colônia e não para a distribuição total de áreas. D.P. = Desvio Padrão, C.V. = coeficiente de variância.

Parâmetro	"Menores"				"Maiores"				Global		Total	
	Incrustantes		Hemisféricas		Incrustantes		Hemisféricas		Incrustantes			Hemisféricas
	Grandes	Pequenas										
n	1.136	459	988	1.143	468	1.001	4.552	1.847	3.976	10.375,00		
Média	21,02	17,88	15,09	42,26	34,93	34,82	32,84	27,01	25,87	29,13		
Mediana	20,85	17,60	14,06	39,43	33,23	34,03	31,99	25,63	26,01	28,63		
Mínimo	4,26	5,44	4,25	29,39	23,49	21,63	4,26	5,44	4,25	4,25		
Máximo	38,60	33,93	29,06	84,07	59,77	53,43	84,07	59,77	53,43	84,07		
D. P.	6,68	5,26	6,13	9,64	8,23	6,69	11,15	9,23	9,42	10,71		
Erro Padrão	0,32	0,29	0,41	0,23	0,24	0,19	0,17	0,21	0,15	0,11		
C.V. (%)	31,77	29,41	40,60	22,80	23,57	19,21	33,96	34,18	36,41	36,75		
Quartil Inferior	16,50	14,61	10,09	35,73	29,07	29,24	25,94	20,68	19,65	22,14		
Quartil Superior	24,61	20,65	19,30	45,95	39,17	40,12	38,50	32,23	32,43	35,39		

Tab. 9. Resultados do teste de Kolmogorov-Smirnov para área dos pólipos agrupados por categorias de morfotipos. As categorias foram comparadas duas a duas. Os números amostrais, médias e desvios padrão estão na Tab. 17. Correlações significativas estão grafadas em negrito.

Quartil	Parâmetro	Categoria		
		Inc. Grd. / Inc. Peq.	Inc. Grd. / Mass.	Inc. Peq. / Mass.
Geral	Dif. Neg. Max.	-0,002	0,000	-0,025
	Dif. Pos. Max.	0,283	0,267	0,078
	p (<)	0,001	0,001	0,001
"Menores"	Dif. Neg. Max.	-0,007	0,000	-0,009
	Dif. Pos. Max.	0,286	0,367	0,296
	p (<)	0,001	0,001	0,001
"Maiores"	Dif. Neg. Max.	0,000	0,000	-0,074
	Dif. Pos. Max.	0,408	0,338	0,108
	p (<)	0,001	0,001	0,01

Tab. 10. Resultados do teste de Wilcoxon para a variação intracolonal da área dos pólipos. Correlações significativas estão grafadas em negrito.

Categoria	Incrustante Grande		Incrustante Pequena		Hemisférica	
	Z	p	Z	p	Z	p
Geral x "Menores"	1,40	0,163	3,11	0,002	1,34	0,179
Geral x "Maiores"	3,52	0,000	3,30	0,001	3,52	0,000
"Menores" x "Maiores"	3,52	0,000	3,30	0,001	3,52	0,000

Tab. 11. Estatísticas descritivas da distribuição de área (mm²) dos pólipos das colônias de *M. cavernosa* coletadas, agrupadas por local de coleta. (siglas das colônias: JP = João Pessoa e PP = Parcel das Paredes, Inc. = Incrustantes, D.P. = desvio padrão, C.V. = coeficiente de variância).

Colônia	Categoria de Morfotipo	n	Média	Mínimo	Máximo	D.P.	C.V. (%)	Mediana	"Menores"	"Maiores"
JP01	Inc. Grandes	445	25,89	4,89	41,48	7,27	28,09	27,10	21,98	31,02
JP02	Inc. Grandes	167	38,03	24,50	57,52	5,75	15,13	38,10	34,17	41,96
JP03	Inc. Grandes	485	29,97	8,84	44,42	7,59	25,33	31,71	25,39	35,45
JP04	Inc. Pequenas	56	24,05	13,39	34,74	5,18	21,56	24,40	20,38	27,51
JP05	Inc. Grandes	307	32,44	4,26	61,61	11,82	36,44	34,45	24,49	41,35
JP06	Inc. Pequenas	49	24,68	7,79	40,30	7,35	29,76	26,31	18,62	29,71
JP07	Inc. Grandes	257	33,33	4,67	52,19	9,44	28,33	34,75	28,58	40,10
JP08	Inc. Pequenas	238	39,76	13,52	57,18	10,29	25,88	42,13	34,05	47,24
JP09	Inc. Grandes	304	28,32	7,09	52,53	8,16	28,81	28,90	23,95	33,54
JP10	Inc. Pequenas	51	27,37	10,24	39,27	6,49	23,70	28,31	24,28	31,69
JP11	Inc. Grandes	196	38,77	11,35	58,55	9,67	24,94	40,29	33,77	45,24
JP12	Inc. Pequenas	115	32,41	12,32	46,50	8,28	25,54	34,46	27,42	38,48
JP13	Hemisféricas	273	28,63	4,99	51,26	12,20	42,60	30,81	16,68	39,30
JP14	Inc. Pequenas	94	28,23	6,42	41,87	6,60	23,38	28,54	23,37	32,85
JP15	Hemisféricas	286	24,11	5,50	45,97	10,05	41,69	25,45	14,32	32,31
JP16	Inc. Grandes	276	25,86	7,84	38,00	5,08	19,66	26,30	23,10	29,29
JP17	Hemisféricas	196	34,56	10,12	53,43	9,04	26,16	35,25	28,25	41,49
JP18	Inc. Pequenas	66	29,08	12,05	39,53	6,16	21,19	29,94	25,24	33,20
JP19	Inc. Grandes	261	31,27	6,68	46,07	7,12	22,76	32,67	28,22	35,90
JP20	Inc. Grandes	330	43,60	14,21	63,18	10,02	22,98	45,23	38,53	51,07
JP21	Inc. Grandes	336	49,30	6,02	84,07	16,96	34,41	54,46	38,65	61,99
JP22	Inc. Grandes	339	30,45	9,71	47,30	7,24	23,77	31,79	26,32	35,54
JP23	Inc. Pequenas	151	19,53	5,44	28,08	5,20	26,61	21,16	16,48	23,49
JP24	Inc. Grandes	104	38,13	9,43	56,94	8,56	22,45	40,22	34,43	43,37

Tab. 11. (Continuação)

Colônia	Categoria de Morfotipo	n	Média	Mínimo	Máximo	D.P.	C.V.(%)	Mediana	"Menores"	"Maiores"
PP01	Inc. Pequenas	162	24,39	6,48	44,66	7,73	31,69	24,75	17,90	30,89
PP02	Inc. Pequenas	195	29,33	6,69	59,77	8,59	29,29	30,18	24,10	34,11
PP03	Inc. Pequenas	138	21,90	9,34	33,81	4,54	20,73	21,82	19,19	24,73
PP04	Inc. Grandes	190	31,40	6,64	44,98	7,97	25,37	33,16	26,55	37,48
PP05	Hemisféricas	122	25,35	6,33	41,51	7,19	28,35	25,22	21,32	29,97
PP06	Inc. Pequenas	130	20,65	6,91	31,48	4,55	22,05	20,35	17,75	23,63
PP07	Inc. Grandes	320	28,55	11,19	44,87	5,39	18,86	28,57	25,09	31,60
PP08	Hemisféricas	297	26,95	5,07	49,37	8,77	32,54	29,35	23,05	32,74
PP09	Hemisféricas	268	23,40	4,61	37,21	7,17	30,62	24,97	19,62	28,18
PP10	Hemisféricas	165	28,11	10,80	46,17	6,88	24,46	28,70	22,92	33,21
PP11	Hemisféricas	294	20,08	4,25	33,86	6,43	32,03	21,78	15,30	24,68
PP12	Hemisféricas	247	17,75	4,71	34,18	6,97	39,27	18,65	12,08	22,91
PP13	Hemisféricas	189	18,21	5,45	32,91	5,19	28,49	18,53	14,71	21,62
PP14	Hemisféricas	416	32,59	4,63	50,93	8,39	25,75	34,44	29,07	38,12
PP15	Hemisféricas	136	22,27	8,35	36,33	5,77	25,91	22,78	18,51	26,98
PP16	Hemisféricas	236	27,75	4,70	42,41	5,88	21,17	28,14	24,63	31,43
PP17	Hemisféricas	202	22,44	4,94	35,93	6,98	31,09	23,90	18,66	27,16
PP18	Hemisféricas	302	32,63	8,89	51,43	8,45	25,89	33,68	26,71	39,20
PP19	Hemisféricas	347	23,17	4,57	43,76	7,28	31,42	23,83	19,09	28,23
PP20	Inc. Pequenas	193	24,38	9,19	41,95	6,10	25,03	24,43	19,84	28,86
PP21	Inc. Pequenas	209	24,53	8,90	38,65	5,10	20,81	24,18	21,07	27,72
PP22	Inc. Grandes	235	28,34	11,43	42,78	5,49	19,38	28,38	24,77	31,83

Tab. 12. Distribuição de frequência de número de vizinhos de pólipos "Internos", agrupados por categorias de morfotipo de *M. cavernosa*.

Vizinhos	Incrustantes Grandes		Incrustantes Pequenas		Hemisféricas		Total	
	Frequência	%	Frequência	%	Frequência	%	Frequência	%
3	1	0,03	0	0,00	4	0,13	5	0,06
4	132	3,97	68	4,76	134	4,34	334	4,26
5	811	24,36	344	24,06	829	26,85	1.984	25,29
6	1.611	48,39	697	48,74	1.344	43,54	3.652	46,55
7	720	21,63	298	20,84	685	22,19	1.703	21,71
8	54	1,62	23	1,61	89	2,88	166	2,12
9	0	0,00	0	0,00	2	0,06	2	0,03
Totais	3.329	100,00	1.430	100,00	3.087	100,00	7.846	100,00

Tab. 13. Resultados do teste de Chi-Quadrado utilizando os dados da Tab. 12. As categorias de morfotipo de *M. cavernosa* foram comparadas duas a duas. G.L. = graus de liberdade.

Categoria	χ^2	G.L.	p (<)
Inc. Grandes / Inc. Peq.	0,17	6	0,99
Inc. Grandes / Hemisféricas	1,51	6	0,96
Inc. Peq. / Hemisféricas	1,79	6	0,94

Tab. 14. Estatísticas descritivas e distribuição de frequência do número de vizinhos dos pólipos "Internos" das colônias de *M. cavernosa* agrupadas por local de coleta (sigla das colônias: JP = João Pessoa e PP = Parcel das Paredes; D.P. = desvio padrão; C.V. = coeficiente de variância).

Colônia	Morfotipo	n	Média	Mínimo	Máximo	D.P.	Mediana	Frequência de Vizinhos (%)									Total
								3	4	5	6	7	8	9			
JP01	Inc. Grandes	341	5,96	4	8	0,81	6	0,00	2,93	24,05	49,27	21,70	2,05	0,00	341		
JP02	Inc. Grandes	127	5,92	4	8	0,79	6	0,00	3,15	25,20	48,82	22,05	0,79	0,00	127		
JP03	Inc. Grandes	345	5,88	4	8	0,89	6	0,00	5,22	28,12	42,32	22,03	2,32	0,00	345		
JP04	Inc. Pequenas	40	5,90	4	8	0,84	6	0,00	2,50	30,00	45,00	20,00	2,50	0,00	40		
JP05	Inc. Grandes	212	5,91	4	8	0,87	6	0,00	6,13	23,58	44,34	25,00	0,94	0,00	212		
JP06	Inc. Pequenas	32	5,91	4	8	0,78	6	0,00	3,13	21,88	59,38	12,50	3,13	0,00	32		
JP07	Inc. Grandes	207	5,95	4	8	0,79	6	0,00	2,90	22,22	55,07	16,91	2,90	0,00	207		
JP08	Inc. Pequenas	206	5,90	4	8	0,86	6	0,00	6,31	21,36	49,51	21,36	1,46	0,00	206		
JP09	Inc. Grandes	216	5,91	4	8	0,90	6	0,00	5,56	25,93	42,59	23,61	2,31	0,00	216		
JP10	Inc. Pequenas	29	5,90	4	7	0,72	6	0,00	3,45	20,69	58,62	17,24	0,00	0,00	29		
JP11	Inc. Grandes	154	5,96	4	8	0,69	6	0,00	1,95	19,48	59,74	18,18	0,65	0,00	154		
JP12	Inc. Pequenas	78	5,92	4	7	0,82	6	0,00	2,56	29,49	41,03	26,92	0,00	0,00	78		
JP13	Hemisféricas	191	5,84	4	8	0,92	6	0,00	5,24	32,46	37,70	21,99	2,62	0,00	191		
JP14	Inc. Pequenas	49	5,73	4	8	0,97	6	0,00	6,12	38,78	36,73	12,24	6,12	0,00	49		
JP15	Hemisféricas	224	5,96	4	8	0,85	6	0,00	3,13	25,89	45,54	22,77	2,68	0,00	224		
JP16	Inc. Grandes	176	5,94	4	8	0,78	6	0,00	3,98	20,45	53,41	21,59	0,57	0,00	176		
JP17	Hemisféricas	135	5,96	4	8	0,88	6	0,00	5,19	22,96	45,19	24,44	2,22	0,00	135		
JP18	Inc. Pequenas	54	5,89	4	8	1,00	6	0,00	9,26	24,07	38,89	24,07	3,70	0,00	54		
JP19	Inc. Grandes	171	5,89	3	8	0,87	6	0,58	4,68	24,56	46,20	22,81	1,17	0,00	171		
JP20	Inc. Grandes	225	5,93	4	8	0,84	6	0,00	3,56	26,22	46,22	21,78	2,22	0,00	225		
JP21	Inc. Grandes	254	5,95	4	8	0,83	6	0,00	3,15	24,80	48,82	20,47	2,76	0,00	254		
JP22	Inc. Grandes	268	5,94	4	8	0,80	6	0,00	2,99	24,63	48,51	22,76	1,12	0,00	268		
JP23	Inc. Pequenas	126	5,92	4	8	0,90	6	0,00	7,14	20,63	47,62	22,22	2,38	0,00	126		
JP24	Inc. Grandes	70	5,91	4	7	0,81	6	0,00	4,29	24,29	47,14	24,29	0,00	0,00	70		

Tab. 14. (cont.)

Colônia	Morfortipo	n	Média	Mínimo	Máximo	D.P.	Mediana	Frequência (%)									Total
								3	4	5	6	7	8	9			
PP01	Inc. Pequenas	132	5,90	4	8	0,85	6	0,00	5,30	23,48	48,48	21,21	1,52	0,00	132		
PP02	Inc. Pequenas	139	5,88	4	8	0,88	6	0,00	5,04	27,34	43,88	21,58	2,16	0,00	139		
PP03	Inc. Pequenas	125	5,90	4	8	0,85	6	0,00	4,80	24,80	48,80	19,20	2,40	0,00	125		
PP04	Inc. Grandes	119	5,86	4	8	0,94	6	0,00	7,56	27,73	37,82	25,21	1,68	0,00	119		
PP05	Hemisféricas	61	5,74	4	8	0,96	6	0,00	9,84	31,15	36,07	21,31	1,64	0,00	61		
PP06	Inc. Pequenas	118	5,88	4	7	0,81	6	0,00	5,93	21,19	51,69	21,19	0,00	0,00	118		
PP07	Inc. Grandes	272	5,90	4	8	0,83	6	0,00	5,15	23,16	49,26	21,32	1,10	0,00	272		
PP08	Hemisféricas	220	5,90	4	8	0,91	6	0,00	5,45	26,36	44,55	20,00	3,64	0,00	220		
PP09	Hemisféricas	229	5,90	3	9	1,08	6	0,87	7,86	28,38	31,88	25,76	4,80	0,44	229		
PP10	Hemisféricas	118	5,90	4	8	0,80	6	0,00	3,39	25,42	50,85	18,64	1,69	0,00	118		
PP11	Hemisféricas	239	5,96	4	8	0,89	6	0,00	3,77	26,78	43,10	22,59	3,77	0,00	239		
PP12	Hemisféricas	201	5,96	3	9	0,96	6	0,50	3,98	27,36	40,80	22,89	3,98	0,50	201		
PP13	Hemisféricas	164	5,89	4	8	0,90	6	0,00	5,49	26,83	43,90	20,73	3,05	0,00	164		
PP14	Hemisféricas	346	5,94	4	8	0,85	6	0,00	4,34	23,99	47,11	22,54	2,02	0,00	346		
PP15	Hemisféricas	102	5,87	4	8	0,95	6	0,00	5,88	31,37	35,29	24,51	2,94	0,00	102		
PP16	Hemisféricas	175	5,91	4	8	0,77	6	0,00	1,71	27,43	50,29	18,86	1,71	0,00	175		
PP17	Hemisféricas	171	5,88	4	8	0,87	6	0,00	4,68	27,49	46,20	18,71	2,92	0,00	171		
PP18	Hemisféricas	225	5,99	4	8	0,68	6	0,00	0,44	21,78	57,33	19,56	0,89	0,00	225		
PP19	Hemisféricas	286	5,96	3	8	0,95	6	0,35	3,85	29,37	36,36	26,22	3,85	0,00	286		
PP20	Inc. Pequenas	148	5,96	4	8	0,81	6	0,00	2,03	27,03	45,27	24,32	1,35	0,00	148		
PP21	Inc. Pequenas	154	5,94	4	7	0,66	6	0,00	1,95	18,83	62,34	16,88	0,00	0,00	154		
PP22	Inc. Grandes	172	5,95	4	8	0,67	6	0,00	0,58	22,67	58,14	18,02	0,58	0,00	172		

Tab. 15. Estatísticas descritivas da variação da área dos triângulos "Internos" agrupados por categoria de morfotipo de *M. cavernosa*. A assimetria e a curtose das curvas foram calculadas para distribuições das áreas após transformação em raiz quadrada, a fim de se reduzir suas variâncias. Valores excedendo $\pm 1,5$ (Q.S. - Q.I.) (diferença entre o "Maiores" e "Menores") foram considerados como "outliers" e excluídos do cálculo de assimetria e curtose a fim de se eliminar possíveis distorções na forma da curva.(D.P. = desvio padrão, C.V. = coeficiente de variância, E.P. = erro padrão).

Parâmetro	Categoria de Morfotipo			Global
	Hemisféricas	Incrustantes Grandes	Incrustantes Pequenas	
n	4,959	5,269	2,221	12,449
Média	25,99	39,63	35,93	33,53
Mediana	23,50	38,64	35,32	32,71
Mínimo	3,37	6,28	8,26	3,37
Máximo	91,49	146,33	96,14	146,33
D.P.	12,10	13,07	10,72	13,80
C.V. (%)	46,57	32,98	29,82	41,16
"Menores"	16,51	30,35	28,37	23,03
"Maiores"	33,66	47,85	42,51	42,67
Varição Quartis	17,14	17,50	14,14	-
"Skewness"	0,30	-0,07	-0,02	-
E.P. "Skewness"	0,03	0,03	0,05	-

Tab. 16. Resultados do teste de Komolgorov-Smirnov para área dos triângulos "Internos" agrupados por categorias de morfotipos de *M. cavernosa*. As categorias foram comparadas duas a duas.

Categoria	Dif. Negativa Dif. Positiva		p (<)
	Máxima	Máxima	
Inc. Grandes / Inc. Peq.	-0,37	0,00	0,001
Inc. Grandes / Hemisféricas	0,00	0,38	0,001
Inc. Peq. / Hemisféricas	0,00	0,12	0,001

Tab. 17. Estatísticas descritivas da distribuição da área dos triângulos internos de colônias de *M. cavernosa* (sigla das colônias: JP = João Pessoa; PP = Parcel das Paredes, D.P = desvio padrão, C.V. = coeficiente de variância).

Colônia	Categoria de Morfotipo	n	Média	Mínimo	Máximo	D. P.	C.V. (%)	Mediana	"Menores"	"Maiores"
JP01	Inc. Grandes	521	31,46	6,72	75,36	12,41	39,45	29,63	21,07	41,45
JP02	Inc. Grandes	196	38,69	23,01	76,69	7,87	20,34	37,35	33,06	42,68
JP03	Inc. Grandes	520	38,03	6,28	74,80	11,80	31,03	38,59	30,53	45,18
JP04	Inc. Pequenas	57	31,21	17,78	55,71	7,88	25,24	31,35	25,31	35,67
JP05	Inc. Grandes	306	32,87	9,13	60,48	9,56	29,08	32,65	24,92	39,46
JP06	Inc. Pequenas	42	31,05	19,02	59,78	9,48	30,53	28,84	23,71	34,38
JP07	Inc. Grandes	355	36,59	10,12	75,73	9,32	25,47	37,13	30,42	42,49
JP08	Inc. Pequenas	347	45,04	10,91	96,14	10,34	22,95	44,57	39,21	50,82
JP09	Inc. Grandes	330	40,38	14,11	70,82	11,51	28,50	39,97	32,32	48,35
JP10	Inc. Pequenas	35	38,30	25,99	61,37	6,77	17,68	38,01	34,47	42,11
JP11	Inc. Grandes	257	50,88	24,73	89,70	8,10	15,91	50,58	45,06	56,05
JP12	Inc. Pequenas	105	38,62	18,14	63,46	7,54	19,53	38,92	34,36	43,84
JP13	Hemisféricas	263	26,70	8,62	55,80	8,50	31,85	25,54	20,39	32,18
JP14	Inc. Pequenas	54	31,72	11,24	54,54	8,07	25,44	30,10	26,42	36,96
JP15	Hemisféricas	381	24,14	7,23	46,19	7,48	31,00	23,56	18,29	28,18
JP16	Inc. Grandes	250	34,38	12,93	57,20	6,98	20,30	33,52	29,88	38,26
JP17	Hemisféricas	198	42,36	14,35	75,12	12,94	30,54	41,97	33,12	51,88
JP18	Inc. Pequenas	77	38,29	19,18	66,35	8,49	22,17	36,98	32,01	44,53
JP19	Inc. Grandes	241	37,08	9,37	75,73	10,09	27,20	37,62	29,57	43,81
JP20	Inc. Grandes	325	54,47	10,83	146,33	14,20	26,07	54,66	45,82	62,47
JP21	Inc. Grandes	418	47,65	12,92	103,98	16,92	35,51	49,64	32,71	59,67
JP22	Inc. Grandes	556	45,02	13,29	79,78	10,97	24,36	45,93	38,08	53,29
JP23	Inc. Pequenas	208	29,39	10,58	52,57	8,11	27,60	29,41	23,68	35,52
JP24	Inc. Grandes	97	43,31	19,98	67,86	9,00	20,77	43,56	37,50	49,22

Tab. 17. (cont.)

Colônia	Categoria de Morfotipo	n	Média	Mínimo	Máximo	D. P.	C.V. (%)	Mediana	"Menores"	"Maiores"
PP01	Inc. Pequenas	206	36,51	11,96	69,22	12,95	35,46	35,11	26,37	46,41
PP02	Inc. Pequenas	219	41,93	12,69	73,04	10,62	25,33	40,70	34,42	49,03
PP03	Inc. Pequenas	201	30,66	18,81	46,65	5,81	18,95	30,15	26,19	34,27
PP04	Inc. Grandes	160	35,05	13,88	61,53	8,89	25,37	35,19	28,91	40,84
PP05	Hemisféricas	64	31,70	12,13	91,49	13,46	42,48	29,22	22,20	38,42
PP06	Inc. Pequenas	187	35,88	8,26	72,33	9,00	25,09	34,94	29,76	40,42
PP07	Inc. Grandes	465	30,60	13,89	52,79	6,54	21,36	30,50	26,51	34,49
PP08	Hemisféricas	331	25,52	8,63	52,71	9,10	35,66	24,17	18,21	31,06
PP09	Hemisféricas	371	18,34	3,37	41,94	6,29	34,30	17,47	13,68	22,09
PP10	Hemisféricas	179	27,30	13,13	48,43	7,04	25,79	26,47	22,32	31,61
PP11	Hemisféricas	401	17,40	5,78	40,84	6,11	35,09	15,97	12,81	20,73
PP12	Hemisféricas	340	15,63	5,92	48,35	5,48	35,08	14,62	11,84	19,19
PP13	Hemisféricas	269	15,87	5,95	36,75	4,60	28,99	15,70	12,40	18,90
PP14	Hemisféricas	599	34,69	10,31	73,90	12,18	35,11	34,22	25,43	43,47
PP15	Hemisféricas	161	27,52	12,76	54,34	7,55	27,44	25,34	22,62	31,86
PP16	Hemisféricas	275	38,54	16,51	75,26	9,26	24,04	36,82	32,25	44,08
PP17	Hemisféricas	273	17,85	7,11	40,49	5,70	31,92	17,22	13,46	21,86
PP18	Hemisféricas	369	40,10	21,26	71,85	7,95	19,82	40,35	35,05	45,41
PP19	Hemisféricas	486	20,77	4,77	55,26	9,16	44,09	19,65	13,60	26,56
PP20	Inc. Pequenas	232	27,15	11,21	54,52	8,85	32,60	25,98	20,90	32,91
PP21	Inc. Pequenas	251	36,07	22,75	55,93	5,74	15,90	36,59	32,17	39,52
PP22	Inc. Grandes	271	41,86	15,12	102,94	11,39	27,21	41,24	33,19	48,50

Tab. 18. Parâmetros dos modelos de regressão linear múltipla para diferentes categorias de morfotipos de *M. cavernosa* e faixa de tamanho de de pólipos. (G.L. = graus de liberdade).

Categoria	Quartil	n	R ²	F	G.L.	p (<)	Variáveis	Corr. Parcial	Tolerância	p (<)
Hemisféricas	Global	6142	0,53	3414,50	2;6139	0,001	Células	0,60	0,61	0,001
							Densidade	-0,12	0,61	0,001
	"Maiores"	1558	0,78	5442,30	1;1556	0,001	Densidade	-0,88	1,00	0,001
							Células	0,42	0,75	0,001
	"Menores"	9123	0,35	372,93	2;1381	0,001	Densidade	-0,24	0,75	0,001
							Células	0,42	0,73	0,001
Incrustante Grande	Global	9123	0,46	2591,37	3;9119	0,001	Área dos Vizinhos	0,30	0,82	0,001
							Densidade	-0,15	0,67	0,001
	"Maiores"	2678	0,57	1759,20	2;2675	0,001	Densidade	-0,52	0,78	0,001
							Área dos Vizinhos	0,35	0,78	0,001
	"Menores"	1537	0,32	364,29	2;1534	0,001	Células	0,40	0,90	0,001
							Densidade	-0,30	0,90	0,001
Incrustante Pequena	Global	3658	0,60	1821,70	3;3654	0,001	Área dos Vizinhos	0,51	0,73	0,001
							Células	0,49	0,80	0,001
	"Maiores"	1039	0,72	1361,52	2;1036	0,001	Área da Colônia	0,16	0,75	0,001
							Área dos Vizinhos	0,58	0,71	0,001
	"Menores"	565	0,43	213,34	2;562	0,001	Área da Colônia	0,38	0,71	0,001
							Células	0,50	0,97	0,001
							Área dos Vizinhos	0,48	0,97	0,001

Tab. 19. Matrizes de correlação de Pearson entre variáveis dependentes e independentes dos modelos de regressão para cada categoria de morfotipo de *M. cavernosa*. Com exceção da correlação entre Distância Corrigida e Área dos Vizinhos para colônias Incrustantes Pequenas e Incrustantes Grandes, todos os demais valores dos coeficientes de correlação são significantes para $p < 0,05$.

Hemisféricas

N=5922	Área dos Pólipos	Área dos Vizinhos	Área da Colônia	"Células"	"Células" Vizinhas	Distância	Distância Corrigida	Densidade
Área dos Pólipos	1,00							
Área dos Vizinhos	0,28	1,00						
Área da Colônia	0,49	0,44	1,00					
"Células"	0,74	0,40	0,53	1,00				
Células Vizinhas	0,40	0,77	0,49	0,47	1,00			
Distância	0,56	0,61	0,48	0,70	0,72	1,00		
Distância Corrigida	0,24	0,16	0,25	0,46	0,39	0,80	1,00	
Densidade	-0,56	-0,50	-0,73	-0,63	-0,59	-0,58	-0,34	1,00

Incrustantes Grandes

N=9814	Área dos Pólipos	Área dos Vizinhos	Área da Colônia	"Células"	"Células" Vizinhas	Distância	Distância Corrigida	Densidade
Área dos Pólipos	1,00							
Área dos Vizinhos	0,58	1,00						
Área da Colônia	0,39	0,36	1,00					
"Células"	0,61	0,35	0,29	1,00				
Células Vizinhas	0,36	0,65	0,29	0,33	1,00			
Distância	0,46	0,46	0,26	0,62	0,56	1,00		
Distância Corrigida	0,07	0,00	0,08	0,41	0,29	0,85	1,00	
Densidade	-0,53	-0,54	-0,67	-0,45	-0,50	-0,41	-0,15	1,00

Incrustantes Pequenas

N=3748	Área dos Pólipos	Área dos Vizinhos	Área da Colônia	"Células"	"Células" Vizinhas	Distância	Distância Corrigida	Densidade
Área dos Pólipos	1,00							
Área dos Vizinhos	0,67	1,00						
Área da Colônia	0,50	0,46	1,00					
"Células"	0,62	0,39	0,36	1,00				
Células Vizinhas	0,37	0,62	0,31	0,28	1,00			
Distância	0,45	0,48	0,30	0,56	0,55	1,00		
Distância Corrigida	-0,02	-0,02	0,05	0,30	0,26	0,83	1,00	
Densidade	-0,56	-0,53	-0,81	-0,42	-0,40	-0,36	-0,07	1,00

Tab. 20. Matrizes de correlação de Pearson entre variáveis utilizadas na Análise de Componentes Principais. Área dos triângulos transformada em raiz quadrada. Todas as correlações são significativas ao nível de $p < 0,001$.

Variável	Área média dos pólipos	Área Triângulo	Perímetro Triângulo
Área média dos pólipos (mm ²)	1,00	0,78	0,79
Área Triângulo (mm ²)	0,78	1,00	0,99
Perímetro Triângulo (mm)	0,79	0,99	1,00

Tab. 21. Autovalores dos Componentes Principais e variâncias por eles explicadas.

No.	Autovalor	Variância Explicada (%)	Autovalor Acumulado	Variância Explicada Acumulada (%)
1	2,71	90,23	2,71	90,23
2	0,28	9,31	2,99	99,54
3	0,01	0,46	3,00	100,00

Tab. 22. Distribuição de pesos e variâncias explicadas pelos Componentes Principais. Valores grafados em negrito correspondem a variáveis com maior peso em cada eixo. (CP1 = primeiro Componente Principal, CP2 = segundo Componente Principal e CP3 = terceiro Componente Principal).

Variável	CP1	CP2	CP3
Área Média dos Pólipos	0,44	0,90	0,00
Área dos Triângulos	0,90	0,44	0,08
Perímetro	0,89	0,44	-0,08
Variância Explicada	1,79	1,19	0,01
Variância Explicada (%)	0,60	0,40	0,00

Anexo I. Algoritmo para a construção da triangulação de Delaunay

Com o objetivo de se quantificar o arranjo dos pólipos em cada colônia, foram desenvolvidos algoritmos em Microsoft Visual Basic que geram configurações de pontos do tipo triangulação ou tecelagem de Delaunay (STOYAN & STOYAN, 1994). Considerando as coordenadas centrais do conjunto de três pólipos adjacentes como as coordenadas dos vértices de um triângulo, e que as distâncias entre estes pólipos, equivalem aos comprimentos dos lados deste triângulo, a sub-rotina pode ser descrita como um algoritmo para encontrar os “triângulos” com a menor soma de lado possível e que representem as posições relativas de três pólipos adjacentes (Fig. 15).

Considerando-se um pólipo qualquer, denominado P_S , as relações deste pólipo com seus vizinhos mais próximos organizados em triângulos justapostos, forma a figura de um polígono ao redor do pólipo selecionado (Fig.15). Este polígono é aberto se o pólipo for de “Borda” (e.g. P_{S2}) ou fechado se ele for “Interno” (e.g. P_{S1}). O número de vizinhos de cada pólipo corresponde, assim, ao número de vértices deste polígono. Os triângulos são formados pela seleção de vizinhos adjacentes seguindo o sentido horário. Uma vez que os triângulos são justapostos, têm dois vértices (pólipos) em comum. Por exemplo, no caso do pólipo P_{S1} , os triângulos seriam, no sentido horário:

$$\Delta P_{S1} V_1 V_2 \quad \Delta P_{S1} V_2 V_3 \quad \Delta P_{S1} V_3 V_4 \quad \Delta P_{S1} V_4 V_5 \quad \Delta P_{S1} V_5 V_6 \quad \Delta P_{S1} V_6 V_1$$

A figura formada por estes triângulos é, no caso, um hexágono. O polígono é fechado pelo último triângulo, que corresponde à ligação do último pólipo ao primeiro.

O algoritmo se utiliza dos dados armazenados em uma planilha de MS Excel 7.0 denominada “Pólipos”. O processamento total dos dados envolve a execução de várias sub-rotinas, sendo a principal, denominada “Seleciona Vizinhos”. Esta sub-rotina corresponde ao algoritmo de seleção de vizinhos. As demais corrigem erros na seleção dos vizinhos por

“Seleciona Pólipos”, reordenam os dados e geram diagramas do arranjo espacial dos pólipos, como o exemplificado pela Fig. 15

Os erros na seleção de vizinhos surgem de fatores que alteram a configuração original dos pólipos da colônia, como a presença de orifícios provocados por cracas, crescimento algal no tecido, incisões realizadas em colônias Hemisféricas ou mesmo devido à forma da colônia (Fig. 16). Estes fatores não podem ser controlados logicamente, devendo os erros que deles decorrem serem corrigidos manualmente. As correções são feitas comparando-se os diagramas como os da Fig. 16 com as fotos digitalizadas da colônia.

A alimentação de dados é feita a partir de uma matriz de dados (Tab. 23) exemplifica as primeiras entradas desta matriz. As planilhas do MS Excel são formadas por uma matriz de células de 32.756 linhas x 256 colunas. Cada célula admite uma única entrada alfa-numérica, que pode ser um valor ou uma fórmula. Fórmulas são operações aritméticas ou funções do aplicativo cujos termos são outras células da mesma planilha ou de outras planilhas do MS Excel. O MS Visual Basic lê os dados da planilha através do comando *Cells(l, c)*, onde *l* é o número da linha e *c* é o número da coluna que indica a posição da célula dentro da planilha. No caso de uma célula conter uma fórmula, o MS Visual Basic lê apenas o resultado da operação. Os valores das células podem ser armazenados em variáveis matriciais, e o resultado de operações com as variáveis novamente armazenados em células de planilhas. A seguir, cada uma das sub-rotinas será descrita separadamente.

1. Sub-rotina “Seleciona Pólipos”

Esta sub-rotina seleciona os vizinhos mais próximos de cada pólipo encontrando as menores somas de distâncias entre pólipos adjacentes no fragmento.

Uma “Tabela Auxiliar de Intervalos” (Tab. 24) na planilha indica as linhas de início e término dos dados de cada fragmento. A sub-rotina inicia solicitando o número de linha desta tabela correspondente ao fragmento a ser processado. O programa lê estes valores e armazena nas variáveis *inicio* e *fim*, respectivamente, as linhas onde a leitura de dados deve

ser iniciada e finalizada. As variáveis matriciais utilizadas em diante são dimensionadas em função do número de pólipos do fragmento, calculado como

$$tamVec = fim - inicio + 1$$

A sub-rotina armazena as informações da matriz “Dados Pólipos” (Tab. 23) em variáveis vetoriais indexadas por (*contVec*) onde *contVec* = 1 → *tamVec*², sendo *tamVec* o número de pólipos do fragmento. Cada coluna da matriz de dados é armazenada em uma variável. A sub-rotina seleciona então o primeiro pólipo da lista, e compara cada um dos outros pólipos do fragmento com o pólipo selecionado (*P_s*), determinando o quadrante em que o vizinho se encontra, relativamente ao pólipo interno. A comparação é feita através da diferença entre as coordenadas X e Y do vizinho e do pólipo selecionado, sendo o resultado armazenado, respectivamente, nas variáveis *dx* e *dy*. O quadrante em que cada vizinho se encontra é determinado pelas condições

$$\begin{aligned} se\ dx \geq 0\ e\ dy \geq 0\ \text{então}\ numQuad &= 1 \\ se\ dx \geq 0\ e\ dy < 0\ \text{então}\ numQuad &= 2 \\ se\ dx < 0\ e\ dy < 0\ \text{então}\ numQuad &= 3 \\ se\ dx < 0\ e\ dy \geq 0\ \text{então}\ numQuad &= 4 \end{aligned}$$

onde *numQuad* indica o número do quadrante em que o vizinho se encontra. Uma condição do tipo *If...Then* impede que o pólipo selecionado seja comparado com ele mesmo (Fig 2).

A sub-rotina copia o número de cada vizinho, as coordenadas X e Y, os valores de *dx* e *dy* e a distância euclidiana do vizinho ao pólipo selecionado, para variáveis matriciais bidimensionais indexadas por (*contVec(numQuad), numQuad*) onde *contVec(numQuad)* indexa os pólipos por ordem de entrada na variável (*contVec(numQuad)* = 1 → *tamQuad(numQuad)*), sendo *tamQuad(numQuad)* o número de vizinhos encontrados para o

² A notação $x \rightarrow y$ indica a variação possível (dimensionamento) de entradas ou posições de variáveis matriciais.

quadrante *numQuad*) e *numQuad* (*numQuad* = 1 → 4) corresponde ao número do quadrante em que o vizinho se encontra.

A sub-rotina em seguida encontra os cinco vizinhos mais próximos de P_S em cada um dos quadrantes, totalizando 20 vizinhos por pólipo (Fig. 3). Isto é feito comparando-se sucessivamente as distâncias dos pólipos vizinhos a P_S , encontrando-se inicialmente a menor distância, em seguida a segunda menor distância, etc. até a quinta menor distância. Um “loop” de comparação impede que o mesmo vizinho seja selecionado mais do que uma vez.

No caso de distâncias iguais, ambas são selecionadas, na ordem em que estão dispostas na tabela “Dados de Pólipos”. O número do pólipo vizinho na matriz de planilha, suas coordenadas, *dx* e *dy* e a distância euclidiana a P_S são armazenados em variáveis matriciais tridimensionais indexadas por (*contVec1*, *numQuad*, *contViz*) onde *contVec1* é o número que identifica P_S na matriz de dados na planilha (*contVec1* = 1 → *tamVec*), *numQuad* é o número do quadrante em que o vizinho se encontra (*numQuad* = 1 → 4) e *contViz* identifica a qual a colocação do pólipo em relação à sua proximidade ao pólipo interno (*contViz* = 1 → 5). No caso de duas distâncias iguais, é utilizada a primeira distância, correspondente a um menor valor de *contViz*. A sub-rotina passa ao pólipo (P_S) seguinte da lista.

O próximo passo da sub-rotina é ordenar os vizinhos no sentido horário. A ordenação é necessária para que as relações entre os triângulos sejam corretamente inferidas diretamente a partir da saída de dados. A sub-rotina calcula o seno do ângulo interno que segmento imaginário que liga o P_S a cada um dos 20 vizinhos selecionados forma com o eixo das ordenadas definido pelo pólipo interno, através da fórmula

$$\text{senViz}(\text{contVec2}, \text{numQuad}, \text{contViz}) = \text{dxViz}(\text{contVec2}, \text{numQuad}, \text{contViz}) / \text{distViz}(\text{contVec2}, \text{numQuad}, \text{contViz})$$

onde *dxViz* corresponde aos valores de *dx* (diferença entre a abcissa do vizinho e de P_S) e *distViz* corresponde à distância euclidiana do vizinho ao pólipo selecionado (Fig. 3). Estes parâmetros foram armazenados nas variáveis matriciais geradas pelo passo anterior. O

parâmetro **contVec2** ($\text{contVec2} = 1 \rightarrow \text{tamVec}$) indexa os pólipos pelo número, **numQuad** ($\text{numQuad} = 1 \rightarrow 4$) e **contViz** ($\text{contViz} = 1 \rightarrow 5$), indexam os vizinhos. respectivamente, quanto ao quadrante em que se encontram e sua distância a P_s . O valor de **senViz** é positivo para o primeiro e segundo quadrantes ($dx \geq 0$) e negativo para o terceiro e quarto quadrantes ($dx < 0$).

Como a variável **senViz** é indexada pelo número do quadrante (**numQuad**), a ordenação é feita comparando-se os vizinhos dentro de cada quadrante, de maneira análoga ao passo de seleção de vizinhos mais próximos (Fig. 17). Para o quadrante 1, a sub-rotina classifica em ordem crescente os vizinhos de acordo com os respectivos valores de **senViz**, i.e., ordena os pólipos de forma que, seguindo-se o sentido horário, cada vizinho se encontra mais afastado do eixo Y que o vizinho anterior. Para o quadrante 2, uma vez que o valor do seno refere-se ao ângulo interno, a sub-rotina ordena os pólipos dos maiores para o menores valores de **senViz**, de forma que a posição de cada vizinho é progressivamente mais próxima do eixo Y. A ordenação dos pólipos do quadrante 3 é feita de maneira análoga a do quadrante 2, i.e. do menor para o maior. Entretanto, como os valores de **senViz** para este quadrante são negativos, esta ordenação é feita do vizinho mais próximo para o mais distante do eixo Y. Finalmente, no quadrante 4, a ordenação é feita do menor para o maior valor de **senViz**, da mesma forma que no quadrante 1, embora a ordenação seja no sentido dos mais afastados para os mais próximos do eixo Y (Fig. 17).

Após a seleção, os parâmetros número do pólipo, coordenadas, **dx** e **dy** e distância euclidiana do vizinho ao P_s são copiados para um novo conjunto de variáveis matriciais, indexadas por (**contVec2**, **numViz**), onde **contVec2** ($\text{contVec2} = 1 \rightarrow \text{tamVec}$) é o número de P_s e **numViz** ($\text{numViz} = 1 \rightarrow 20$), corresponde a ordenação dos vizinhos no sentido horário, indo dos vizinhos do 1º para os vizinhos do 4º quadrante. A partir deste ponto, não é mais necessário indexar os vizinhos de acordo com os quadrantes em que são encontrados, daí a eliminação de uma dimensão neste conjunto de variáveis.

O próximo passo do algoritmo é selecionar os vizinhos mais próximos de acordo com o critério de minimização da soma de distâncias entre três pólipos adjacentes. No plano

cartesiano, a condição de colinearidade de três pontos pode ser verificada através da solução do determinante:

$$(1) \quad \begin{vmatrix} (X_B - X_A)(Y_B - Y_A) \\ (X_C - X_A)(Y_C - Y_A) \end{vmatrix}$$

dada pela fórmula

$$(X_B - X_A)(Y_C - Y_A) - (Y_B - Y_A)(X_C - X_A)$$

onde $X_A Y_A$, $X_B Y_B$ e $X_C Y_C$ são as coordenadas cartesianas, respectivamente, dos pontos A , B e C . Os pontos não são colineares se a solução do determinante for diferente de 0 (Fig. 18a e 18b). Consideremos agora a solução do determinante

$$(2) \quad \begin{vmatrix} (X_B - X_A)(Y_B - Y_A) \\ (X_D - X_A)(Y_D - Y_A) \end{vmatrix}$$

cujo resultado indica a existência ou não de colinearidade entre os pontos A , B e D . Dada uma reta qualquer, ela sempre divide o plano cartesiano em dois semiplanos. Se os resultados dos determinantes (1) e (2) forem diferentes de 0, então os pontos C e D não são colineares com A e B . Estes pontos estão localizados em um mesmo semiplano definido pela reta suporte do segmento AB se as soluções dos determinantes tiverem o mesmo sinal, e localizam-se em semiplanos diferentes se as soluções tiverem sinais opostos. Consideremos agora os determinantes:

$$(3) \quad \begin{vmatrix} (X_D - X_C)(Y_D - Y_C) \\ (X_A - X_C)(Y_A - Y_C) \end{vmatrix}$$

$$(4) \quad \begin{vmatrix} (X_D - X_C)(Y_D - Y_C) \\ (X_B - X_C)(Y_B - Y_C) \end{vmatrix}$$

A solução dos determinantes (3) e (4) produzem resultados idênticos às soluções de (1) e (2), isto é, indicam se há colinearidade entre, respectivamente, A, B e C e A, B e D . Entretanto, caso as soluções sejam diferentes de 0, estes determinantes indicam a posição dos pontos C e D em relação à reta suporte do segmento AB . Sendo assim, caso os determinantes (1) e (2) tenham sinais opostos, e o mesmo aconteça para (3) e (4), então os pontos A e B estarão em semiplanos opostos em relação à reta suporte do segmento CD e C e D , por sua vez, estarão em planos opostos em relação à reta suporte de AB . Isto significa que os pontos estão dispostos em cruz, ou que a interseção das retas suportes dos segmentos AB e CD está localizada entre estes quatro pontos (interseção tipo I) (Fig. 18c). A Fig. 18d ilustra um exemplo no qual as interseções ocorrem fora do intervalo determinado pelos pontos (interseção tipo II). Este tipo de interseção ocorre sempre que os pólipos considerados não determinam, quando tomados dois a dois, linhas paralelas, e sua disposição relativa não apresenta forma de cruz.

A sub-rotina utiliza este sistema de cálculo de determinantes para determinar se a reta suporte do segmento imaginário que liguia P_S a um dado vizinho, apresenta interseções com as retas suportes dos segmentos imaginários que liguem quaisquer outros dois vizinhos de P_S . A sub-rotina se inicia selecionando o par de pólipos $P_S V_1$, onde V_1 é primeiro vizinho de P_S no sentido horário e $V_2 V_3$, respectivamente, o segundo e terceiro vizinhos no sentido horário. A seguir, ela determina a posição relativa destes quatro pólipos através de determinantes equivalentes às fórmulas (1), (2), (3) e (4).

Se houver interseção do tipo I entre segmentos, o próximo passo da sub-rotina é comparar as distâncias euclidianas entre $P_S V_1$ e $V_2 V_3$ (Fig. 19). Caso o comprimento do segmento $V_2 V_3$ seja menor que $P_S V_1$, o programa seleciona agora o par $P_S V_2$ e reinicia a sub-rotina de cálculo dos determinantes. Ao fazer isto, a sub-rotina descarta V_1 como vizinho efetivo de P_S . Caso o comprimento seja maior, a sub-rotina passa para o par $V_2 V_4$. Ao esgotarem-se os pares possíveis de vizinhos possíveis, caso nenhum dos segmentos imaginários que liguem os dois vizinhos tenha uma interseção válida com $P_S V_1$, e um comprimento menor que o deste segmento, então o número e as coordenadas de V_1 são copiadas para as variáveis matriciais de

saída do programa, i.e, o pólipo é considerado como vizinho efetivo do pólipo selecionado. As variáveis de saída são indexadas por (*contVec2,numViz1*) onde *contVec2* (*contVec2* = 1 → *tamVec*) corresponde ao número do pólipo selecionado e *numViz1* (*numViz1* = 1 → *nv*; *nv* = número de vizinhos efetivos) indexa os vizinhos quanto à orientação no sentido horário. A sub-rotina passa então para o próximo pólipo, i.e. o par $P_S V_2$, e assim por diante.

Tendo testado todos os pólipos do fragmento e selecionado os respectivos vizinhos efetivos, a sub-rotina armazena os resultados em uma matriz de células de uma planilha do MS Excel 7.0, denominada "Dados Vizinhos". A Tab. 25 é um exemplo da saída de dados da sub-rotina.

Ao eliminar todas as interseções entre segmentos que ligam pólipos vizinhos, mantendo sempre os segmentos menores, a sub-rotina determina a configuração minimal de triângulos não sobrepostos para o fragmento, e por conseguinte, a tecelagem de Delaunay. Na saída de dados, uma vez que os pólipos estão ordenados no sentido horário, cada triângulo é automaticamente determinado pelas coordenadas de P_S e pelas coordenadas de dois outros vizinhos ($\Delta P_S V_1 V_2, \Delta P_S V_2 V_3, \Delta P_S V_3 V_4 \dots \Delta P_S V_{nv} V_1$) onde *nv* é o número de vizinhos de P_S .

2. Sub-rotina "Diagrama Pólipos"

Esta sub-rotina gera diagramas a partir dos da matriz gerada pela sub-rotina "Seleciona Pólipos". O diagrama consiste em ligar com uma linha todos os pólipos aos seus respectivos vizinhos através do comando *.Shapes.AddLine(x1,y1,x2,y2)* onde *x1* e *y1* são as coordenadas de início, e *x2* e *y2* são as coordenadas de término da linha. Os diagramas são gerados em uma segunda planilha denominada "Diagrama". A unidade interna de medida de distâncias no Excel é denominada ponto, e cada ponto equivale a aproximadamente 0,31 mm. Os diagramas são gerados diretamente a partir das coordenadas dos pólipos, dadas pelo Image em mm.

O programa inicialmente solicita a entrada do número da linha na "Tabela Auxiliar de Intervalos" (Tab. 24) que indica as linhas de início e término da tabela "Dados de Vizinhos" (Tab. 25), onde encontram-se os dados referentes ao fragmento a ser representado. Como a saída dos dados de "Seleciona Pólipos" segue a mesma ordenação que "Seleciona Vizinhos",

os intervalos são os mesmos para ambas as tabelas. Na "Tabela Auxiliar de Intervalos" também encontram-se os valores máximos do eixo das ordenadas encontrado para cada fragmento. Em seguida, o usuário determina a escala do desenho, que pode variar de 1 a 5. Este valor é armazenado na variável **escala**.

A sub-rotina lê os números e coordenadas dos pólipos armazenadas na tabela "Dados Pólipos" (variáveis **numVec (contldx)**, **xP(contldx)** e **yP (contldx)**; **contldx = 1 → tamVec**). Em seguida, a sub-rotina lê o número de vizinhos por pólipos na tabela "Dados Vizinhos", armazenando-os na variável **totViz(contldx)**. Armazena então, nas variáveis vetoriais **xV** e **yV**, indexadas por **(contldx,10)**, o valor das coordenadas dos vizinhos. Estas variáveis estão indexadas de 1 a 10 pois o este é o número máximo de vizinhos encontrados por pólipos. Todos os valores de coordenadas são multiplicados por **escala**. No caso das coordenadas Y, os valores das coordenadas são subtraídos do valor de **ymax**, que corresponde ao máximo de ordenada do fragmento. Esta transformação é necessária porque a origem do sistema de coordenada no aplicativo Image encontra-se no canto inferior esquerdo da tela, ao passo que esta está localizada no canto superior esquerdo na planilha.

O próximo passo é ligar cada pólipos a cada um de seus vizinhos através de linhas traçadas pelo comando **.Shapes.AddLine**. A sub-rotina então marca a posição de cada pólipos com um círculo (comando **.AddShapes(msoShapes Oval, xP(contldx), yP(contldx))**) e insere número de planilha próximo a cada pólipos (comando **.Shapes.AddTextbox (xP(contldx),yP(contldx). TextFrame.Characters.Text = numVec(contldx))** onde **xP(contldx)** e **yP(contldx)** são as coordenadas centrais dos pólipos e **numVec(contldx)** é a variável que armazena o número de cada pólipos. Um exemplo de diagrama é dado pela Fig. 16. Este diagrama é desenhado na planilha "Diagramas" e é utilizado como referência para entradas ou correções manuais a serem feitas nas rotinas seguintes.

3. Sub-rotina "Não Comparáveis"

Esta sub-rotina elimina pareamentos indevidos de pólipos e corrige-os na tabela "Dados Vizinhos". Embora a sub-rotina "Seleciona Pólipos" funcione com grande precisão no caso de pólipos localizados no centro da colônia, pólipos localizados na borda da colônia, às margens de lesões no tecido colonial provocados por cracas, bivalves e outros organismos perfurantes, destruição por outros fatores (e.g. crescimento algal) ou então às margens de cortes feitos para permitir a abertura do tecidos geralmente são pareados a vizinhos erroneamente designados (Fig. 16).

Isto ocorre porque os dados disponíveis às sub-rotinas informam apenas a posição de cada pólipo, não sendo possível determinar os limites do tecido colonial. Sendo assim, ao procurar os vizinhos em um quadrante de um P_S localizado, às margens de lesões no tecido colonial, a sub-rotina "Seleciona Pólipos" pode encontrar vizinhos que estejam localizados em porções do tecido separadas pela lesão, e que portanto já não guardam entre si as distâncias que existiam no tecido íntegro (Fig. 16). Este pareamento errôneo não pode ser logicamente controlado, devendo ser eliminado manualmente. Os erros são facilmente visualizados quando compara-se os diagramas gerados a partir da matriz de dados na planilha (Fig. 16) com as fotos digitalizadas do tecido colonial.

Uma vez que os diagramas podem ser gerados associando a cada círculo que representa um pólipo o seu número respectivo, em uma tabela auxiliar denominada "Não Comparáveis" são inseridos manualmente os números dos pólipos erroneamente pareados. Na primeira coluna desta tabela estão os números de P_S e nas seguintes, os números de todos os demais pólipos erroneamente pareados com ele. A Tab. 26 exemplifica a entrada de dados, referentes à Fig. 16.

Esta sub-rotina inicialmente solicita o número da linha que contém o intervalo de linha onde se encontram os dados referentes ao fragmento especificado. Em seguida, armazena toda a tabela "Dados Vizinhos" na variável **mainMtx(contLidx, contCidx)** (**contLidx** = 1 → **tamVec**; **contCidx** = 1 → **nv**; **nv** = número de vizinhos). Em **compMtx(50,10)** são

armazenados os números dos pólipos armazenados na tabela de "Não Comparáveis". Esta variável é capaz de armazenar até 50 pólipos P_S sendo 10 vizinhos por cada pólipo.

Os dados em **compMtx** são reorganizados de forma a permitir a eliminação recíproca de todos os pareamentos errôneos da matriz **mainMtx(contLidx,contCidx)**. No exemplo da Tab.4, os pólipos 2 e 3 foram erroneamente designados vizinhos do pólipo 1. Entretanto, na tabela "Dados Vizinhos", entre os vizinhos do pólipo 2 encontraremos o pólipo 1. Da mesma forma, o pólipo 1 terá sido erroneamente designado como vizinho do pólipo 3. Sendo assim, a eliminação dos vizinhos deve ser recíproca, i.e., os pólipos 2 e 3 devem ser eliminados da lista de vizinhos do pólipo 1, e o pólipo 1 deve ser eliminado da lista de vizinhos dos pólipos 2 e 3. Os dados são reorganizados inicialmente em uma variável vetorial que contém todos os pólipos listados na "Tabela de Não Comparáveis", em ordem crescente (**compVec(contLidx1)**; **contLidx1 = 1 → np**; onde **np** é o número total de pólipos encontrados na tabela). Em duas outras variáveis vetoriais, **compLin(contLidx1)** e **compCol(contLidx1)** são armazenadas, na mesma ordem, a coluna e a linha das células onde cada número foi armazenado na "Tabela de Não Comparáveis". A sub-rotina então seleciona o número do primeiro pólipo em **compVec** e lê a linha e coluna da célula que originalmente continha seu valor na "Tabela de Não Comparáveis". Caso o pólipo esteja na primeira coluna, isto significa que todos os outros valores que estiverem na mesma linha na tabela original são vizinhos erroneamente designados. Se o valor correspondente da coluna for diferente de 1, então apenas o primeiro valor é um vizinho erroneamente designado.

Voltando ao exemplo anterior, o pólipo 1 está na primeira linha da tabela "Não Comparáveis". Estando localizado na primeira coluna, isto significa que todos os pólipos que estivessem na linha 1 estariam erroneamente designados. A sub-rotina então armazena o número deste pólipo em **compMtx2(1,1)** (dimensionada como **compMtx2(100,10)**), uma variável bidimensional. Os outros dois vizinhos da primeira linha da tabela estão identificados por 1 na variável **compLin**, indicando que estão na mesma linha que o pólipo 1. Como **compVec** está indexada na mesma ordem que **compLin**, a sub-rotina usa o índice **contLidx1** para encontrar os números dos pólipos em **compVec** (i.e. 2 e 3) e armazena-os, respectivamente, em **compMtx2(1,2)** e **compMtx2(1,3)**. O programa agora passa para o pólipo

2. Verificando que o número da coluna de sua célula na tabela fonte é diferente de 1, ele encontra apenas o primeiro valor da linha em que este pólipó se encontrava na tabela fonte, i.e. o pólipó 1. A sub-rotina então armazena estes dois valores, respectivamente, em *compMtx2(2,1)* e *compMtx2(2,2)*. O mesmo procedimento é feito para o pólipó 3. O conteúdo da variável *compMtx2* pode ser representada por:

<i>contLidx2</i>	<i>contCidx2</i>				
	1	2	3	4	5
1	1	2	3	5	4
2	2	1			
3	3	1			

A primeira coluna desta variável contém as referências dos pólipós P_S , e as demais, os vizinhos erroneamente designados. O próximo passo da sub-rotina é eliminar o número e as coordenadas destes vizinhos na variável *mainMtx*, que armazena o conteúdo da tabela "Dados Vizinhos". Esta eliminação é feita excluindo-se as informações do vizinho e copiando-se para a sua posição na variável matricial, as informações dos vizinhos que se seguem. Por exemplo, caso dos vizinhos do pólipó 1 o conteúdo da matriz original seria:

<i>contLidx2</i>	<i>contCidx2</i>									
	1	3	6	9	12	15	18	21	24	
1	1	2	3	4	5	8	13	14	15	

Após a eliminação, este conteúdo seria alterado para:

<i>contLidx2</i>	<i>contCidx2</i>									
	1	3	6	9	12	15	18	21	24	
1	1					8	13	14	15	

E após a sub-rotina copiar os valores dos vizinhos seguintes:

<i>contLidx2</i>	<i>contCidx2</i>									
	1	3	6	9	12	15	18	21	24	
1	1	8	13	14	15	8	13	14	15	

A posição 2 da matriz armazena o número de vizinhos de cada pólipo. As posições 4 e 5, 7 e 8, etc. armazenam as coordenadas e não foram representadas nas tabelas acima. Cada vizinho eliminado corresponde, portanto, à eliminação de três valores da variável (o número do vizinho e suas coordenadas). A cada vizinho eliminado, a sub-rotina subtrai 1 do número de vizinhos por pólipo, armazenado na posição 2. O novo número de posições válidas desta matriz é armazenado em *mainCol(contLidx2)* (*contLidx2* = 1 → *tamVec*). No caso do exemplo, o número de colunas caiu de 24 para 12, com a eliminação dos vizinhos 2, 3, 4 e 5.

Tendo corrigido os pareamentos, a sub-rotina agora substitui a tabela "Dados Vizinhos" na planilha pelo conteúdo de *mainMtx*. Apesar dos valores das últimas entradas nas linhas da variável em que houve eliminação de vizinhos estarem repetidos, a sub-rotina utiliza os valores de *mainCol(contLidx2)* como referência para eviatar o armazenamento de valores repetidos. No caso do exemplo, para o pólipo 1, este número seria 14, indicando que os dados até a posição 14 da linha 1 da variável deveriam ser armazenados na planilha "Pólipos". Os valores de *mainMtx* são armazenados nas mesmas posições da tabela "Dados Vizinhos" nesta planilha, após o conteúdo desta ter sido inteiramente apagado pelo comando *Selection.ClearContents*.

4. Sub-rotina "Bordas & Reordenação"

A ordenação dos pólipos no sentido horário nem sempre garante que o agrupamento dos pólipos em triângulos pode ser corretamente inferido a partir da listagem de vizinhos na planilha. No exemplo da Fig. 15, tanto para P_{S1} quanto para P_{S2} , a formação dos polígonos pode ser corretamente inferida pela ordenação no sentido horário. Entretanto, para P_{S2} , que é um pólipo de borda, não há formação de triângulo válido pelos vizinhos V_4 e V_1 . Seguindo-se, a orientação no sentido horário para o pólipo P_{S3} , vemos que não existe $\Delta P_{S3}V_5V_6$, uma vez que existe uma reentrância no tecido colonial entre estes dois pólipos. Na verdade, a sub-rotina "Seleciona Pólipos" designou V_5 como vizinho de V_6 , mas este pareamento errôneo foi eliminado manualmente após a comparação do diagrama com a imagem do tecido colonial (Fig. 15). Sendo assim, a ordenação correta dos vizinhos de P_{S3} na tabela é $V_6, V_1, V_2, V_3, V_4, V_5$,

sem pareamento entre o primeiro e o último vizinhos (V_5 e V_6), e não $V_1, V_2, V_3, V_4, V_5, V_6$, como na tabela "Dados Pólipos". Entretanto, a necessidade de reordenação existe apenas para pólipos de "Borda", logo, é necessário inicialmente determinar quais são estes pólipos antes de proceder a reordenação. A sub-rotina "Bordas & Reordenação" executa ambas estas funções.

A sub-rotina se inicia como as demais e armazena os dados da planilha referentes ao fragmento indicado na variável $vizMtx(contLidx, 40)$ ($contLidx = 1 \rightarrow tamVec$). Estes dados incluem o número de cada pólipo, suas coordenadas, assim como todos os números e coordenadas de seus vizinhos. Assim como no caso da sub-rotina "Não Comparáveis", é necessário utilizar o diagrama como referência para entradas manuais. Sendo assim, a sub-rotina requisita também a escala em que o diagrama foi desenhado em "Diagrama". Isto é necessário porque ela indica com setas pólipos cuja posição requer determinação pelo usuário.

Em seguida, de maneira análoga à sub-rotina "Seleciona Pólipos", classifica os vizinhos em relação ao quadrante em que se encontram relativamente a P_S e calcula o seno do ângulo formado pelo segmento imaginário $P_S V_x$ e o eixo das ordenadas determinado por P_S . A sub-rotina gera um ângulo de correção em radianos, para o quadrante do vizinho, através da fórmula:

$$angCorr = (numQuad - 1) / 2 * \pi$$

onde $numQuad$ ($numQuad = 1 \rightarrow 4$) corresponde ao número do quadrante. Para o primeiro quadrante, o ângulo de correção é 0 radianos, para o segundo, $\pi / 2$ radianos (90°), para o terceiro π radianos (180°) e para o quarto quadrante, $3\pi / 2$ radianos (270°). O valor de cada quadrante é armazenado em $angVec(contCidx2)$, onde $contCidx2 = 1 \rightarrow nv$. A cada novo ângulo, valor do contador $contCidx2$ é acrescido de 2. Um exemplo das entradas nesta variável matricial é, para o esquema da Fig. 6:

<i>contCidx2</i>						
1	2	3	4	5	6	7
V_3		V_7		V_{14}		V_{19}

As posições vazias desta variável serão preenchidas mais tarde com o valor do ângulo formado pelos vizinhos adjacentes (e.g. entre V_3 e V_7 , V_7 e V_{14} , etc.). A sub-rotina em seguida calcula o valor do ângulo interno formado pelo seguimento imaginário que liga P_S a um dado vizinho e o eixo das ordenadas definido por P_S (Fig. 6). O valor deste ângulo é calculado pelas funções arco-seno e arco-coseno a partir dos valores do seno do ângulo interno calculado para um dado vizinho. Para os quadrante 1 e 3, o ângulo é calculado através da função arco-seno, de acordo com a fórmula

$$angTri = angCorr + Atn\left(\frac{\text{sen}}{\sqrt{-\text{sen} \cdot \text{sen} + 1}}\right)$$

onde **angCorr** é o ângulo de correção calculado para o quadrante em que se encontra o vizinho, **sen** é o seno do ângulo interno definido por este vizinho, em relação ao eixo Y (Fig. 20), e **Atn** é a função arco-tangente do MS Visual Basic. No caso dos quadrantes 2 e 4, entretanto, o ângulo de interesse é delimitado pelo pólo e pelo eixo das abcissas, acrescido do ângulo de correção (90° ou $\pi/2$ radianos para o quadrante 2 e 270° ou $3\pi/2$ radianos para o quadrante 4). Sendo assim, o ângulo deve ser calculado como o complementar do ângulo interno, cujo coseno corresponde ao seno daquele ângulo (Fig. 6). Logo, a função utilizada deve ser arco-coseno, dada pela fórmula:

$$angTri = angCorr + Atn\left(\frac{\text{sen}}{\sqrt{-\text{sen} \cdot \text{sen} + 1}}\right) + 2 \cdot Atn(1)$$

Por exemplo, no caso do ângulo delimitado pelo vizinho V_3 (Fig. 6) o ângulo de interesse é o que ele forma com o eixo das ordenadas (ângulo interno). O seno deste ângulo é **dx/dist**, onde **dx** é a diferença entre o valor da abscissa de V_3 e de P_S , representado pela linha tracejada vermelha e **dist** é a distância do vizinho a P_S , representada pela linha tracejada verde. Para este caso, basta calcular o arco-seno de **sen** para obter o valor do ângulo. Entretanto, no caso do vizinho V_7 , o ângulo de interesse é aquele formado por este vizinho e o eixo X. O seno

calculado refere-se ao ângulo que ele faz com o eixo das ordenadas (arco contínuo azul) mas este é equivalente ao cosseno do seu complementar (arco pontilhado vermelho), uma vez que dx determina o comprimento do cateto oposto para o ângulo interno (linha tracejada azul) e é equivalente ao cateto adjacente do ângulo complementar (linha tracejada azul espessa sobre o eixo Y). Sendo assim para determinar o valor deste ângulo deve-se calcular o arco-cosseno de sen .

No exemplo, caso o valor do complementar ao ângulo interno formado pelo segmento $P_S V_7$ seja 45° , então o valor de seu complementar é também 45° ($90^\circ - 45^\circ$) e, por conseguinte, o valor do ângulo entre $P_S V_7$ e a origem é 135° ($45^\circ + 90^\circ$), uma vez que o ângulo de correção para o quadrante 2 é 90° .

No caso de $sen = 1$ ($angTri = \pi/2$ radianos ou 90°), o valor de $angTri$ não pode ser calculado, uma vez que o denominador do termo entre parênteses é 0. Uma condição do tipo *If...Then* evita este tipo de erro. Caso o quadrante do vizinho seja 1 ou 3 e $sen = 0$, o valor atribuído pela sub-rotina a $angTri$ é de $\pi/2$ radianos mais o valor de $angCorr$ apropriado. Caso o vizinho esteja localizado nos quadrantes 2 ou 4, o valor é de 0 radianos, mais o valor de $angCorr$ apropriado. Por exemplo, no caso do pólipo V_4 , (Fig 20) $sen = 1$ porque $dx = dist$ (linha tracejada azul espessa), portanto, como este pólipo está localizado no 1° quadrante ($dy = 0$), o valor do ângulo é:

$$angTri = angCorr + \pi/2 = 0 + \pi/2 = \pi/2 = 90^\circ$$

O ângulo entre dois pólipos adjacentes é dado pela fórmula

$$angVec(contCidx2+1) = angTri - angAcum$$

onde $contCidx2 = 1 \rightarrow nv$ e $angAcum$ corresponde à soma dos ângulos acumulados. Por exemplo, no caso do vizinho V_7 , o ângulo delimitado por este pólipo e pelo eixo Y é de 135° ($3\pi/4$ rad). No caso do vizinho V_3 , o ângulo é 30° ($\pi/6$ rad; linha tracejada verde). Como o ângulo

$OYP_S V_3$ foi o único ângulo calculado antes de $OYP_S V_7$, então $angAcum = 30^\circ$ ($\pi/6$ rad). Portanto,

$$angVec(contCidx2+1) = 135^\circ - 30^\circ = 105^\circ \text{ ou } (7\pi/12 \text{ rad})$$

correspondendo, portanto, ao ângulo entre os dois vizinhos $V_3 P_S V_7$ adjacentes. O resultado desta equação é representado graficamente na Fig. 21 pela linha contínua azul.

Como o contador no caso está acrescido de 1, a entrada na variável matricial fica

<i>contCidx2</i>						
1	2	3	4	5	6	7
1	0,5236	2	1,8325	3		4

ou seja $angVec(1) = 1$ (número do quadrante do vizinho V_3), $angVec(2) = 0,5236$ (ângulo formado pelo vizinho V_3 e o eixo das ordenadas em radianos), $angVec(3) = 2$ (número do quadrante de V_7) e $angVec(4) = 1,8325$ (ângulo $V_3 P_S V_7$).

A sub-rotina calcula sucessivamente os ângulos entre os vizinhos adjacentes de um mesmo pólipó, armazena os valores destes ângulos e dos quadrantes dos vizinhos em $angVec$. O último ângulo a ser calculado, entretanto, corresponde ao ângulo interno formado pelo último vizinho e o eixo Y e o ângulo interno formado pelo primeiro vizinho e por este eixo. Na Fig. 21, estes ângulos estão representados, respectivamente pelas linhas contínuas preta e verde. O valor do último ângulo é dado por

$$angVec(contCidx2+1) = 2\pi - angTri - angVec(2)$$

onde $angTri$ é o ângulo em relação à origem calculado para o último pólipó e $angVec(2)$ é o ângulo interno calculado para o primeiro pólipó. O ângulo interno para o último pólipó é dado por 2π (360°) – $angTri$. $angTri$ está representado na Fig. 21 pela linha pontilhada marrom e a solução gráfica deste termo corresponde à linha contínua preta. O ângulo interno formado pelo

primeiro vizinho corresponde à linha contínua verde. A soma destes dois ângulos internos é, portanto o ângulo $V_{19}P_S V_3$.

Tendo calculado todos os ângulos, a sub-rotina passa agora a determinar, quais são os pólipos de “Borda” e os “Internos”. A premissa básica é a de que pólipos de “Borda” têm, forçosamente, vizinhos que também estão na borda, portanto separados por ângulos cujos valores devem estar próximos a 180° (π rad). Pólipos “Internos”, por outro lado, nem sempre têm vizinhos na borda da colônia e, estando cercado de vizinhos por todos os lados, o mais provável é que o ângulo entre dois pólipos quaisquer estejam mais próximos de 90° do que de 180° .

A Fig. 15 ilustra estas situações. Os pólipos V_1 e V_4 são vizinhos de borda de P_{S2} , e estão dispostos em angulação superior a 180° . No caso do pólipo P_{S1} , que é um pólipo interno, entretanto, os ângulos formados entre os pólipos são todos menores que 90° . Este critério é um tanto empírico, mas funciona bem para a grande maioria dos pólipos. Os erros de designação serão posteriormente corrigidos manualmente, como veremos mais à frente.

A sub-rotina designa automaticamente pólipos cujo ângulo entre quaisquer dois vizinhos adjacentes seja maior que 150° ($5\pi/6$ rad) como “Borda”, e pólipos cujo ângulo entre vizinhos não exceda 120° ($2\pi/3$ rad), como “Internos”. Estes valores foram arbitrariamente determinados como os mais adequados após testes empíricos com diferentes ângulos.

Para pólipos cujos valores sejam intermediários entre $5\pi/6$ e $2\pi/3$ radianos, a sub-rotina solicita a entrada manual de sua posição. A decisão do usuário é feita consultando-se o diagrama gerado pela sub-rotina “Diagrama Pólipos” e traçado na planilha “Diagramas”. A sub-rotina “Bordas & Reordenação” indica o pólipo através de uma seta que aponta em direção ao pólipo, gerada pelo comando `.Shapes.AddShape. (msoShapeRightArrow. (escDraw*x, escDraw*(ymax-y))`, onde os valores x e y são as coordenadas internos do pólipo armazenadas em `vizMtx(contLidx,40)`, onde (`contLidx = 1 → tamVec`), `escDraw` é a escala do diagrama, e `ymax` é o valor da ordenada máxima encontrada pelo fragmento. Através do comando `Worksheets("Diagramas").Select`, são exibidas na tela do computador, simultaneamente, a caixa de diálogo e a planilha contendo o diagrama, cujo pólipo em questão

é apontado pela seta. A posição do pólipo, designada automática ou manualmente é armazenada na variável *tipoViz(contLidx)* (*contLidx* =1 → *tamVec*).

A seguir, a sub-rotina reordena os vizinhos, quando necessário. A reordenação, descrita no início desta seção, somente é necessária para pólipos de "Borda". A necessidade de reordenação é indicada quando o maior ângulo entre vizinhos de um pólipo de "Borda" encontra-se entre vizinhos situados em quadrantes distintos e, seguindo-se o sentido horário, o quadrante do primeiro vizinho é de número menor que o do segundo vizinho. Por exemplo, na Fig. 15, no caso de P_{S2} , o maior ângulo entre vizinhos é $V_4P_{S2}V_1$ (linha tracejada de vermelho). O vizinho V_4 está situado no quadrante 4, e V_1 no quadrante 1. Sendo assim, seguindo-se o sentido horário, o primeiro vizinho (V_4) está localizado em um quadrante cujo número é maior que o do segundo vizinho (V_1). Neste caso, a saída de dados da sub-rotina "Seleciona Pólipos", ordenada em sentido horário, indica corretamente a sequência de triângulos i.e:

$$\Delta P_{S2}V_1V_2, \Delta P_{S2}V_2V_3, \Delta P_{S2}V_3V_4.$$

No caso do pólipo P_{S3} , entretanto, a saída ordenando os vizinhos no sentido horário da sub-rotina "Seleciona Pólipos" é insatisfatória para determinar a posição correta dos triângulos, uma vez que o triângulo $\Delta P_S V_5 V_6$ não existe. Sendo assim, a saída deveria estar ordenada no sentido horário, mas iniciando-se em V_6 e não em V_1 , uma vez que a ordem correta dos triângulos é (Fig. 1):

$$\Delta P_{S3} V_6 V_1, \Delta P_{S3} V_1 V_2, \Delta P_{S3} V_2 V_3, \Delta P_{S3} V_3 V_4, \Delta P_{S3} V_4 V_5$$

No caso do pólipo P_{S3} , o maior ângulo separa vizinhos de quadrantes distintos, sendo que, seguindo-se o sentido horário, o primeiro pólipo (V_5) está no quadrante 3, e o segundo (V_6), no quadrante 4. Tal situação indica à sub-rotina que a reordenação é necessária.

O número dos quadrantes dos vizinhos que formam o maior ângulo são armazenados nas variáveis *transQuad1* = *angVec(contCidx2 -2)* e *transQuad2* = *angVec(contCidx2)* ,

onde ($\text{contCidx2} = 2 \rightarrow 2na$, passo³ 2), onde na é o número de ângulos encontrados para cada P_s .

Caso *transQuad1* seja menor que *transQuad2*, ou seja, o número do quadrante do primeiro vizinho, seguindo o sentido horário, seja menor que o do segundo vizinho, então a sub-rotina reorganiza os vizinhos do P_s correspondente. A reorganização é feita apenas na entrada da variável matricial *vizMtx(contLidx,40)*, onde ($\text{contLidx} = 1 \rightarrow \text{tamVec}$) correspondente ao P_s . Os valores desta entrada são copiados em ordem diferente para uma outra variável matricial, *transMtx(contLidx,30)*. Inicialmente, a sub-rotina copia os números e as coordenadas do segundo pólo do maior ângulo, em seguida as entradas referentes aos valores depois dele e por fim, as entradas do primeiro vizinho até o primeiro vizinho do maior ângulo.

No exemplo do pólo P_{S3} , (Fig. 15) a entrada original de *vizMtx(tamVec, 40)* seria (só estão representados os números dos pólos; $\text{contLidx} = 1 \rightarrow \text{tamVec}$; $\text{contCidx4} = 1 \rightarrow 3(nv + 1)$; onde nv é o número de vizinhos. Este valor encontra-se multiplicado por três, porque a cada vizinho correspondem três entradas, respectivamente, seu número de planilha e as coordenadas X e Y. Aos dados de cada vizinho somam-se o número e as coordenadas de P_s , o que adiciona mais três posições à variável):

<i>contLidx</i>	<i>contCidx4</i>						
	1	4	7	10	13	16	19
P_{S3}	V_1	V_2	V_3	V_4	V_5	V_6	

Para a variável matricial *transMtx(tamVec, 40)* a primeira entrada fica ($\text{contCidx5} = ni \rightarrow 3(nv+1)$; onde ni corresponde à posição do pólo V_6 na variável):

<i>contLidx1</i>	<i>contCidx5</i>						
	1	4	7	10	13	16	19
P_{S3}	V_6						

³ “passo 2 ” indica que o contador da variável vai ser contado de dois em dois (e.g 1,3,5,...).

Como não há outros vizinhos além de V_6 , as próximas entradas iniciam se em V_1 , o primeiro vizinho listado em **vizMtx** e terminam em V_5 , o primeiro vizinho do maior ângulo (**contCidx6** = 1 \rightarrow $ni - 1$):

<i>contLidx1</i>	<i>contCidx6</i>						
	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>7</i>	<i>10</i>	<i>13</i>	<i>16</i>	<i>19</i>
P_{S3}	V_6	V_1	V_2	V_3	V_4	V_5	

A etapa final da sub-rotina é substituir na tabela "Dados Vizinhos" as linhas de vizinhos reorganizados (armazenados em **transMtx**) nas posições adequadas e listar em uma coluna da tabela "Dados Pólipos" as posições dos pólipos armazenados em **tipoViz** (Tab. 23).

As regras empíricas utilizadas nesta sub-rotina funcionam para a maioria dos casos, mas exceções acontecem na designação de pólipos como "Borda" ou "Interno". Este erros são apontados pela sub-rotina seguinte.

5. Sub-rotina "Redundância & Erros"

Tendo gerado e corrigido parcialmente a configuração de pólipos, é necessário agora isolar cada triângulo, i.e. cada grupo de três pólipos vizinhos. As áreas destes triângulos serão utilizadas para análises estatísticas. Na tabela "Dados Pólipos", entretanto, esta informação é redundante. No exemplo da Fig. 1, V_1 e V_2 , são vizinhos de P_{S1} , logo, P_{S1} e V_2 são vizinhos de V_1 , e P_{S1} e V_1 são vizinhos de V_2 . O triângulo $\Delta P_{S1}V_1V_2$, formado pelo primeiro grupo, equivale aos triângulos $\Delta V_1P_{S1}V_2$ e $\Delta V_2P_{S1}V_1$.

Além disso, o número de triângulos ligados a um pólipo varia não só com o número de seus vizinhos, mas também com sua posição no fragmento. Assim no caso de um pólipo "Interno", seguindo o sentido horário, o último triângulo é delimitado pelo último e pelo primeiro de seus vizinhos (Fig 15). Logo, para pólipos "Internos", o número de triângulos é igual ao número de vizinhos ($nt = nv$) (Fig 15). Entretanto, para pólipos de borda, o último vizinho não forma triângulo com o primeiro, e o número de triângulos ligados a ele é equivalente ao número de vizinhos menos 1 ($nt = nv - 1$) (Fig. 15).

O processo de seleção dos triângulos tem a propriedade de ser muito sensível a quaisquer erros de arranjo de vizinhos no fragmento. Estes erros podem advir de falhas da sub-rotina "Seleciona Pólipos" na seleção dos vizinhos, na eliminação incompleta de pareamentos errôneos ou da designação incorreta da posição de pólipos como "Interno" ou "Borda".

Por exemplo, no caso de P_{S3} na Fig. 15, sua designação como pólipo internos pela sub-rotina "Bordas & Reordenação" levaria a sub-rotina "Redundância & Erros" a considerar válido o triângulo $\Delta P_{S1}V_6V_5$, uma vez que, em pólipos "Internos", um triângulo é formado pelo primeiro e pelo último vizinhos. Entretanto, uma vez que V_5 foi eliminado da lista de vizinhos de V_6 e vice-versa, pela sub-rotina "Não Comparáveis" (vide legenda da Fig. 15), "Redundância & Erros" não iria encontrar, na tabela "Dados Vizinhos", os triângulos equivalentes, i.e $\Delta V_6P_{S1}V_5$, $\Delta V_5P_{S1}V_6$. Ao identificar este erro, esta sub-rotina o inclui em uma tabela auxiliar, na planilha "Pólipos", e o usuário pode verificar sua causa. Esta sub-rotina tem então a dupla função de indicar erros que tenham passado pelas outras sub-rotinas e reconstruir a tabela "Dados Pólipos" para cada fragmento, agrupando em triângulos os pólipos, sem que haja redundância.

A sub-rotina se inicia como as demais e armazena os dados da tabela "Dados Pólipos", referentes ao fragmento selecionado, na variável **vizMtx(contLidx, 40)**, onde (**contLidx** = 1 → **tamVec**). Estes dados incluem o número de P_S , suas coordenadas, assim como todos os números e coordenadas de seus vizinhos. A sub-rotina armazena também a posição de cada pólipo, designada pela sub-rotina "Bordas & Reordenação". Assim como em "Bordas & Reordenação", a sub-rotina também solicita a entrada da escala do diagrama, pois indica, no diagrama, através de setas posicionadas junto ao centro dos pólipos, em quais ocorreram erros de triangulação.

Em seguida a sub-rotina gera uma variável matricial onde são armazenados os dados da matriz original rearranjados três a três, de modo a formar os triângulos apropriados. No caso do exemplo da Fig 15, a entrada em **vizMtx(contLidx, 40)**, para os pólipos P_{S1} e P_{S2} , supondo que eles viessem em seqüência na matriz original de dados, seria (**contLidx** = 1 → **tamVec**; **contCidx** = 1 → $3nv$):

		Variável <i>vizMtx</i>					
<i>contLidx</i>	<i>contCidx</i>						
	1	4	7	10	13	17	21
1	P_{S1}	V_1	V_2	V_3	V_4	V_5	V_6
2	P_{S2}	V_1	V_2	V_3	V_4		

O rearranjo desta variável matricial em triângulos gera, na variável *triMtx(acumNum, 13)*, onde *acumNum*, corresponde ao número total de elementos da matriz original, calculado durante sua leitura e armazenamento em *vizMtx*: (*contTrdx* = 1 → *acumNum*), onde (*contCidx2* = 1 → 13)

		Variável <i>vizMtx</i>			
<i>contTrdx</i>	<i>contCidx2</i>				
	1	4	7	13	
1	P_{S1}	V_1	V_2	7	
2	P_{S1}	V_2	V_3	7	
3	P_{S1}	V_3	V_4	7	
4	P_{S1}	V_4	V_5	7	
5	P_{S1}	V_5	V_6	7	
6	P_{S1}	V_6	V_1	7	
7	P_{S2}	V_1	V_2	10	
8	P_{S2}	V_2	V_3	10	
9	P_{S2}	V_3	V_4	10	

Outras entradas da linha são o tipo, posição e número de vizinhos de P_S , armazenados respectivamente nas posições 10,11 e 12 da variável. Na posição 13, são armazenados o valor acumulado de vizinhos até o P_S corrente. No exemplo, as entradas na posição *contCidx2* = 13 referentes a P_{S1} cotém o número 7. Como veremos adiante, este valor serve de referência para a sub-rotina procurar triângulos referentes a vizinhos de outros P_S na matriz de dados. No exemplo, a busca se iniciaria na linha 7, onde se iniciam os triângulos referentes a P_{S2} .

Cabe ressaltar que, no caso de P_{S1} , por ser um pólipo interno, a última entrada corresponde ao triângulo formado pelo primeiro e último pólipo. No caso do de P_{S2} , isto não ocorre uma vez que é um pólipo de borda. A decisão de parear ou não o último com o primeiro vizinho é condicionada à leitura da posição do pólipo armazenada na variável *vizMtx*, daí a importância de se determinar previamente a posição de cada pólipo através da sub-rotina “Bordas & Reordenação”.

Tendo gerado a matriz de triângulos, o próximo passo da sub-rotina é eliminar redundâncias. No caso do exemplo, a sub-rotina seleciona inicialmente o conjunto $P_{S1}V_1V_2$. Para facilitar o entendimento do processo, atribuiremos números de planilha a P_{S1} , V_1 e V_2 , respectivamente 1, 2 e 3. Vamos supor o conteúdo hipotético da variável *triMtx*, representado na tabela abaixo:

Variável <i>triMtx</i>				
<i>contTrdx1</i>	<i>contCidx2</i>			
	1	4	7	13
1	1	2	3	5
2	1	3	4	5
3	1	4	5	5
4	1	5	6	5
5	2	1	3	8
6	2	3	4	8
7	2	4	5	8
8	3	2	1	11
9	3	4	1	11
10	3	4	2	11

Os números em negrito correspondem a três triângulos equivalentes, respectivamente 123, 213, 321. Na posição 13 está o número que indica o início da entrada dos dados referentes ao próximo P_S . A sub-rotina armazena os valores de *triMtx*(1,1), *triMtx*(1,4) e

$triMtx(1,7)$, em uma outra variável, ($trlddx$) respectivamente em $trlddx(1,1)$, $trlddx(1,2)$ e $trlddx(1,3)$. Em seguida, procura na posição 1 das demais linhas da variável $triMtx$ o valor de $trlddx(1,2)$, iniciando a partir da entrada indicada na posição 13. No exemplo, o valor procurado seria 2, iniciando-se na linha 5 da tabela. Neste exemplo específico, o primeiro valor encontrado é o desejado. O valor da linha é armazenado em $contTrdx3$. A sub-rotina então armazena os números dos pólipos desta linha, respectivamente, 2, 1, e 3 em $triMtx(2,1)$, $triMtx(2,2)$ e $triMtx(2,3)$. Em seguida, compara sucessivamente os valores de $triMtx(1,1)$ e $triMtx(1,3)$ com $triMtx(2,2)$ e $triMtx(2,3)$.

No exemplo a sub-rotina encontra na primeira comparação as duas equivalências procuradas. Caso não encontrasse equivalência entre os valores, a sub-rotina armazenaria em $trlddx(2,1)$, $trlddx(2,2)$ e $trlddx(2,3)$ os valores da linha seguinte, referentes ao próximo P_s , ou no exemplo, os valores 2, 3, 4 (linha 6). A sub-rotina usa como referência para o próximo P_s o valor na posição 13 de $triMtx$ para determinar até onde as comparações podem ser efetuadas (no caso do exemplo, até a linha 7). O próximo passo é procurar o valor de $trlddx(1,3)$ (no caso do exemplo, o pólipos 3) na variável $triMtx$, armazenar os respectivos números de pólipos em $trlddx(3,1)$, $trlddx(3,2)$ e $trlddx(3,3)$ e efetuar as comparações.

Tendo encontrado todas as equivalências procuradas, a sub-rotina armazena apenas os valores da primeira entrada de $trlddx$, ou seja, os números dos pólipos que formam o primeiro dos três triângulos equivalentes em $printMtx(contTrdx,11)$ ($contTrdx = 1 \rightarrow nt$; onde nt é o número de entradas da variável $triMtx$). Esta variável armazena a saída da sub-rotina, a qual só será armazenada na tabela "Dados Triângulos" (Tab. 25) somente caso não sejam encontrados erros de arranjo dos pólipos em triângulos. A sub-rotina armazena o número das entradas da matriz $triMtx$, nas quais as equivalências foram encontradas, em $trdElim(contTrdx)$. No exemplo, $trdElim(1) = 5$ e $trdElim(2) = 8$. Este vetor é comparado aos valores de $contTrdx1$, de forma a impedir comparações repetidas entre triângulos não selecionados. No exemplo, uma vez que o triângulo da linha 5 (231) já foi descartado por ser equivalente ao triângulo 123, então a sub-rotina passa para o próximo triângulo (no exemplo, na linha 6 da tabela, o triângulo 234).

Um outro exemplo hipotético exemplifica uma situação em que as comparações não são satisfeitas:

<i>contTrdx1</i>	Variável <i>triMtx</i>			
	<i>contCidx2</i>			
	1	4	7	13
1	4	5	6	5
2	4	7	8	5
3	4	8	9	5
4	4	9	10	5
5	5	4	7	8
6	5	7	6	8
7	5	8	9	8
8	6	5	4	11
9	6	7	5	11
10	6	9	10	11

Neste exemplo, existem os triângulos 456 e 654, mas não existe o triângulo 546. A sub-rotina neste caso, procede como o descrito anteriormente, mas, ao final das comparações, uma vez que os três triângulos não foram encontrados, não insere no vetor *trdElim(contTrdx)*, o número da entrada 5, onde o triângulo 546 deveria ser encontrado. A sub-rotina eventualmente vai verificar a ausência desta entrada e armazenar seus valores em *trddx(1,1)*, *trddx(1,2)* e *trddx(1,3)*. Entretanto, a variável *triMtx* está ordenada em ordem crescente de valores da posição 1, de forma que, ao procurar na posição 1 desta variável o valor equivalente a *trddx(1,2)* (4), a sub sub-rotina chega ao final da variável sem encontrá-lo. Desta forma, é possível determinar que houve erro no pareamento de pólipos. A sub-rotina copia então os valores de *trddx(1,1)*, *trddx(1,2)* e *trddx(1,3)* respectivamente para *elimMtx(elimdx,1)*, *elimMtx(elimdx,2)* e *elimMtx(elimdx,3)*, onde (*elimdx* = 1 → *tamVec*). Esta variável corresponde à saída de erros da sub-rotina. (Tab. 28)

Caso não seja encontrado nenhum erro, ou seja, a variável *elimMtx* não tenha nenhuma entrada, o conteúdo de *printMtx(contTrdx,11)* é copiado para células da planilha "Triângulos", gerando a tabela "Dados Triângulos" (Tab. 27). Caso contrário, nas células de uma terceira tabela auxiliar, denominada "Erros de Triangulação", é armazenada a lista de associações

errôneas de vizinhos encontrada pela sub-rotina (Tab.28). Em seguida, o P_S de cada uma destas associações é indicado no diagrama através de uma seta gerada pelo comando `.Shapes.AddShapes(msoShapeRightArrow, x,y)`, onde x e y correspondem às coordenadas centrais de P_S armazenadas em *triMtx*.

Baseado no diagrama e na tabela de erros gerada por esta sub-rotina, o usuário corrige os dados, manualmente ou com o auxílio de sub-rotinas adicionais (descritas abaixo). Após as correções, a sub-rotina é executada novamente a fim de determinar a presença de outros erros na designação dos vizinhos. Somente após a correção de todos os dados é que a sub-rotina armazena a saída de dados na planilha "Triângulos", gerando a tabela "Dados Triângulos" (Tab. 27).

6. Sub-rotinas adicionais

Duas sub-rotinas adicionais são utilizadas na correção dos dados. A primeira denomina-se "Reordenação Secundária" e a segunda "Ausência de Ligações". A primeira sub-rotina reordena pólipos cujos erros de pareamento tenham sido causados por designação errônea de posição pela sub-rotina "Bordas & reordenação". Esta designação é sempre de um pólipo de "Borda" como pólipo "Interno". Como já mencionado anteriormente, sendo nv o número de vizinhos de um pólipo, estes vizinhos formam nv triângulos para um pólipo "Interno" e $nv-1$ triângulos para um pólipo de "Borda". Como nos pólipos de "Borda" nem sempre a ordenação dos vizinhos em sentido horário expressa corretamente o arranjo dos vizinhos em triângulos (Fig. 1), caso isto aconteça para um pólipo "Interno", cuja designação de posição foi corrigida para "Borda", torna-se necessário reordenar seus vizinhos de maneira análoga ao que é feito em "Bordas & Reordenação".

Os procedimentos desta sub-rotina são todos análogos aos das sub-rotinas anteriores. Em seu início, a escala do diagrama dos pólipos é solicitada. A sub-rotina então lê os dados na matriz de dados original, lê a tabela de erros gerada pela sub-rotina "Redundância & Erros" (Tab. 27), exibe na tela a planilha contendo o diagrama (comando `Worksheets.Select(nome da planilha)`) indicando com uma seta o primeiro P_S da lista (comando

Shapes.AddShapes(msoShapeRightArrow, x,y)) da mesma forma como é feito na planilha "Redundância & Erros" (Tab. 28), e abre uma caixa de diálogo requerendo a confirmação do pólipo ou não para a reordenação secundária. O usuário decide se é ou não necessária a reordenação baseado nas alterações que fez na tabela original de dados e na posição dos pólipo. Caso a entrada da caixa seja "n", a caixa de diálogo solicita a mesma confirmação para o primeiro vizinho de P_S . Por exemplo, caso o conteúdo da tabela "Erros de Triangulação" seja

Tabela "Erros de Triangulação"			
Num	P_S	Vizinho 1	Vizinho 2
1	P_{S1}	V_{11}	V_{12}
2	P_{S2}	V_{21}	V_{22}

a sub-rotina inicialmente seleciona P_{S1} , caso não haja confirmação, seleciona em seguida V_{11} e por fim V_{12} , se a entrada na caixa de diálogo for novamente "n". Caso a entrada seja "s", a sub-rotina passa para o próximo P_S , no caso do exemplo, para P_{S2} . Os pólipos selecionados são submetidos ao mesmo processo de reordenação descrito para "Bordas & Reordenação".

A segunda sub-rotina adicional chama-se "Ausência de Ligações". Em alguns casos, a eliminação sucessiva de vizinhos pode ocorrer de forma a não formar a figura de um triângulo, mas sim de um quadrilátero. A Fig. 8 mostra um exemplo de uma situação deste tipo. Na Fig. 8a, o quadrilátero em azul é formado devido à ausência de ligação entre os pólipos P_{S1} e P_{S2} , que deveria existir, uma vez que a distância entre eles é menor que a existente entre V_1 e V_5 .

A Fig 8b mostra como eliminações sucessivas levam a esta configuração. Considerando-se P_{S1} como vizinho de P_{S2} , a sub-rotina "Seleciona Pólipos" efetua as comparações entre todos os demais vizinhos. O segmento V_1V_4 (linha vermelha tracejada) apresenta uma interseção do tipo I com o segmento $P_{S1}P_{S2}$ (linha tracejada azul). A sub-rotina então descarta P_{S1} como vizinho de P_{S2} . A configuração dos vizinhos de P_{S2} deveria ser aquela representada em vermelho, ao redor deste pólipo (Fig. 8b). Entretanto, V_5 é um vizinho efetivo de P_{S2} . É fácil visualizar no

diagrama que o menor segmento que apresenta interseção do tipo I com $P_{S2}V_5$ é o segmento V_1V_4 . Entretanto, a distância entre estes dois pólipos é maior do que entre P_{S2} e V_5 , portanto, V_5 não é descartado como vizinho de P_{S2} . A configuração final dos vizinhos de P_{S1} é representada pelos segmentos azuis contínuos ligados a P_{S2} . Assim, o pólipo P_{S1} , erroneamente, não é designado pela subrotina como vizinho de P_{S2} e a ausência da ligação entre eles forma o quadrilátero da Fig. 8a. Como P_{S1} e P_{S2} estão próximos, seus vizinhos são em parte os mesmos e ausência de designação recíproca ocorre quando a sub-rotina considera P_{S2} como vizinho de P_{S1} .

Erros desta natureza são apontados pela sub-rotina "Redundância & Erros" e podem ser facilmente visualizados nos diagramas das colônias. O usuário entra com os números destas ausências de ligações (no caso do exemplo, respectivamente V_1/V_5 e P_{S1}/P_{S2}) em uma tabela auxiliar da planilha "Pólipos" denominada "Ausência de Ligações" (Tab. 29). A sub-rotina "Ausência de Ligações" lê a tabela original dos dados, compara as distâncias entre os pares de pólipos indicados, seleciona a menor distância e insere, na variável matricial que contém os dados, os números dos pólipos correspondentes nas posições adequadas, corrigindo o número de vizinhos de cada pólipo.

No caso do exemplo, a sub-rotina adiciona P_{S1} na lista de vizinhos de P_{S2} . No exemplo, a ordenação de vizinhos para P_{S1} , no sentido horário é V_8, V_9, V_1, V_5, V_6 e V_7 , totalizando 6 vizinhos para este pólipo. Ao ser designado pela sub-rotina como vizinho de P_{S1} , entretanto, P_{S2} deve entrar entre V_1 e V_5 . A sub-rotina ordena corretamente os pólipos no sentido horário utilizando um algoritmo semelhante ao de "Bordas & Reordenação" e acrescenta 1 ao número de vizinhos de P_{S1} , que agora possui 7 vizinhos.

Finalmente a sub-rotina "Diagrama Triângulos" desenha um diagrama idêntico ao produzido por "Diagrama Pólipos", entretanto utilizando como fonte os dados da planilha na qual os dados da planilha original foram reorganizados como triângulos. A comparação visual entre os dois diagramas permite verificar a correspondência entre as duas formas de organização dos dados.

7. Glossário de termos e variáveis computacionais

As variáveis listadas a seguir são, em sua maioria, variáveis matriciais ou vetoriais. Muitas foram utilizadas em mais de uma rotina, mas sempre com funções análogas. O dimensionamento destas variáveis é detalhado na descrição de cada subrotina. O símbolo # indica que o nome de uma variável pode aparecer seguida de um número (e.g. *numViz1*, *numViz2*, etc.). Cada número designa uma variável diferente, ainda que com a mesma função. Entre parênteses está o significado aproximado do nome da variável, que é sempre designado por abreviações de palavras chaves que descrevem sua função.

- Condição *If..Then* : condição do tipo Se..Então. **Se** uma dada condição lógica é satisfeita **Então** a sub-rotina executa uma dada operação.
- “Loop”: indica conjunto de operações sequenciais, correspondentes ao conjunto de instruções *For..Next* ou *While..Wend*. Dado um vetor com 100 entradas, um “loop” com notação 1 → 100 indica que um determinado conjunto de operações será realizado com as 100 entradas deste vetor.
- **acumNum** (número acumulado): número de triângulos de uma determinada amostra, representados na tabela “Dados Vizinhos”.
- **angAcum** (ângulo acumulado): soma de ângulos calculados para vizinhos adjacentes.
- **angCorr** (ângulo de correção): ângulo adicionado ao valor de **angTri** para um dado vizinho de P_S . Funciona como um fator de correção, determinando o ângulo determinado pelo vizinho e pela origem do sistema de coordenadas.
- **angTri** (ângulo do triângulo): valor do ângulo calculado como arco-seno ou arco-coseno do valor de **sen**, acrescido do valor do ângulo de correção, para o quadrante apropriado.
- **angVec** (vetor de ângulos): armazena os quadrantes onde se encontram os vizinhos efetivos de P_S e os ângulos delimitados por estes vizinhos e pela origem do sistema de coordenadas.
- **compCol** (coluna de comparação): armazena a posição original de um elemento na variável matricial **compMtx**.

- **compLin** (linha de comparação): armazena a entrada original de um elemento na variável matricial **compMtx**.
- **compMtx#** (matriz de comparação): armazena os números de pólipos contidos na tabela “Não Comparáveis”.
- **compVec** (vetor de comparação): armazena os dados reordenados da tabela “Não Comparáveis”.
- **contCidx#** (contador indexado de coluna): contador de posições de variáveis matriciais
- **contIdx** (contador indexado): mesma função que **contVec**.
- **contLidx#** (contador indexado de linha): mesma função que **contVec**.
- **contTridx#** (contador indexado de triângulos): mesma função que **contVec**.
- **contVec#** (contador de vetor): contador a ser utilizado em “loops” do tipo For..Next ou While..Wend, a fim de se executar operações com todas as entradas de um vetor de dados qualquer.
- **contViz** (contador de vizinhos): refere-se à posição em que se localizam os dados referentes aos vizinhos de P_S em uma dada variável matricial.
- **dist** (distância): distância euclidiana de um vizinho ao P_S .
- **distViz** (distância do vizinho): o mesmo que **distViz**
- **dx** e **dy**: variáveis que correspondem, respectivamente, à diferença entre as coordenadas x e y de um pólipo e de todos os demais pólipos da colônia.
- Entrada: em uma variável matricial, corresponde ao primeiro índice que indica parcialmente a localização de um elemento nesta matriz. Por exemplo, no caso da variável vizMtx(1,2), o número 1 indica que a localização da entrada desta variável é 1. Por analogia, este elemento estaria na 1ª linha e na 2ª coluna de uma tabela.
- **escala**: corresponde ao valor de escala do diagrama, que multiplica todas as coordenadas dos pólipos de um dado fragmento de tecido.
- **escDraw** (escala de desenho): o mesmo que **escala**.
- **elimIdx** (indexador de eliminação): contador que indexa a variável **elimMtx**.
- **elimMtx** (matriz de eliminação): variável matricial que armazena os números de pólipos que correspondem a erros de triangulação encontrados pela sub-rotina “Redundância e Erros”. Corresponde à saída de erros desta sub-rotina.

- **mainMtx** (matriz principal): variável matricial que armazena todos os dados da tabela “Dados Vizinhos”, referentes a uma determinada amostra.
- **na** (número de ângulos): número de ângulos formados pelo P_s e cada para de vizinhos adjacentes.
- **np** (número de pólipos): número total de pólipos de uma determinada amostra contidos na tabela “Dados Vizinhos”.
- **numQuad** (número do quadrante): corresponde ao número do quadrante em que se encontra um pólipo em relação ao P_s .
- **numVec** (vetor de número de pólipos): armazena os números de planilhas dos pólipos contidos na tabela “Dados Vizinhos”, referentes a uma determinada amostra.
- **numViz#** (contador de número do vizinho): variável com a mesma função que **contViz**.
- **nv** (número de vizinhos): corresponde ao número de vizinhos efetivos de um pólipo.
- **Posição**: em uma variável matricial, corresponde ao segundo índice em diante, que indica parcialmente o endereço de um valor em uma variável. Por exemplo, no caso da variável **vizMtx(1,2)**, o número 2 indica que a posição da entrada desta variável é 2. Por analogia, este elemento estaria na 1ª linha e na 2ª coluna de uma tabela.
- **printMtx** (matriz de impressão): variável matricial que armazena dados dos pólipos reordenados em triângulos, após a eliminação das redundâncias, a serem armazenados na planilha “Dados Triângulos”.
- **sen** (seno): razão entre Δx e a distância euclidiana de um vizinho a P_s .
- **senViz** (seno do vizinho): mesmo que **sen**.
- **tamQuad** (tamanho do quadrante) número de pólipos selecionados em um dado quadrante determinado por P_s .
- **tamVec** (tamanho do vetor): corresponde à diferença entre a linha de término e início de uma coluna de dados armazenada no Excel. Variável usada para dimensionar variáveis matriciais.
- **tipoViz** (tipo de vizinho): posição de um dado vizinho de P_s . Pode ser “Borda” ou “Interno”.
- **totViz** (total de vizinhos): número total de pólipos vizinhos de cada P_s .

- **transQuad#** (quadrante de transição): armazena os valores de quadrantes de vizinhos adjacentes. A comparação entre estes valores indica à sub-rotina “Bordas & Reordenação” a necessidade de se rearranjar os vizinhos de um dado P_S .
- **trdElim** (triângulos eliminados): armazena as entradas da variável **triMtx** que correspondem a três triângulos equivalentes.
- **trldlx** (triângulos indexados): armazena os números de planilhas dos pólipos rearranjados em triângulos, cujos dados estão armazenados na variável **triMtx**.
- **triMtx** (matriz de triângulos): variável matricial que armazena os dados de uma dada amostra da tabela “Dados Vizinhos” reorganizados em triângulos.
- **vizMtx** (matriz de vizinhos): armazena os dados de uma dada amostra de tecido contidas na planilha “Dados Vizinhos”.
- **xP** (x do pólipo) : variável que armazena a posição da coordenada x de um P_S na sub-rotina “Diagrama Pólipos”.
- **xV** (x do vizinho): variável que armazena a posição da coordenada x de um pólipo vizinho de um P_S na sub-rotina “Diagrama Pólipos”.
- **y_{max}** (y máximo): valor máximo de coordenada y observado para os pólipos de uma determinada amostra.
- **yP** (y do pólipo): variável que armazena a posição da coordenada y de um P_S na sub-rotina “Diagrama Pólipos”.
- **yV** (y do vizinho): variável que armazena a posição da coordenada y de um pólipo vizinho de um P_S na sub-rotina “Diagrama Pólipos”.

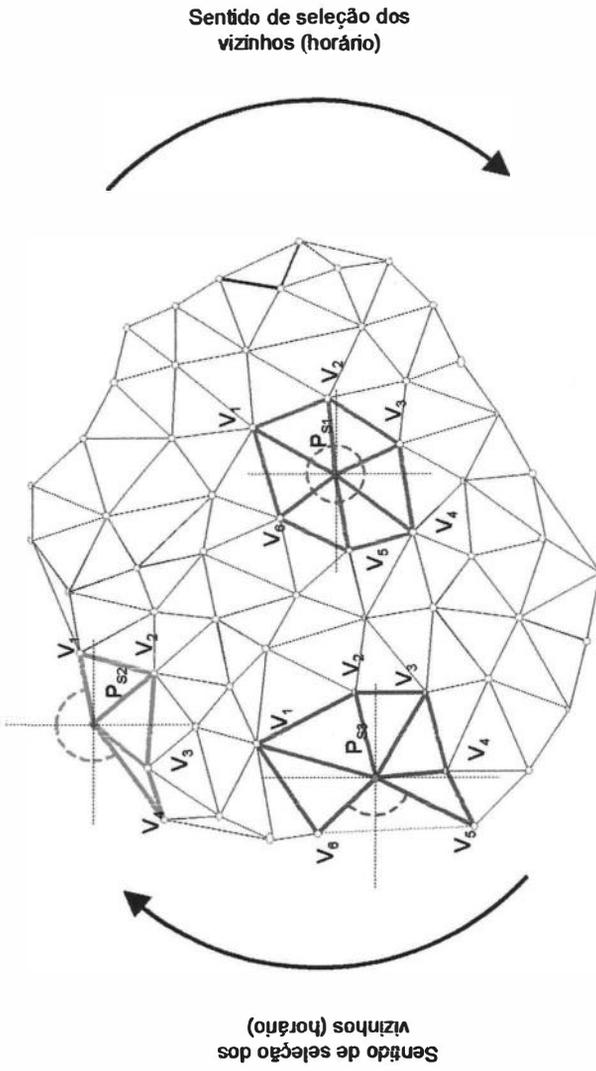


Fig. 15. Representação diagramática das relações de vizinhança entre pólipos para uma colônia Incrustante Pequena (inteira) de *M. cavernosa*. Cada grupo de três pólipos forma um triângulo cuja soma de lados é a menor possível, considerando que não há interseção entre lados de quaisquer triângulos. Dado um pólipo qualquer, seus vizinhos mais próximos determinam a figura de um polígono ao seu redor, cujo número de vértices corresponde ao número de vizinhos. No caso do pólipo central P_{S1} (linhas verdes), as relações podem ser corretamente inferidas pela ordenação dos pólipos em sentido horário (indicado pela seta curva). No caso de P_{S2} (linhas vermelhas), as relações também podem ser inferidas corretamente a partir da ordenação os pólipos no sentido horário. No caso do pólipo P_{S3} (linhas azuis), esta ordenação leva à formação equivocada de triângulos, uma vez que V_5 e V_6 não formam um triângulo válido. A linha tracejada azul indica o pareamento indevido eliminado manualmente com o auxílio da rotina "Não Comparáveis". Os ângulos formados por vizinhos adjacentes no caso de um pólipo de centro como P_{S1} estão em geral mais próximos de 90° do que de 180° . No caso de pólipos de borda (P_{S2} e P_{S3}), seus vizinhos também localizados na borda estão, na maioria dos casos, separados por ângulos mais próximos de 180° do que de 90° (arcos tracejados vermelho e azul).

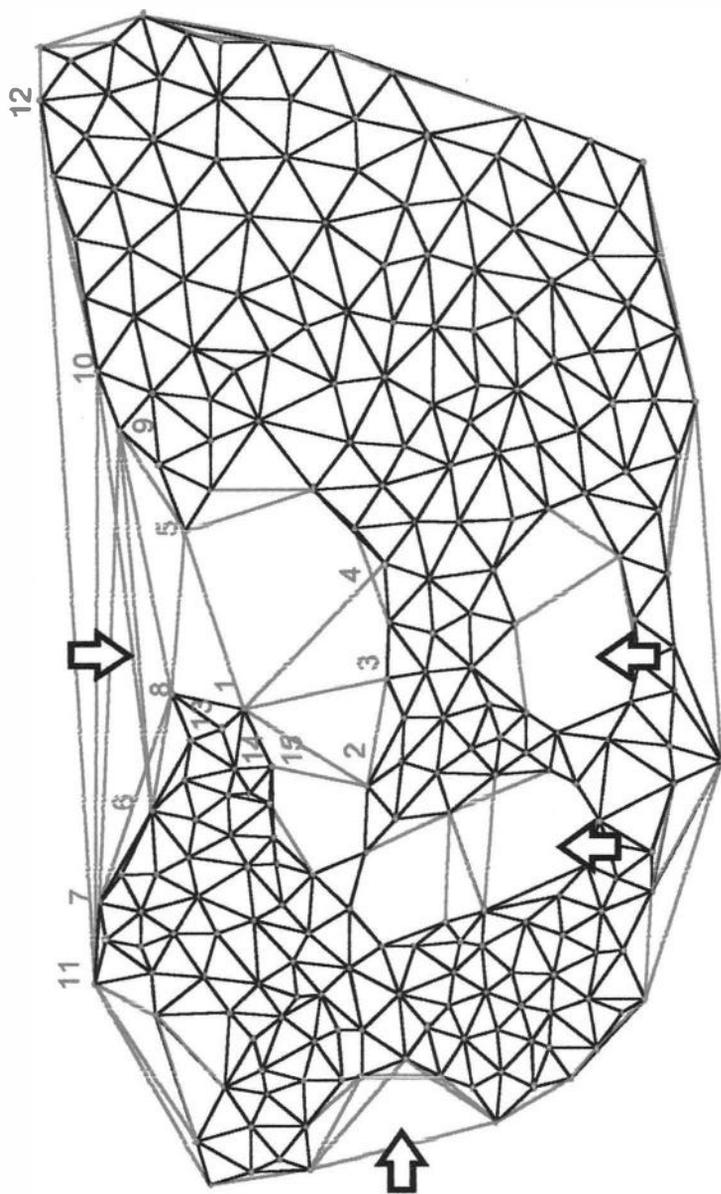


Fig. 16. Representação diagramática das relações de vizinhança entre pólipos de um fragmento de uma colônia Incrustantes de *M. cavernosa*. As setas indicam danos ao tecido colonial por crescimento de algas filamentosas sobre a colônia. Pareamentos indevidos estão designados em vermelho. Os números são hipotéticos, mas referem-se à numeração na Tab. 26.

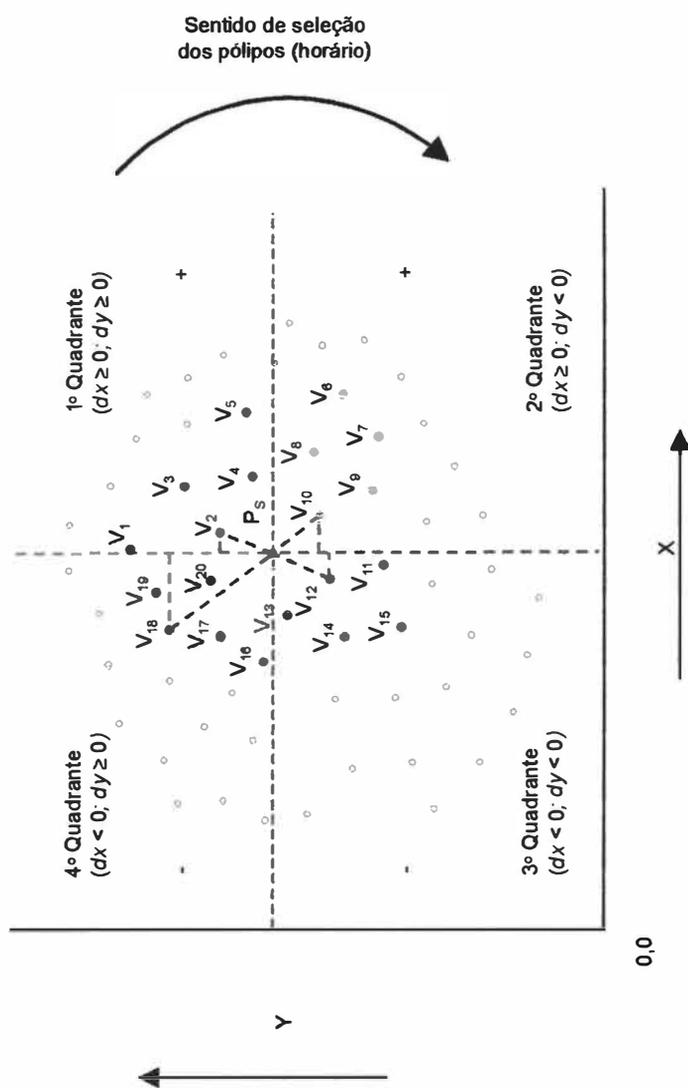


Fig. 17. Representação esquemática do processo de seleção e ordenação dos 20 vizinhos mais próximos ao P_s . Cada vizinho é inicialmente classificado em um dos quadrantes de acordo com as diferenças entre suas coordenadas e as do P_s . Na figura, os pólipos marcados por círculos cheios correspondem aos cinco vizinhos selecionados em cada quadrante. A linha preta tracejada corresponde ao segmento imaginário que liga P_s a um dado vizinho, e a linha vermelha tracejada a diferença entre o valor da abscissa do pólipo considerado e da abscissa origem do sistema determinado por P_s . A razão entre esta diferença e a distância do vizinho ao P_s corresponde ao seno do ângulo interno formado pelo segmento imaginário e o eixo das ordenadas do sistema cujo centro é P_s . Os sinais dos valores dos senos dos pólipos vizinhos estão indicados em cada quadrante, sendo positivos para o 1º e 2º quadrantes, e negativos 3º e 4º. A seta curva indica a direção de seleção dos vizinhos. Os pólipos estão ordenados de forma a se afastar progressivamente da origem do sistema, correspondente à metade em ilás do eixo das ordenadas determinado por P_s .

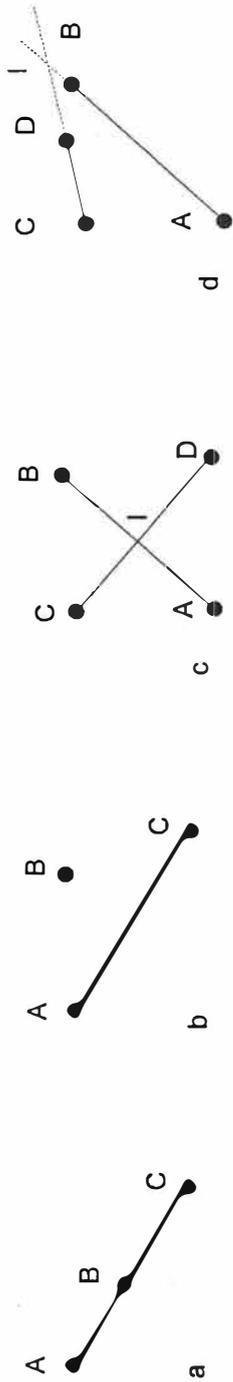


Fig. 18. a) Representação da condição de colinearidade entre três pontos ($\Delta \neq 0$). b) Representação da existência de interseção entre dois segmentos de reta definidos por quatro pontos. A condição de localização dos pontos C e D em semiplanos opostos definidos pela reta suporte do segmento AB é determinado pelos sinais opostos dos determinantes (1) e (2) (vide texto). A localização dos pontos A e B em semiplanos opostos definidos por CD , é dada por sinais opostos dos determinantes (3) e (4). Estes resultados indicam que a interseção das retas suportes (ponto I) ocorre entre os intervalos determinados por A, B, C e D (interseção tipo I). d) Representação da ocorrência de interseção entre retas suporte dos segmentos (1) fora do intervalo determinado pelos pontos A, B, C e D (interseção tipo II). Neste caso, os determinantes (1) e (2) têm sinais iguais, indicando que estes dois pontos se encontram no mesmo semiplano determinado pelo segmento AB . O mesmo acontece para os determinantes (3) e (4).

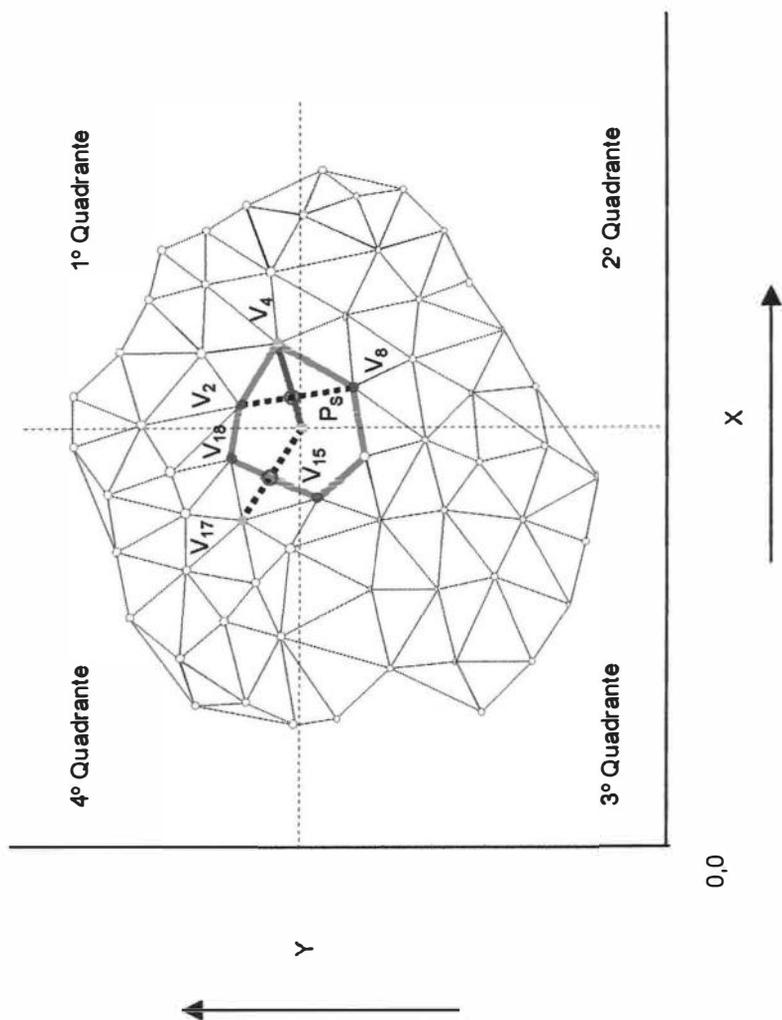


Fig. 19. Representação esquemática do processo de seleção de vizinhos pela rotina "Seleciona Pólipos". Para cada um dos 20 possíveis vizinhos (V_n) atribuídos a um pólipo (P_s) (círculos amarelos), é verificada a existência de interseção do tipo I com quaisquer outros pares de possíveis vizinhos de P_s (círculos verdes). O círculo azul evidencia o ponto de interseção do tipo I entre estes segmentos. Após verificar a existência deste tipo de interseção, a rotina compara a distância de P_s ao vizinho testado com a distância entre os outros dois vizinhos considerados. No caso de V_4 , a distância $P_s V_4$ é menor que a distância $V_2 V_8$ e portanto V_4 é designado vizinho efetivo de P_s . Isto não ocorre para a interseção entre $P_s V_{17}$ e $P_s V_{18}$. As linhas vermelhas definem a forma do polígono formado pelos vizinhos selecionados pela rotina ao redor de P_s .

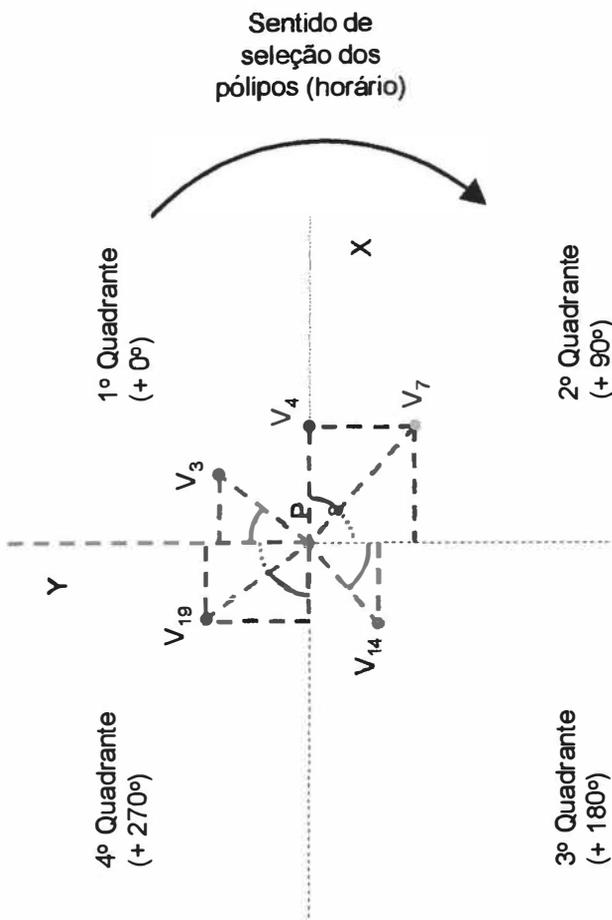


Fig. 20. Representação esquemática do processo de ordenação de pólipos pela rotina "Bordas & Reordenação". O segmento tracejado em verde representa a distância entre P_s e seus vizinhos. Os arcos representados em vermelho correspondem ao ângulo interno formado por estes segmentos e o eixo das ordenadas definido por P_s . A origem do sistema está representada pela linha tracejada lilás sobre o eixo Y. Os valores em graus entre parênteses representam o ângulo de correção de cada quadrante. Para os quadrantes 1 e 3, o valor do ângulo interno (arco vermelho) somado ao ângulo de correção fornece a angulação entre o segmento em verde e a origem do sistema. Para os quadrantes 2 e 4, este valor é dado pela soma do complementar ao ângulo interno (arco azul) ao ângulo de correção apropriado. Para estes quadrantes, o valor do cateto oposto ao ângulo interno é idêntico ao do cateto adjacente de seu complementar (linha tracejada azul espessa). Sendo assim, o seno do ângulo interno equivale ao cosseno de seu complementar.

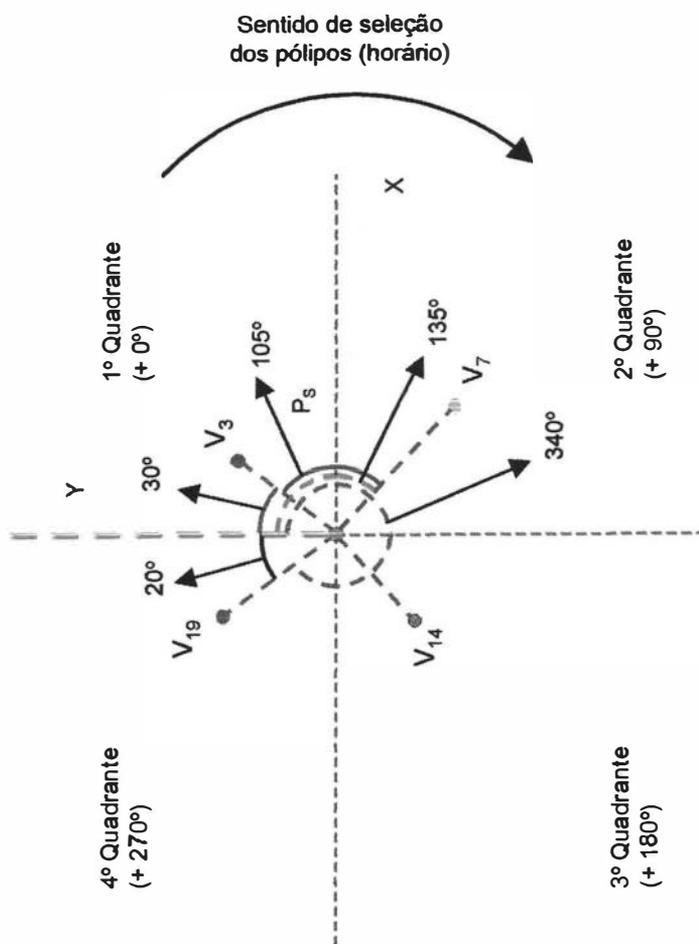


Fig. 21. Representação esquemática do cálculo de ângulos formados por vizinhos adjacentes e pelo pólio central. O ângulo $V_3P_sV_7$ (arco azul, 105°) corresponde à diferença entre os ângulos OYP_sV_3 (arco verde, 30° OY é a origem do sistema, em lilás) e OYP_sV_7 (arco tracejado vermelho, 135°). Já o ângulo $V_{19}P_sOY$ (arco preto contínuo, 20°) corresponde a $360^\circ - OYP_sV_{19}$ (arco marrom tracejado, 340°). A soma deste ângulo e do ângulo OYP_sV_3 (arco contínuo verde, 30°) fornece o valor de $V_{19}P_sV_3$ (50°).

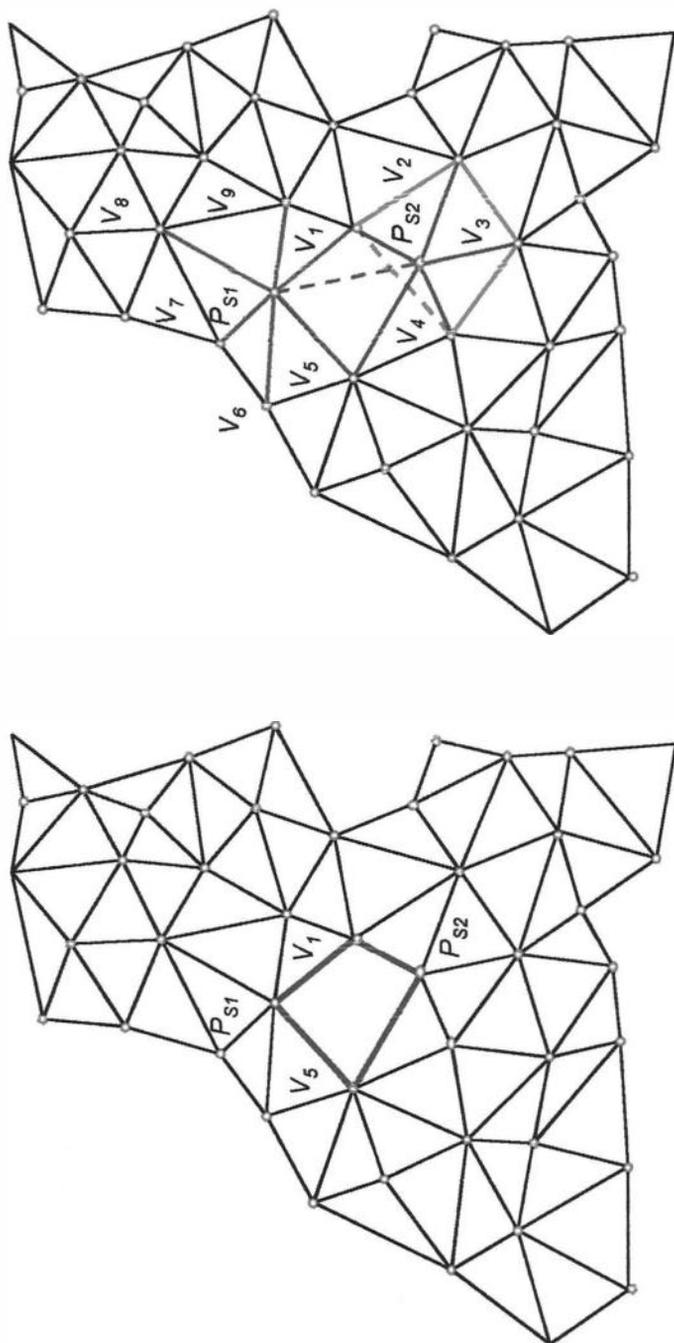


Fig. 22. Representação esquemática da ocorrência de ausências de ligações entre pólipos na colônia. a) Diagrama representando erro na designação de vizinhos dos pólipos P_{S1} e P_{S2} através da ausência de ligação entre estes pólipos. A figura que decorre deste erro (o quadrilátero em azul), é facilmente visualizada quando se examina um diagrama do arranjo dos pólipos. b) Representação do erro causado por eliminação sucessiva de "ligações" entre pólipos. O segmento imaginário $P_{S1}P_{S2}$ deveria existir, i.e. P_{S1} deveria ter sido designado vizinho de P_{S2} , e vice-versa. Entretanto, a subrotina "Seleciona Pólipos" descarta esta possibilidade devido à interseção do tipo I deste segmento (linha tracejada azul) com um segmento menor, V_1V_4 (linha tracejada vermelha). A configuração de vizinhos mais adequada deveria ser a representada em vermelho, se V_5 não fosse efetivamente vizinho de P_{S1} , uma vez que a distância entre P_{S1} e V_5 é menor que entre V_1 e V_4 . A configuração final de vizinhos de P_{S2} é determinada pelas linhas contínuas azuis. A não designação de P_{S1} como vizinho de P_{S2} gera o quadrilátero da Fig. 22a.

Tab. 23. Exemplo de entrada de dados referentes a pólipos de uma colônia coletada em João Pessoa (PB). Na coluna "Local", a sigla identifica o local de coleta. Na coluna "Colônia", está o número de campo da colônia e na coluna "Fragmento" o número que identifica o fragmento de tecido. Foram amostrados no máximo dois fragmentos por colônia, identificados pelas letras A e B. Colônias inteiras são consideradas como um fragmento único, identificado pela letra A. "No Planilha" corresponde ao número que identifica cada pólio. "No Figura" corresponde à numeração dos pólipos feitas pelo Image, em ordem de amostragem dos pólipos. As coordenadas X e Y e a área dos pólipos são dadas, respectivamente em mm e mm². Na coluna "Posição" é armazenado o conteúdo da variável **tipoViz** gerada pela subrotina "Bordas & Reordenação".

Dados Pólipos											
Local	Colônia	Fragmento	Profundidade	Morfotipo	NoPlanilha	NoFigura	X	Y	Área	Tipo	Posição
JP	01_05	01_05 A	5	Incrustantes	1	1	111,70	86,19	19,59	Normal	Borda
JP	01_05	01_05 A	5	Incrustantes	2	2	104,72	89,95	29,84	Normal	Borda
JP	01_05	01_05 A	5	Incrustantes	3	3	104,47	83,40	13,70	Normal	Centro
JP	01_05	01_05 A	5	Incrustantes	4	4	96,66	87,76	14,68	Normal	Centro
JP	01_05	01_05 A	5	Incrustantes	5	5	99,41	80,28	25,15	Normal	Centro
JP	01_05	01_05 A	5	Incrustantes	6	6	93,55	83,48	14,96	Normal	Centro
JP	01_05	01_05 A	5	Incrustantes	7	7	89,71	87,94	23,45	Normal	Centro

Tab. 24. Exemplo de entrada de dados na "Tabela Auxiliar de Intervalos", referentes a fragmentos de colônias coletados no Parcel das Paredes (BA). A tabela contém as linhas de início e término das entradas referentes a cada fragmento amostrado. Os valores da coluna "Y Máx" são os maiores valores de ordenadas encontrados para a coordenada central de pólipos de cada fragmento. Estes valores são utilizados para gerar diagramas com a mesma orientação que as fotografias de fragmentos amostradas no Image.

Tabela Auxiliar de Intervalos			
Fragmento	Início	Término	Y Máx
01 A	3	184	117,47
02 A	185	360	125,42
02 B	361	381	60,40
03 A	382	546	94,06
04 A	547	602	84,47

Tab. 25. Exemplo de saída dos dados da tabela "Dados Vizinhos" gerada pela rotina "Seleciona Pólipos" a partir da tabela "Dados Pólipos", exemplificada pela Tab. 23. Na coluna "No. Pólipo" está o número do P_s . Na coluna "No. de Vizinhos" estão o número total de vizinhos encontrados para cada pólipo. As demais contêm o número e as coordenadas de cada vizinho encontrado.

No. Pólipo	1o. Vizinho		2o. Vizinho		3o. Vizinho		4o. Vizinho		5o. Vizinho		6o. Vizinho	
	Núm	X Y	Núm	X Y	Núm	X Y	Núm	X Y	Núm	X Y	Núm	X Y
1	5	144 117,35 87,52	162	116,13 77,17	24	109,94 77,77	3	104,47 83,4	2	104,72 89,95		
2	5	1 111,7 86,19	3	104,47 83,4	4	96,66 87,76	46	98,84 98,85	136	104,75 95,62		
3	6	2 104,72 89,95	1	111,7 86,19	24	109,94 77,77	9	104,37 75,54	5	99,41 80,28	4	96,66 87,76
4	6	46 98,84 98,85	2	104,72 89,95	3	104,47 83,40	5	99,41 80,28	6	93,55 83,48	7	89,71 87,94
5	6	3 104,47 83,4	9	104,37 75,54	10	98,59 73,17	8	93,91 77,87	6	93,55 83,48	4	96,66 87,76
6	5	4 96,66 87,76	5	99,41 80,28	8	93,91 77,87	13	87,69 80,57	7	89,71 87,94		

Tab. 26. Exemplo de entrada hipotética de dados na tabela "Não Comparáveis" referentes à Fig. 16. Os números na primeira coluna correspondem ao número de um dado pólipo e todos os demais, na mesma linha, aos pólipos erroneamente pareados a ele (vide Fig. 1)

Pólipos não comparáveis								
P_s	1	2	3	4	5	6	7	8
1								
6								
7								
8								
10								
11								

Tab. 27. Exemplo de saída dos dados da tabela "Dados Triângulo" gerada pela rotina "Redundância & Erros" a partir da tabela "Dados Vizinhos", exemplificada pela Tab. 25. Na coluna "No. Pólopo" está o número do P_s . Os dados das quatro primeiras linhas correspondem aos dados da primeira linha da Tab.25 agrupados em triângulos. Notar a ausência do triângulo $\Delta 231$ que já havia sido encontrado como $\Delta 123$, quando a rotina processou os vizinhos referentes ao pólopo 1 (marcado com o retângulo em azul).

Dados Triângulos																
Colônia	Fragmento	Morfotipo	Área (cm ²)	Dens. (p/cm ²)	Pólopo	X	Y	Área	Pólopo	X	Y	Área	Pólopo	X	Y	Área
01_05	01_05 A	Incrustantes	1.837,83	1,60	1	111,70	86,19	19,59	144	117,35	87,52	24,26	162	116,13	77,17	17,39
01_05	01_05 A	Incrustantes	1.837,83	1,60	1	111,70	86,19	19,59	162	116,13	77,17	17,39	24	109,94	77,77	22,19
01_05	01_05 A	Incrustantes	1.837,83	1,60	1	111,70	86,19	19,59	24	109,94	77,77	22,19	3	104,47	83,40	13,70
01_05	01_05 A	Incrustantes	1.837,83	1,60	1	111,70	86,19	19,59	3	104,47	83,40	13,70	2	104,72	89,95	29,84
01_05	01_05 A	Incrustantes	1.837,83	1,60	2	104,72	89,95	29,84	3	104,47	83,40	13,70	4	96,66	87,76	14,68
01_05	01_05 A	Incrustantes	1.837,83	1,60	2	104,72	89,95	29,84	4	96,66	87,76	14,68	46	98,84	98,85	29,94

Tab. 28. Exemplo de saída dos dados da tabela "Erros de Triangulação" gerada pela rotina "Redundância & Erros". A coluna "Num" corresponde ao número do erro. As demais contêm o número dos pólipos erroneamente designados como vizinhos.

Erros de Triangulação			
Num	P_s	Vizinho 1	Vizinho 2
1	22	34	45
2	32	46	78
3	56	69	80
4	60	61	62

Tab. 29. Exemplo de dados inseridos na tabela auxiliar "Ausência de Ligações". As entradas hipotéticas referem-se ao exemplo de Fig. 22. A subrotina testa qual é o pareamento correto, selecionando o que apresenta menor distância, e insere o número e as coordenadas de cada pólopo na lista de vizinhos de seu par, na tabela "Dados Vizinhos". A determinação da posição correta de inserção destes dados é feita por um algoritmo semelhante ao utilizado na subrotina "Bordas & Reordenação".

Ausência de Ligações				
Pólopo 1	Pólopo 2	Pólopo 3	Pólopo 4	
P_{s1}	P_{s2}	V_5	V_1	