



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM SISTEMÁTICA E EVOLUÇÃO

**REGRAS MACROECOLÓGICAS EM ERMITÕES PAGUROIDEA
LATREILLE, 1802 DO ATLÂNTICO OCIDENTAL**

VALÉRIA FONSECA VALE

Dissertação de Mestrado
Natal/RN, fevereiro de 2020

VALÉRIA FONSECA VALE

**Regras macroecológicas em ermitões Paguroidea Latreille, 1802 do
Atlântico Ocidental**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Sistemática e Evolução da Universidade Federal do Rio Grande do Norte como requisito obrigatório para obtenção do título de Mestre em Sistemática e Evolução.

Orientador: Fúlvio Aurélio de Morais Freire

Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN
Sistema de Bibliotecas - SISBI

Catálogo de Publicação na Fonte. UFRN - Biblioteca Setorial Prof. Leopoldo Nelson - -Centro de Biociências - CB

Vale, Valéria Fonseca.

Regras macroecológicas em ermitões paguroidea latreille, 1802 do Atlântico Ocidental / Valéria Fonseca Vale. - Natal, 2020. 77 f.: il.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Sistemática e Evolução.

Orientador: Prof. Dr. Fúlvio Aurélio de Moraes Freire.

1. Regras ecogeográficas - Dissertação. 2. Dimorfismo sexual - Dissertação. 3. Alometria - Dissertação. 4. Tamanho - Dissertação. 5. Forma - Dissertação. I. Freire, Fúlvio Aurélio de Moraes. II. Universidade Federal do Rio Grande do Norte. III. Título.

RN/UF/BSCB

CDU 575

VALÉRIA FONSECA VALE

**Regras macroecológicas em ermitões (*Paguroidea* Latreille, 1802) do
Atlântico Ocidental**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Sistemática e Evolução da Universidade Federal do Rio Grande do Norte como requisito obrigatório para obtenção do título de Mestre em Sistemática e Evolução.

Aprovada em: 28 de fevereiro de 2020

COMISSÃO EXAMINADORA:

Prof. Dr. Fúlvio Aurélio de Moraes Freire
Universidade Federal do Rio Grande do Norte
(Orientador)

Prof. Dr. Pablo Ariel Martinez
Universidade Federal de Sergipe

Dr. Tiego Luís de Araújo Costa
Instituto de Desenvolvimento Sustentável e Meio Ambiente (IDEMA)

DEDICATÓRIA

À minha mãe, inspiração de lutas e conquistas.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Maria Lúcia da Fonseca Vale e Francisco de Almeida Vale por tornarem possível eu chegar até aqui.

À minha mãe em especial, que sempre batalhou pela minha educação, minha eterna professora que sempre me ensinou que o caminho dos estudos é sempre o melhor e por isso e por muitos outros motivos, dedico a ti esta dissertação.

A minha segunda mãe, tia Lúcia Maria (*in memoriam*) e minha prima Agnes que sempre me deram muito amor e me apoiaram em qualquer decisão que eu tomasse.

Ao meu orientador Prof. Dr. Fúlvio Aurélio de Moraes Freire pela confiança, ensinamentos, orientação e amizade desde o comecinho da graduação (eu muito tímida, nem falava direito rrsrs), muito obrigada pela oportunidade de conhecer e me apaixonar pelo mundo dos crustáceos. Pelos auxílios e bolsas concedidos que me ajudaram a me manter em Natal, sem os quais não chegaria até aqui. Muito obrigada por tudo!

Ao meu coorientador Prof. Dr. Carlos Eduardo R. D. Alencar, pela confiança em mim depositada, pelas críticas sempre construtivas, pela grande ajuda em todas as etapas, dúvidas tiradas, discussões, pelos conselhos, pela paciência e por sua amizade, o meu muito obrigada! Você é muito importante no meu crescimento como pesquisadora.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos durante o mestrado.

Ao Sávio professor, pesquisador e parceiro de laboratório muito obrigada pela parceria, ajuda e conversas sobre ciência, por sanar minhas dúvidas ou simplesmente por ouvir minhas indagações se estou no caminho certo ou divagando demais. Você é um exemplo de professor e pesquisador em quem me inspiro.

Ao Sávio meu amor, parceiro de vida, muito obrigada por todas as vezes (quase sempre ou sempre) que eu, (meu eu impostor) duvidava que seria capaz e você maravilhoso, com um abraço apertado dizendo que sim. Obrigada pelo apoio e carinho, por ser tão importante no meu crescimento pessoal.

Aos meus sogros Gilvana e Wellington (*in memoriam*) e minha cunhada Sofia pelo apoio e carinho.

À Ísis (Isoca) minha companhia felina, obrigada por me acalmar nos momentos de ansiedade e por ficar pertinho de mim enquanto escrevia, coisa linda!

Aos crustáceos do aquário *Clibanarius antillensis*, *C. symmetricus*, *C. sclopetarius* e *Alpheus sp.* pelos momentos de devaneios e de vez em quando, insights.

A todos que ajudaram a coletar os espécimes para que esta dissertação se tornasse possível. À Elena Thomsen e Paulo Augusto de Lima Filho pelas primeiras coletas dos *Clibanarius* em 2011, vocês foram essenciais pra esta dissertação, muito obrigada. E durante o mestrado, correndo o risco de esquecer alguém: Sávio e a nossa Parati que enfrentou a dura viagem ao Pará na época mais chuvosa do ano com desvio de rota, enormes buracos no MA, muita chuva, pneu furado, lanterna quebrada, estradas perigosas, pouco dinheiro, ufa! Conseguimos voltar! E com os espécimes! À Sofia (cunhada), Matheus Arthur, Carol Puppim, Eugênia, Laiane, Thaís (Tatá), Ori (obrigada pelo esforço de coleta rrsrs), Lucas Paiva e Yasmin, Jefferson Moura, Cadu e Isa.

Às tias do Cadu, Marilde e Zete, pela ótima estadia em São Luís na volta do Pará, nesta aventura inesquecível.

À Gabriela e Eugênia que me ajudaram anotando as medidas e à Tatá pela ajuda na retirada dos ermitões das conchas (uma das tarefas mais difíceis desta dissertação).

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Sistemática e Evolução por todos os ensinamentos transmitidos em sala de aula.

Ao professor Sérgio pelos seus ensinamentos, apoio e amizade.

À Gilmara, secretária do Programa de Pós-Graduação em Sistemática e Evolução por tirar todas as minhas dúvidas, pela eficiência e simpatia.

À Lidianny Fernandes de Azevedo, secretária do Departamento de Botânica e Zoologia pela arte dos ermitões.

Aos amigues e parceiros de laboratório, o Laboratório de Fauna Aquática, que tornam os dias leves e descontraídos (até demais) regados a muito, muito, muito café. Primeiramente às mulheres cientistas maravilhosas que me inspiram: Thaís (Tatá), muito obrigada por tudo, pela força e incentivo que tens me dado, Jéssica, Yasmin, Eugênia, Aninha, Nathália, Ori, Carol e Flávia. À Matheus Arthur (coisa linda de minha vida, demon!),

Luquinhas (amigo, muito obrigada pelo apoio), Luciano (Lulu), Mateus Germano, Lucas Paiva, Salu, Yuri e Diego. Aos recém chegados Luana e Yohan.

À “Gabrila” [a dona do abraço mais gostoso, que divide comigo as risadas sobre os *white people's problems* e pelos blondies (piada interna rrsrs) e brownies amargos] muito obrigada pelo seu carinho e apoio!

Às amigas que me deram força sempre e antes mesmo de ingressar no mestrado: a minhas amigas de Assú, Andrea e Érica. As companheiras no difícil trabalho de vendedora de roupas em um shopping (tinha que pagar os boletos) Fabi, Rita, Ana Cláudia e Rayanne.

Aos amigos Isa, Jana, Ariadne e Roney pelo companheirismo e apoio.

Eu termino os meus agradecimentos nesse *flashback* dos caminhos que percorri e na felicidade de estar rodeada de amigas que querem fazer a diferença frente a todo esse caos de negacionismos, na esperança de que dias melhores virão.

O meu muito obrigada por tudo e por tanto!!!

“Don't let anyone rob you of your imagination, your creativity, or your curiosity. It's your place in the world; it's your life. Go on and do all you can with it, and make it the life you want to live.”

“Não deixe ninguém roubar sua imaginação, sua criatividade ou sua curiosidade. É o seu lugar no mundo; é a sua vida. Vá em frente e faça tudo o que puder com isso, e torne a vida que você deseja viver.” - Mae Jemison, primeira astronauta afro-americana no espaço

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	15
1. OBJETIVOS	23
1.1. Objetivo Geral	23
1.2. Objetivos Específicos	23
2. MATERIAL E MÉTODOS	23
2.1. Base de dados	23
2.2. Identificação e Biometria	24
2.3. Análise dos dados	25
2.3.1. Tamanho <i>vs</i> latitude: Regra de Bergmann	25
2.3.2. Regra de Rensch e grau de SSD	25
2.3.3. Tamanho-latitude <i>vs</i> sexo: Regra de Bergmann e Rensch	26
2.3.4. Influência do Abrigo	26
2.3.5. Morfometria geométrica: Dimorfismo Sexual da forma (SShD)	27
3. RESULTADOS	28
3.1. Complexo latitude-tamanho: Regra de Bergmann	29
3.2. Complexo sexo-tamanho: SSD e Regra de Rensch	29
3.2.1. Dimorfismo sexual de tamanho (SSD)	29
3.2.2. Regra de Rensch	30
3.3. Complexo latitude-tamanho <i>vs</i> sexo: Bergmann e Rensch	30
3.4. Complexo tamanho-abrigo <i>vs</i> . latitude e sexo: Limitação do abrigo	31
3.5. Dimorfismo sexual da forma (SShD)	31
4. DISCUSSÃO	33
4.1. Complexo latitude-tamanho: Regra de Bergmann	33
4.2. Complexo sexo-tamanho: SSD e Regra de Rensch	37
4.2.1. Regra de Rensch	39
4.3. Complexo latitude-tamanho <i>vs</i> sexo: Bergmann e Rensch	40
4.4. Complexos tamanho-abrigo <i>vs</i> . latitude e tamanho-abrigo <i>vs</i> . sexo	41
4.5. Dimorfismo sexual da forma (SShD)	42
5. CONCLUSÕES	44
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	46

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa da base de dados amostrados das espécies do gênero <i>Clibanarius</i> do Atlântico Ocidental.	58
Figura 2. Complexo latitude-tamanho: Regra de Bergmann para <i>Clibanarius</i> do Atlântico Ocidental.	63
Figura 3. Complexo sexo-tamanho: Dimorfismo sexual de tamanho (SSD) para <i>Clibanarius</i> do Atlântico Ocidental. Relação entre o tamanho médio de machos (M) e fêmeas (F) padronizados, (a) para o gênero <i>Clibanarius</i> e (b) por espécies.	64
Figura 4. Complexo sexo-tamanho: Regra de Rensch. Relação entre o dimorfismo sexual de tamanho (SSD) e o tamanho médio de fêmeas (F) padronizados, (a) para o gênero <i>Clibanarius</i> e (b) por espécies.	65
Figura 5. Complexo latitude-tamanho vs sexo - Regras de Bergmann e Rensch para (a) Machos e (b) Fêmeas padronizados.	66
Figura 6. Dimorfismo sexual de tamanho (Size) da dorsal do escudo cefalotorácico (DS) para <i>Clibanarius antillensis (in situ)</i> do Atlântico Ocidental. Relação entre o tamanho médio de machos (M) e fêmeas (F) logaritmizados.	72
Figura 7. Regra de Rensch para <i>Clibanarius antillensis (in situ)</i> do Atlântico Ocidental. Relação entre o dimorfismo sexual de (a) Size (SSD), (b) Shape (SShD) e (c) Form (SDForm) da dorsal do escudo cefalotorácico (DS) e o tamanho médio de fêmeas (F) logaritmizados.	73
Figura 8. Regras de Bergmann e Rensch. Relação de dimorfismo sexual de (a) Size (SSD) e (b) Shape (SShD) e (c) Form (SDForm) da dorsal do escudo cefalotorácico (DS) e latitude de <i>Clibanarius antillensis (in situ)</i> do Atlântico Ocidental.	74
Figura 9. Dimorfismo sexual de tamanho (Size) do urópodo (URO) para <i>Clibanarius antillensis (in situ)</i> do Atlântico Ocidental. Relação entre o tamanho médio de machos (M) e fêmeas (F) logaritmizados.	75
Figura 10. Regra de Rensch para <i>Clibanarius antillensis (in situ)</i> do Atlântico Ocidental. Relação entre o dimorfismo sexual de (a) Size (SSD), (b) Shape (SShD) e (c) Form (SDForm) do urópodo (URO) e o tamanho médio de fêmeas (F) logaritmizados.	76
Figura 11. Regras de Bergmann e Rensch. Relação de dimorfismo sexual de (a) Size (SSD) e (b) Shape (SShD) e (c) Form (SDForm) do urópodo (URO) e latitude de <i>Clibanarius antillensis (in situ)</i> do Atlântico Ocidental.	77

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Estatística descritiva da média do tamanho corporal (mm) populacional (Pop), de machos (M), fêmeas (F) e fêmeas ovígeras (FO) das espécies de <i>Clibanarius</i> do Atlântico Ocidental, dados primários e secundários.	59
Tabela 2. <i>Clibanarius antillensis</i> Stimpson, 1859. Descrições morfológicas dos marcos anatômicos dos espécimes para os planos corporais: dorsal do escudo cefalotorácico (DCS) e exopodito do urópodo (URO).....	60
Tabela 3. Análise de variância dois fatores (População, Sexo) para o comprimento do escudo cefalotorácico (SL) das espécies de <i>Clibanarius</i>	61
Tabela 4. Resultados das regressões de RMA para <i>Clibanarius</i> do Atlântico Ocidental. R ² : coeficiente de correlação; pRMA: valor de p ($p \leq 0.05$) da correlação; b: inclinação da regressão; (95%CI range): intervalo de confiança da inclinação; p(b = 1): valor de p ($p \leq 0.05$) da inclinação contra a H ₀ de b = 1. SL: comprimento do escudo cefalotorácico; M: macho; F: fêmea; SSD: dimorfismo sexual de tamanho. Can: <i>C. antillensis</i> ; Csc: <i>C. sclopetarius</i> ; Csy: <i>C. symmetricus</i>	62
Tabela 5. Resultados das regressões par a par de RMA para avaliação da influência do abrigo em <i>C. antillensis</i> (<i>in situ</i>). p(b = 1): valor de p ($p \leq 0.05$) da inclinação contra a H ₀ de b = 1.....	67
Tabela 6. Resultados estatísticos do modelo linear generalizado com distribuição normal para a avaliação da influência do abrigo em <i>C. antillensis</i> (<i>in situ</i>). Coefficient: coeficiente da regressão; Std. Error: erro padrão de cada relação; t-value: t-valor; p-value: p-valor: Valor de probabilidade de significância da associação das variáveis.	68
Tabela 7. Distâncias de Mahalanobis e de Procrustes intersexuais de cada população usando DFA para a dorsal do escudo cefalotorácico (DS) e para o urópodo (URO). Diagonal – distância de Mahalanobis; acima da diagonal – distâncias de Procrustes.	70
Tabela 8. Resultados das regressões de RMA da dorsal do escudo cefalotorácico (DS) e urópodo (URO). R ² : coeficiente de correlação; pRMA: valor de p ($p \leq 0.05$) da correlação; b: inclinação da regressão; (95%CI range): intervalo de confiança da inclinação; p(b = 1): valor de p ($p \leq 0.05$) da inclinação contra a H ₀ de b = 1. DS e URO: tamanho global (centroides) de cada estrutura; M: macho; F: fêmea; SShD: dimorfismo sexual da forma; SShD-Size: dimorfismo sexual da forma com informação de tamanho; SD: dimorfismo sexual do tamanho global (centroide).	71

RESUMO

O tamanho do corpo é uma das variáveis eco-evolutivas fundamentais de espécies e populações, refletindo a história de vida dos táxons, ou seja, variações fisiológicas e características de aptidão. Duas regras macroecológicas são fortemente relacionadas a morfologia dos organismos: a regra de Bergmann e a regra de Rensch. A regra de Bergmann afirma que os organismos são maiores em regiões mais frias (altas latitudes). A Regra de Rensch afirma que o dimorfismo sexual de tamanho aumenta quando os machos são maiores. Além do tamanho corporal, a forma do corpo é uma covariável nos *taxa*. Alguns organismos têm seu crescimento mediado por abrigo adiciona um efeito diferencial no espectro de influência da latitude e do sexo no tamanho e forma corporal. Os ermitões têm uma relação de metabiose obrigatória com conchas de gastrópodes tornando-se excelentes modelos para avaliar padrões macroecológicos e evolutivos frente à estas restrições. Assim, este estudo objetiva testar as regras de Bergmann e de Rensch em três espécies de ermitões do gênero *Clibanarius* (*C. antillensis*, *C. symmetricus* e *C. sclopetarius*) no Atlântico Ocidental em macro e microescala evolutiva. Com dados de tamanho corporal (literatura e *in situ*) foram realizados modelos de regressão para avaliar as regras isoladas e, conjuntamente, além de incorporar modelos com os tipos de abrigos utilizados. Além do tamanho, a abstração da forma foi empregada nas investigações com dados *in situ* (dimorfismo sexual). As três espécies de *Clibanarius* mostraram clinas interpopulacionais consistentes com a regra de Bergmann. Foram detectados monomorfismos de tamanho e forma sexual para *Clibanarius* entre as populações. Na regra de Rensch, apenas *C. antillensis* revelou um padrão inverso. Em nossa avaliação da divergência específica de sexo em resposta aos gradientes latitudinais, a latitude aumentou o efeito corporal interpopulacional apenas em fêmeas. Sugere-se que dessecação, temperatura, gastos energéticos distintos de crescimento, reprodução e táticas de história de vida podem influenciar o viés destas regras. A variação do tamanho corporal nas fêmeas é modulada pela seleção de fecundidade e plasticidade no tamanho corporal. Nossos dados também sugerem que a seleção natural é mais forte sobre as espécies de *Clibanarius*, onde forças restritivas atuam por meio de cada *fitness* sexual.

Palavras-chave: Regras ecogeográficas, dimorfismo sexual, alometria, tamanho, forma

ABSTRACT

Body size is one of the fundamental eco-evolutionary variables of species and populations, reflecting the life history of *taxa*, *i.e.* physiological variations and fitness traits. Two macroecological rules are strongly related to the body size of organisms: Bergmann and Rensch. Bergmann's rule states that organisms are larger in colder regions (high latitudes). The Rensch's rule states that sexual size dimorphism increases when males are larger. In addition to body size, body shape is a covariate in *taxa*. Some organisms that have their growth mediated by shelter, hermit crabs, for example, have a mandatory metabiosis relationship with gastropod shells, making them excellent models for assessing macroecological and evolutionary patterns in the face of these constraints. Using body size data (literature and *in situ*), regression models were designed to evaluate the rules separately and jointly and also the types of used shelters. In addition to size, shape abstraction was used in investigations *in situ* data (sexual dimorphism). The three species of *Clibanarius* showed interpopulation clines consistent with Bergmann's rule. Monomorphisms of sexual size and shape for *Clibanarius* were detected among populations. In Rensch's rule, only *C. antillensis* revealed an inverse pattern. In our assessment of gender-specific divergence in response to latitudinal gradients, latitude increased the interpopulation body effect only in females. It is suggested that desiccation, temperature, energy expenditure different from growth, reproduction and life history tactics may influence the bias of these rules. The variation in body size in females is modulated by fecundity selection and plasticity in body size. Our data also suggest that natural selection is stronger on the species of *Clibanarius*, where restrictive forces act through each sexual *fitness*.

Keywords: Ecogeographic rules, sexual dimorphism, allometry, size, shape

REGRAS MACROECOLÓGICAS EM ERMITÕES PAGUROIDEA LATREILLE, 1802 DO ATLÂNTICO OCIDENTAL

Valéria F. Vale^{1*}; Carlos E. R. D. Alencar²; Fúlvio A. M. Freire¹

¹LABEEC – Laboratório de Biologia, Ecologia e Evolução de Crustáceos, Departamento de Botânica e Zoologia, Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Brasil

²Universidade do Estado do Rio Grande do Norte, Departamento de Ciências Biológicas, Mossoró, Rio Grande do Norte, Brasil

*valeriaecologia@gmail.com

INTRODUÇÃO

Há muito tempo, biólogos buscam por padrões em larga escala relacionados à morfologia dos organismos frente às variações geográficas e intersexuais, embora estes permaneçam incertos até os dias atuais (Gaston & Blackburn, 2008). O tamanho corporal é uma das variáveis eco-evolutivas fundamentais de espécies e populações, moldado pela história de vida dos *taxa*, *i.e.*, variações ambientais, fisiológicas e traços-*fitness* (Shine, 1989; Blanckenhorn *et al.*, 2006).

Uma das generalizações amplamente conhecidas é a regra sugerida por Carl Bergmann (1847) para animais homeotérmicos vertebrados em que organismos em regiões mais frias – latitudes mais altas – tendem a ser maiores que seus congêneres em regiões mais quentes – latitudes mais baixas. Bergmann hipotetizou que o mecanismo que determina a regra era que animais de maior tamanho corporal têm razão superfície-volume menor que seus *taxa* relacionados em regiões mais quentes. Uma adaptação vantajosa na conservação de calor em climas frios. Esta regra ainda está desafiada cem anos depois, agora para diversos grupos de organismos ectotérmicos, sejam eles vertebrados ou invertebrados, relacionados com diferentes mecanismos, como por exemplo, história de vida, sazonalidade, dessecação e temperatura (Ray, 1960; Vinarski, 2014).

Ectotérmicos tem uma hipótese adicional à proposta por Bergmann (1847): a relação tamanho-temperatura (Ray, 1960; Atkinson, 1994). Sugere-se que, em regiões de altas temperaturas (menores latitudes), os animais crescem rapidamente, amadurecem

mais cedo e, conseqüentemente, atingem tamanhos menores quando adultos. Em contrapartida, em temperaturas baixas (maiores latitudes), as taxas de crescimento são desaceleradas, períodos de crescimento prolongados, maturação tardia e maiores tamanhos em adultos. Atkinson (1994) comenta que a escassez de oxigênio e a dessecação em temperaturas altas também poderiam diminuir/cessar o crescimento, ocasionando tamanhos médios menores. Esta regra foi baseada nos resultados submetidos sob condições em laboratório, excluindo outras forças seletivas, afirmando que todos teriam a mesma norma de reação e o resultado para todos os ectotérmicos com amplas faixas de distribuição seria seguir a regra (Vinarski, 2014). Atualmente, esse padrão é amplamente aceito, em ectotérmicos aquáticos, principalmente, relacionados às mudanças climáticas e aquecimento global (Forster *et al.*, 2011; 2012; Ohlberger, 2013).

Em boa parte dos *taxa* ectotérmicos, o padrão de Bergmann apresenta-se em uma relação invertida (*Bergmann's Converse*): diminuição do tamanho corporal em latitudes mais altas (Mousseau, 1997; Blanckenhorn & Demont, 2004). Esta condição inversa tem sido associada a mediação da sazonalidade na diminuição do período de crescimento e forrageamento, ao invés da temperatura (Belk & Houston, 2002). Portanto, a validade da Regra de Bergmann, ou seu inverso, não é uma generalização universal (Blackburn *et al.*, 1999; Ashton, 2002) e, em cada táxon, diferentes cenários podem ser hipotetizados.

O tamanho corporal é uma das características sexuais secundárias expressa em muitos *taxa*, considerada um relevante traço-*fitness*. A diferença de tamanho corporal intersexual é denominada de dimorfismo sexual de tamanho (SSD - *Sexual Size Dimorphism*) e pode ser mediado pelos principais mecanismos de seleção, isolados ou conjuntamente: seleção sexual, seleção sexual de fecundidade e seleção natural (Fairbairn, 1997; Fairbairn *et al.*, 2007).

O padrão macroevolutivo relacionado ao SSD foi proposto por Bernhard Rensch para táxons filogeneticamente relacionados nos níveis de subespécie, gênero e/ou família (Abouheif & Fairbairn, 1997). A regra de Rensch (1950) prediz que nas espécies em que os machos são o sexo de tamanho corporal maior, o SSD aumenta (ou de maior divergência evolutiva) com o aumento do tamanho médio corporal, enquanto em espécies em que as fêmeas são o sexo de tamanho corporal maior, o SSD diminui (ou de menor divergência evolutiva) com o aumento do tamanho médio corporal.

Historicamente, o maior tamanho corporal em machos é relacionado à seleção sexual, resultado do sucesso de acasalamento devido à competição intra-sexual (competição macho-macho) ou a escolha por fêmeas (Darwin, 1871; Andersson &

Simmons, 2006). O viés intersexual de tamanho corporal em fêmeas pode resultar da seleção de fecundidade influenciando o tamanho da ninhada (ovo ou prole) e, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo (Darwin, 1871; Shine, 1989). Por fim, o SSD também pode ser resultado da seleção natural em que fatores ecológicos influenciam a direção do SSD relacionados à divergência de nicho (Shine, 1989), plasticidade diferencial (Fairbairn, 2005) de machos e fêmeas ou, à restrição de um dado recurso (seleção de viabilidade, Blanckenhorn 2000; 2005). Segundo Shine (1989), o SSD pode evoluir em resposta a qualquer um desses fatores, isolados ou conjuntamente.

A forma corporal é uma covariável do tamanho corporal na maioria dos *taxa*. Esta característica também é refletida nessas diferentes pressões seletivas mencionadas anteriormente devido aos gastos energéticos distintos nos processos de crescimento e reprodução, em um ou ambos sexos, bem como pressões ecológicas e ambientais (Alencar *et al.*, 2014; Martinez *et al.*, 2013; Lima-Filho *et al.*, 2014). A diferença intersexual na forma corporal é denominada dimorfismo sexual da forma (SShD - *Sexual Shape Dimorphism*) (Shine, 1988; Fairbairn *et al.*, 2007; Alencar *et al.*, 2014). Muitos mecanismos que regulam o dimorfismo sexual ainda parecem incertos e, muitas são as explicações para a sua evolução, o que pode restringir ou amplificar a magnitude deste fenômeno (Lima-Filho *et al.* 2017).

A latitude é uma das condições que pode magnificar o efeito do dimorfismo sexual. Blanckenhorn *et al.* (2006) evidenciaram que, para espécies de vertebrados e invertebrados, a latitude exercia efeito significativo nas diferenças intersexuais, mesmo quando o dimorfismo sexual de tamanho não era evidente em caráter intrapopulacional. Ainda de acordo com os mesmos autores, esta é uma forte sugestão de que a latitude pode ser um mediador da regra de Rensch e, padrões macroevolutivos (variações interpopulacionais) podem ser fundamentados pela descrição de mecanismos microevolutivos (variações intrapopulacionais) equivalentes. Assim, as relações entre Bergmann e Rensch não são tendências fixas e sim, constituem um *continuum* (Blanckenhorn *et al.* 2006) de possibilidades entre as condições extremas em relação a variação corporal.

Com a divulgação e facilidade de acesso aos conjuntos de dados globais, esta conclusão formou a *baseline* para a investigação da interação destes processos macroecológicos utilizando organismos modelos que apresentem particularidades e, possivelmente, apresentem novas respostas a esses processos. Vertebrados e invertebrados ectotérmicos podem ser excelentes modelos. Fairbairn (2016) afirmou que

os Ecdysozoa (animais que possuem exoesqueleto que realizam muda/ecdise) constituem um dos grupos de maior exibição de dimorfismo sexual morfológico. Investigações avaliando e/ou descrevendo influências latitudinais no dimorfismo sexual de Pancrustacea (Crustacea + Hexapoda; *sensu* Regier *et al.* 2010), em Orthoptera especificamente, apresentaram padrões inversos às regras (Bidau & Martí 2007; García-Navas *et al.* 2017).

Nos Decapoda, ordem de Crustacea *sensu stricto*, há lacunas de informações interespecíficas e intersexuais de tamanho relacionadas a padrões macroevolutivos avaliados conjuntamente. Estudos avaliaram as regras isoladamente para regra de Bergmann: Orensanz *et al.* (2007); Lardies *et al.* (2008) e Hirose *et al.* (2013) e para a regra de Rensch: Simpson *et al.* (2016). Contudo, nem todos exibiram resultados consistentes com estas regras.

O táxon Decapoda alcançou conspícua diversidade e conquista de diversos habitats, distribuídos em praticamente todas as regiões do planeta (Martin & Davis 2001, Regier *et al.* 2010). O enorme sucesso adaptativo deste grupo se diversificou em distintos sistemas de história natural, reprodução, fisiologia, morfologia e relações simbióticas (Martin & Davis, 2001). Dentro dos Decapoda a Infraordem Anomura foi moldada por diversas etapas de carcinização e, a seleção de uma forma semelhante a um caranguejo (*crab-like morphotype*) pode ter atuado como uma inovação-chave, possivelmente impactando as taxas de diversificação dentro das linhagens (Morrison *et al.*, 2002). Apesar de alguns táxons Anomura serem semelhantes aos caranguejos, outros apresentam uma morfologia singular, os ermitões (Superfamília Paguroidea Latreille, 1802).

Os ermitões são considerados um clado morfológicamente monofilético (*asymmetrical* ou *paguros-like morphotype*, *sensu* Keiler *et al.*, 2017). Cujas mudanças e as pressões seletivas acerca do fenômeno da carcinização ocorreram de forma independente. A história evolutiva dos Paguroidea começou em torno de 200 milhões de anos atrás, no Jurássico, e provavelmente evoluíram a partir de um ancestral parecido com uma lagosta (*lobster-like*) (Scholtz, 2014).

A mais antiga família de ermitões simétricos Pylochelidae Spence Bate, 1888 habitava estratos de esponjas e recifes, que combinadas com a morfologia da região da carapaça posterior, que era maior, mais complexa e mais rígida (Fraaije *et al.* 2012). Em seguida, a origem das linhagens de ermitões assimétricos no Jurássico Primitivo, Diogenidae Ortmann, 1892 (~173-167 m.a.) e Paguridae Latreille, 1802 (~173 m.a.) e os ermitões semiterrestres Coenobitidae Dana, 1851 (~84 m.a.) (Backen-Grissom *et al.* 2013;

Fraaije *et al.* 2012). Além destas famílias, dentro de Paguroidea existem as famílias Parapaguridae Smith, 1882 e Pylojacquesidae McLaughlin & Lemaitre, 2001 (McLaughlin *et al.*, 2010).

Segundo Fraaije *et al.* (2014), a transição do Jurássico para o Cretáceo dita a radiação de alguns grupos de fitoplâncton e zooplâncton marinhos. Ainda de acordo com os autores citados anteriormente, juntamente houve a acumulação de microfósseis ricos em carbonato de cálcio que possibilitaram novos itens alimentares, criando muitos nichos bentônicos. Com a mudança desses nichos, os ermitões passaram de abrigossésseis/pouco móveis para as conchas de gastrópodes que são facilmente transportadas e, conseqüentemente, expandiram sua distribuição para ambientes rasos e profundos juntamente com a redução do tamanho e, complexidade da região da carapaça posterior. Assim, a perda de calcificação do seu abdômen (pléon) veio com o modo de vida comprometido pelo abrigo obrigatório (Fraaije *et al.*, 2014). As conchas vazias de gastrópodes lhes servem de abrigo e proteção contra a dessecação, estresse osmótico e térmico, predação e competição (Reese, 1969). Esta rara associação comensal, a metabiose (*sensu* Flachshaar & Piel, 2008), pode influenciar em vários aspectos da sua biologia, como a fecundidade, sucesso reprodutivo, seleção sexual e comportamento de coorte, morfologia e crescimento corporal, bem como limitar o tamanho corporal (Markham, 1968; Hazlett & Baron, 1989; Turra & Leite, 2003).

Nos ermitões, assim como todos os crustáceos (e os Ecdysozoa), o crescimento é descontínuo ao longo do tempo, ou seja, crescem quando mudam e param de crescer quando seu exoesqueleto endurece (Hartnoll, 1978). Além disso, um conceito-chave que deve ser levado em consideração é a energia alocada para crescimento e reprodução, que é antagônica, quando a energia é gasta para o crescimento o seu desenvolvimento gonadal para e, quando a energia é investida para o seu desenvolvimento gonadal, o seu crescimento é interrompido (Hartnoll, 1982). Como regra geral para Decapoda, o crescimento de machos possui uma taxa mais acelerada em relação a fêmeas (Bertness, 1981a; Wada, 1999) e, portanto, o SSD com viés em machos é evidência do aumento do *fitness* sexual no comportamento agonístico de disputa ou dominância do recurso (conchas) e por acesso as fêmeas, resultado da seleção sexual.

Uma revisão sobre seleção sexual em ermitões relatou os diferentes papéis de machos e fêmeas antes, durante e depois da cópula (Contreras-Garduño & Córdoba-Aguilar, 2006). Apesar de o macho apresentar o comportamento de cópula forçada e competição de esperma (macho agarra a concha ou o corpo da fêmea forçando-a sair e o

comportamento de guarda e de enterrar a fêmea), as fêmeas podem controlar os espermatozoides pois estes são transferidos fora do corpo da fêmea (além de serem imóveis), dentro de suas conchas, o que poderia atrasar a extrusão de ovos até encontrarem um parceiro melhor (escolha críptica de fêmeas,) o que os autores sugerem poder resultar de um conflito sexual. O conflito sexual prediz que machos e fêmeas podem estar coevoluindo antagonisticamente para que cada sexo alcance seu *fitness* ótimo (Chapman *et al.*, 2003; Contreras-Garduño & Córdoba-Aguilar, 2006).

Outra questão que pode maximizar o *fitness* são as estratégias reprodutivas, as quais podem ser compensadoras de alocação de energia. Algumas espécies de ermitões são consideradas iteróparos, ou seja, têm mais de um evento de reprodução (Yoshino *et al.*, 2002). Segundo Duffy & Thiel (2007), as taxas reprodutivas de espécies iteróparas podem variar com o ambiente e o tamanho do corpo. Além disso, os autores destacam que em muitas espécies tropicais, a reprodução é contínua, e em espécies pequenas, as fêmeas podem produzir ninhadas subsequentes em semanas, enquanto, em espécies grandes, vários meses ou mesmo anos.

Causas ecológicas também podem influenciar o SSD em ermitões. As taxas de crescimento de machos podem ser reguladas, especialmente, pelo uso de conchas adequadas (conchas ótimas, *sensu* Reese, 1963), disponíveis no ambiente, visto que machos são dominantes sobre fêmeas na obtenção de conchas maiores (Wada, 1999). Não é o que parece acontecer com um ermitão no Golfo da Califórnia – *Clibanarius digueti* Bouvier, 1898 – cuja variação intersexual pode não ter relação com o tamanho dos machos, mas sim pela limitação do tamanho das fêmeas devido à escassez de conchas maiores no ambiente (Harvey, 1990). Uma condição passível de influenciar negativamente o *fitness* sexual das fêmeas, cujo sucesso reprodutivo depende de sua fecundidade, diretamente influenciado pela qualidade de suas conchas (Hazlett, 1981). Este caso demonstra que, aparentemente, pode haver mecanismos adicionais da seleção de viabilidade contra o viés intersexual de maior tamanho em indivíduos adultos (Blanckenhorn, 2000).

Limitações impostas por recursos extrínsecos (uso de conchas, esponjas e ascídeas, por exemplo) influenciam o *trade-off* entre o crescimento corporal e o sucesso reprodutivo para os organismos comensais (Bertness, 1981b; Schütz & Taborsky, 2000). Os caranguejos-pedra (*Menippe sp.* De Haan, 1833), por exemplo, comumente se abrigam em grandes conchas de moluscos e tocas escavadas. Evidências experimentais indicam que para este gênero, a limitação do abrigo pode criar um efeito de gargalo demográfico,

limitando o crescimento dentro de uma classe-faixa etária de tamanho (Beck, 1995). No ciclídeo *Lamprologus callipterus* Boulenger, 1906, as fêmeas, que chegam a ser 12 vezes menor que os machos, utilizam o recurso de conchas de gastrópodes vazias como ninho. Neste último caso, foi observado que o sucesso reprodutivo da fêmea, aumenta com o tamanho do corpo (Schütz & Taborsky, 2000). Portanto, a reduzida disponibilidade de conchas maiores como substrato de reprodução limita o tamanho corporal (evolutivamente estável) nas fêmeas (Harvey, 1990; Schütz & Taborsky, 2000).

Espécies com ampla distribuição geográfica – amplas faixas latitudinais, por exemplo – são modelos relevantes para as descrições de variações de tamanho, pois estão expostas a diferentes clinas de pressão ambiental e ecológica (Bidau *et al.*, 2011). Secundariamente, existem forças limitantes atuantes, como o tipo e disponibilidade de abrigo. Para ermitões (Paguroidea), este fator limitante é a concha dos Gastropoda, configurado como um abrigo obrigatório. A disponibilidade e tipo de conchas para ermitões podem impedir ou retardar seu crescimento (Markham, 1968) ocasionando diferentes padrões de adequação de tamanho e forma (Bertness, 1981b) em escala microecológica (Frameschi *et al.*, 2013, 2014a; Vale *et al.*, 2017). Tais condições tornam o táxon Paguroidea um ótimo modelo para investigações macroecológicas-evolutivas sob a perspectiva central de limitação de crescimento corporal por um abrigo obrigatório. As características de regulação ectotérmica, limitação de crescimento por abrigo obrigatório (um recurso mediador dos processos fisiológicos/epigenéticos), seleção sexual favorecendo viés corporal em machos, flutuação ambiental na disponibilidade de tipos e riqueza de abrigos constituem elementos únicos na investigação de padrões evolutivos no tamanho corporal e na dinâmica de dimorfismo sexual de tamanho (SSD) e forma (SShD) frente às variações clinais (latitude).

Dentre os grupos de ermitões está o gênero *Clibanarius* Dana, 1852, pertencente à família Diogenidae o qual é constituído por 59 espécies viventes em todo o mundo (McLaughlin *et al.*, 2010). Seis espécies estão distribuídas no Atlântico Ocidental e ocorrem em zonas entre-marés, estuarinas e de manguezais, águas muito rasas, substratos rochosos, arenosos e lamosos: *C. antillensis* Stimpson, 1859, *C. sclopetarius* (Herbst, 1796), *C. symmetricus* (Randall, 1840), *C. vittatus* (Bosc, 1802), *C. tricolor* (Gibbes, 1850) e *C. foresti* Holthuis, 1959 (Nucci & Melo, 2015), sendo as quatro primeiras espécies as mais comuns. A distribuição ao longo das Américas no Oceano Atlântico permite também avaliar o efeito da latitude. Portanto, é um grupo ideal para testar a regra de Bergmann e a de Rensch.

C. antillensis, ocorre em zonas entre-marés em águas muito rasas, sobre rochas, recifes de corais e bancos de *Halodule*. Sua distribuição geográfica se estende das Bermudas, Flórida, Golfo do México, Antilhas, Panamá, América do Norte e Sul e Brasil. No Brasil, do Atol das Rocas e do Ceará até Santa Catarina (Nucci, 2002; Nucci & Melo, 2015).

C. sclopetarius ocorre em regiões entremarés, em substratos arenosos, estuários, recifes de corais e bancos de *Halophila*. Sua distribuição se estende da Flórida, Antilhas, Venezuela, norte da América do Sul e Brasil (do Ceará até Santa Catarina) (Nucci, 2002; Nucci & Melo, 2015).

C. symmetricus foi por muito tempo identificada como *C. vittatus* (Bosc, 1802). Negri *et al.* (2014) utilizando dados morfológicos (coloração dos pereópodos) e moleculares (gene COI) distinguiu ambas as espécies as separando em duas linhagens onde as populações de *C. vittatus* estão distribuídas na costa sudeste dos Estados Unidos e do Golfo do México e as de *C. symmetricus* distribuídas no oeste e sul do Caribe e na costa noroeste da América do Sul a partir da Guiana até Santa Catarina no Brasil. As duas espécies ocorrem geralmente em zonas entre-marés, em águas rasas e são mais frequentemente encontradas em águas estuarinas e de manguezais (Nucci, 2002).

Diante dos fatos supracitados surgem vários questionamentos ao táxon Paguroidea: (1) Os ermitões seguem os padrões das Regras de Bergmann e Rensch (ou, os respectivos inversos)? (2) O dimorfismo sexual de tamanho (SSD) e/ou forma (SShD) sofre variação sob um gradiente latitudinal (Bergmann *vs.* Rensch_(tamanho); Bergmann *vs.* Rensch_(forma))? (3) Essa variação é apenas moldada pela Regra de Rensch ou outros fatores de seleção – seleção sexual, seleção sexual de fecundidade ou natural? (4) O tipo de abrigo pode afetar os padrões evolutivos de dimorfismo sexual de tamanho (SSD) e forma (SShD)?

Tais questionamentos foram avaliadas sob as hipóteses de que: (1) O grupo *Clibanarius* Dana, 1852 seguem a Regra de Bergmann; (2) Ermitões do gênero *Clibanarius* seguem a versão intersexual de tamanho corporal proposta pela Regra de Rensch, visto que os machos são o sexo maior; (3) Latitude magnificará o viés de tamanho corporal inter e intraespecífico em machos do gênero *Clibanarius* (Complexo tamanho-latitude *vs.* Sexo); (4) Complexo tamanho-abrigo *vs.* Latitude: utilização de morfótipos subóticos em menores latitudes restringe o tamanho corporal; (5) A utilização de conchas de morfótipos subóticos, restringe os vieses de dimorfismo sexual de tamanho. (seleção

natural de viabilidade', Blackenhorn 2000) e, conseqüente, nulidade da Regra de Rensch (Complexo tamanho-abrigo *vs.* Sexo).

1. OBJETIVOS

1.1. Objetivo Geral

Avaliar a aplicabilidade das regras macroecológicas (Regra de Bergmann; Rensch), na variação do tamanho corporal em um grupo de ermitões do gênero *Clibanarius* Dana, 1852 (Paguroidea, Diogenidae) no Atlântico Ocidental, em macroescala e microescala evolutiva.

1.2. Objetivos Específicos

- Avaliar se o gênero *Clibanarius* segue a Regra de Bergmann e a Regra de Rensch (ou o seu inverso) isoladas ou conjuntamente;
- Testar a aplicabilidade das Regras de Bergmann e Rensch com relação à mediação do abrigo em relação ao complexo latitude-tamanho.
- Verificar a limitação do abrigo como um direcionador do processo latitude-tamanho *in situ* sob a influência de variáveis preditivas (sexo, latitude, morfótipos de conchas) com intuito de investigar cenários em micro-escala evolutiva distintos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Base de dados

Primeiramente, foi feito o levantamento de dados primários (dados de coleta *in situ*) e secundários (dados de revisão de literatura) relacionados ao tamanho corporal padrão (comprimento do escudo cefalotorácico – SL - distância entre as margens anterior e posterior do escudo cefalotorácico) de populações de ermitões do gênero *Clibanarius* do Atlântico Ocidental: *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. symmetricus*. As espécies *C. tricolor*, *C. vittatus* e *C. foresti* não entraram nas análises por inviabilidade de coleta e dados com número amostral populacional insuficientes.

Os pontos amostrais primários e secundários bem como suas temperaturas médias anuais da superfície do mar para o período 2009-2013 (NASA, 2014) incluem: na costa Norte, Pará (PA, 21.5 °C); Nordeste, Maranhão (MA, 20.8 °C), Piauí (PI, 21.2°C), Ceará (CE, 22.4 °C), Rio Grande do Norte (RN, 20.7°C), Pernambuco (PE, 20.7 °C), Alagoas (AL, 20.6 °C), e Bahia (BA, 20.2 °C); na costa Sudeste, Espírito Santo (ES, 18.5°C) e

São Paulo (SP, 18.2 °C) e na costa Sul: Paraná (PR, 17.7 °C) e Santa Catarina (SC, 17.4 °C) (Figura 1; Tabela 1).

Os dados primários consistem em espécimes de *C. antillensis* (avaliação microecológica, *in situ*, n = 1362), *C. sclopetarius* (n = 314) e *C. symmetricus* (n = 321) que foram coletados manualmente em costões rochosos e áreas de manguezal ao longo da costa brasileira durante a maré baixa (período em que são expostos ao ar) durante os anos de 2011, 2013, 2014, 2018 e 2019.

Foram compilados o tamanho médio geral da população e dados intersexuais de tamanho corporal padrão (tamanho médio de cada gênero sexual, separadamente), bem como dados de latitude. Informações sobre riqueza e tipos de morfótipos de conchas em metabiose, quando apresentadas, foram de acordo com a classificação proposta por Argüelles-Ticó *et al.* (2009). Foram excluídos do levantamento de dados secundários: literatura de nova ocorrência ou quaisquer literaturas que não representam a variação de tamanho corporal populacional, além de informações da literatura cinza (dissertações, teses e resumos de congresso).

Os morfótipos das conchas utilizadas foram julgadas segundo Argüelles-Ticó *et al.* (2009) agrupadas em quatro categorias: (1) neritiforme, concha arredondada ou com a espiral submersa; (2) cônica, concha aproximadamente na forma de um cone, marcadamente mais alta do que mais larga; (3) turriculada, forma de torre com uma longa espiral; e (4) turbinada, em forma de turbante, com uma espiral amplamente cônica, achatada no ápice e abruptamente afunilada na base.

Para avaliação em microescala ecológica, foram analisados os dados *in situ* de *C. antillensis*, espécie amplamente distribuída nos costões rochosos entre-marés de toda a costa brasileira (do Ceará à Santa Catarina).

2.2. Identificação e Biometria

Após coletados os animais foram colocados em um freezer para crioanestesia e em seguida armazenados em álcool 70%. Para os procedimentos de identificação, sexagem e biometria, os ermitões foram removidos de suas conchas, e quando necessário, as conchas foram quebradas utilizando um torno. Os espécimes foram identificados segundo Negri *et al.*, (2014), sexados (observando a presença de gonóporos no terceiro par de pereiópodos – fêmeas, e no quinto par – machos) e, subsequentemente, classificados em três categorias: machos (M), fêmeas não ovígeras (F) e fêmeas ovígeras

(FO) (fêmeas com massa de ovos aderidos aos pleópodos). Os indivíduos intersexos (que apresentam gonóporos no terceiro e quinto pereópodos) foram excluídos.

Os ermitões foram medidos quanto ao comprimento do escudo cefalotorácico (SL) e as espécies de conchas foram validadas segundo Rios (2009). Todos os procedimentos biométricos lineares foram realizados utilizando-se um paquímetro de precisão de 0,01 mm (Mitutoyo®).

Amostras representativas dos ermitões foram, posteriormente, armazenadas na Coleção Científica de Invertebrados Aquáticos da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN) sob o número de voucher: *C. antillensis* GEEFAA/UFRN-1323, GEEFAA/UFRN-1326-1333; *C. symmetricus* GEEFAA/UFRN-1334, GEEFAA/UFRN-1336, GEEFAA/UFRN-1337; *C. sclopetarius* GEEFAA/UFRN-205, GEEFAA/UFRN-1335, GEEFAA/UFRN-1338-1339.

2.3. Análise dos dados

2.3.1. Tamanho vs latitude: Regra de Bergmann

Para calcular a regra de Bergmann, os dados médios da medida padrão do ermitão (comprimento do escudo cefalotorácico - SL) populacional e a latitude foram logaritimizados (\log_{10}) e testados quanto à normalidade e homocedasticidade (Shapiro & Wilk, 1965; Levene, 1960). A Regra de Bergmann foi ajustada aplicando o método de regressão do tipo II (Sokal & Rohlf, 1985; Warton, 2006): $\log_{10}(\text{SL})$ Populacional vs. Latitude. A Regressão do tipo II contabiliza no modelo o erro das variáveis dependente e independente e, foi escolhida pelo fato da Regressão do tipo I (Mínimos quadrados) considerar a reta de ajuste dos resíduos contabilizando o erro somente na variável independente (X), enquanto a variável dependente (Y) tem o efeito fixo (Kendall & Stuart 1973; Sokal & Rohlf, 1985; Warton, 2006).

As análises foram realizadas utilizando o software R (R Development Core Team, 2012) e o pacote “smatr” para análises de RMA (Warton *et al.*, 2012). Um nível de significância de 5% foi adotado para todos os testes (Zar, 2010).

2.3.2. Regra de Rensch e grau de SSD

Para calcular a regra de Rensch e o grau do SSD, os dados de comprimento do escudo cefalotorácico do ermitão (SL) foram logaritimizados (\log_{10}) e testados quanto à normalidade e homocedasticidade (Shapiro & Wilk, 1965; Levene, 1960). A regra de

Rensch foi ajustada aplicando o método de regressão do tipo II (Sokal & Rohlf, 1985; Warton, 2006) na seguinte avaliação: $\text{Log}_{10}(\text{SL})$ Fêmeas vs. $\text{Log}_{10}(\text{SL})$.

Em seguida, o índice de SSD foi calculado como a diferença entre o tamanho médio de macho e fêmea ($M - F$) (Smith, 1999). Os tamanhos médios de fêmeas e fêmeas ovígeras foram somados e divididos por dois ($(F+FO)/2$). Valores positivos indicam dimorfismo de viés em machos, enquanto valores negativos indicam dimorfismo com viés em fêmeas. O índice de SSD foi ajustado aplicando o método de regressão do tipo II (Sokal & Rohlf, 1985; Warton, 2006) na seguinte avaliação: SSD vs. $\text{Log}_{10}(\text{SL})$ Fêmeas.

A hipótese nula da linha de inclinação ($b = 1$, isometria sexual) para a Regra de Rensch foi testada pelos intervalos de confiança de 95% (Warton, 2006). Se a inclinação da reta for maior que 1 ($b > 1$), o SSD evolui consistente com a regra de Rensch e, se a inclinação for menor que 1 ($b < 1$), o SSD evolui contrário a regra de Rensch. Por fim, a análise de variância de dois fatores (ANOVA), populações e sexo, para SL e o teste de Tukey-Kramer (Zar, 2010) foram utilizados como uma verificação *a posteriori* nas diferenças médias de tamanho em relação ao sexo e às populações.

2.3.3. Tamanho-latidade vs sexo: Regra de Bergmann e Rensch

Regressão do Tipo II foi utilizada para investigar a influência da latitude sobre o SSD, considerando latitude em várias avaliações: (1) SSD vs Latitude, (3) $\text{Log}_{10}(\text{SLMachos})$ vs Latitude e (4) $\text{Log}_{10}(\text{SLFêmeas})$ vs Latitude (Lima-Filho *et al.*, 2017). A hipótese nula da linha de inclinação ($b = 0$) foi testada pelos intervalos de confiança de 95% (Warton, 2006).

2.3.4. Influência do Abrigo

A avaliação da influência do abrigo nas espécies de *C. antillensis* (*in situ*) considerando informações de tamanho, latitude, sexo e tipo de abrigo (morfótipo) envolvendo as regras de Bergmann e de Rensch foram empregados na implementação e avaliação de modelos de regressão do tipo II, mencionada acima, nas seguintes avaliações: (1) $\text{Log}_{10}(\text{SL})$ vs Latitude*Morfótipo, (2) $\text{Log}_{10}(\text{SLMachos})$ vs $\text{Log}_{10}(\text{SLFêmeas})$ *Morfótipo, (3) SSD vs $\text{Log}_{10}(\text{SLFêmeas})$ *Morfótipo, (4) SSD vs Latitude*Morfótipo, (5) $\text{Log}_{10}(\text{SLMachos})$ vs Latitude*Morfótipo e (6) $\text{Log}_{10}(\text{SLFêmeas})$ vs Latitude*Morfótipo. Adicionalmente, Modelos Lineares Generalizados (GLM). Ambas as análises são tentativas válidas no intuito de explicar o fenômeno.

Na GLM, previamente à realização das análises estatísticas, os dados foram avaliados quanto a presença de *outliers*, normalidade univariada, homocedasticidade e autocorrelação seguindo os procedimentos e tomadas de decisão descritos em Zuur *et al.* (2010), as variáveis explicativas foram padronizadas em ‘log10’ que normaliza e centraliza os dados, removendo as diferentes tendências de escala e dimensão das variáveis. As variáveis resposta foram ainda testadas quanto a sua distribuição de probabilidade de erro para a distribuição normal. Todas as análises foram realizadas no software R (R Development Core Team 2012). Os seguintes pacotes estatísticos do R foram utilizados para as análises descritas anteriormente: “*stats*” e “*MASS*” (R Development Core Team 2012).

2.3.5. Morfometria geométrica: Dimorfismo Sexual da forma (SShD)

Trinta espécimes adultos de *C. antillensis* livres de injúrias de cada gênero sexual (M, F) de cada população (Ceará, Rio Grande do Norte, Pernambuco, Bahia, São Paulo e Santa Catarina) foram usadas nas análises morfométricas geométricas. Análises morfométricas geométricas se baseiam na configuração de marcos anatômicos para obtenção da informação da forma, com o controle dos efeitos inerentes ao tamanho (Monteiro *et al.*, 2002).

Dois planos de estruturas corporais foram avaliados: dorsal do escudo cefalotorácico (DS) para avaliação do dimorfismo sexual da forma (SShD) e o exopodito do urópodo (URO) para avaliação da sua influência com o tipo de abrigo. Os planos corporais foram obtidos pelas imagens capturadas usando uma câmera digital Bel Eureka (10.0 megapixels) em um estereomicroscópio Zoom Trinocular LAB-SZ25T. As estruturas corporais foram posicionadas no plano central do quadro de imagem e escalonadas em milímetros. Todos os espécimes foram posicionados e sua imagem capturadas através do uso dos equipamentos por apenas um pesquisador (VF Vale).

Para ordenação das imagens digitalizadas de um mesmo plano de estrutura corporal foi utilizado o software tpsUtil (Rohlf, 2013). Para digitalizar os pontos de referência (marcos anatômicos) em cada imagem, foi utilizado o software tpsDig2 (Rohlf, 2006). No plano corporal da DS, 15 marcos anatômicos foram digitalizados e, no URO, 2 marcos anatômicos foram digitalizados e a partir deles reamostrados semilandmarks equidistantes acompanhando o contorno da estrutura (Gunz & Mitteroecker, 2013). As descrições dos marcos seguiram as descrições anatômicas definidas em Fraaije *et al.* (2014) e baseadas em Harvey (1998) respectivamente (Tabela 2).

As configurações de marcos anatômicos foram submetidas à Análise Generalizada de Procrustes (GPA) para a remoção das variações (indesejadas) de posição, escala e rotação da imagem (Dryden & Mardia 1998; Rohlf & Slice 1990). Além disso, são gerados os valores de tamanho de centroide (Size) e as coordenadas de Procrustes (Form). Em seguida, alometria estática e ontogenética foram controlados com a obtenção dos resíduos de uma regressão multivariada das coordenadas de Procrustes (forma) em função dos centróides (tamanho) (Alencar *et al.* 2014). DS foi utilizado o conceito de objeto simétrico (Klingenberg, 2015), considerando simetria bilateral, que neste caso, utilizamos o componente simétrico da forma ao invés do componente assimétrico pois não é alvo de nosso estudo.

Foram utilizadas neste estudo as informações de log centroide (Size; Tamanho), os resíduos da regressão multivariada da forma vs. tamanho (Shape; Forma) e, os scores da componente principal (Form; Formato da estrutura). Size se refere a todas as informações da estrutura, a dimensão e escala geral de um objeto, (Klingenberg, 2016). Shape se refere às informações 2D de uma estrutura retirados tamanho, posição e orientação (Klingenberg & Marugán-Lobón, 2013). Por fim, Form consideram os valores de Shape e Size ao mesmo tempo (Klingenberg, 2016).

Os valores de Size, Form e Shape, foram analisados por uma Análise de Função Discriminante (DFA) (Alencar *et al.*, 2014). A DFA evidencia as variações de distinção entre machos e fêmeas, isoladamente para cada amostra clinal - dimorfismo sexual da forma (SShD) e Sexual Size Dimorphism (SSD).

Além disso, foram observados os valores de distância de Procrustes e Mahalanobis obtidos em comparações da DFA. Por fim, através de uma regressão do tipo II a influência latitudinal na forma (SShD) foi avaliada utilizando a distância de Procrusteslogaritmizada (forma) com dados de latitude (graus decimais logaritmizados). Somente a distância de Procrustes foi considerada pois esta representa a variação absoluta na forma, enquanto que a distância de Mahalanobis representa a variação relativa na forma (Klingenberg & Monteiro, 2005). A hipótese nula de inclinação de regressão = 1 também foi testada pelos intervalos de confiança de 95% (Lima-Filho *et al.*, 2017).

As análises de: Análise Generalizada de Procrustes, regressões multivariadas, análises multivariadas da DFA, foram realizados no software MorphoJ 1.02b@ (Klingenberg, 2011) e análises estatísticas foram desenvolvidas R (R core Team, 2012).

3. RESULTADOS

3.1. Complexo latitude-tamanho: Regra de Bergmann

As médias de tamanho das espécies foram compilada ao longo do gradiente latitudinal de 0° a 26° (Tabela 1). As médias de tamanho das populações variaram de *C. antillensis* de 2.37 ± 0.37 mm a 4.37 ± 0.84 mm, seguido de *C. sclopetarius* de 5.58 ± 3.95 mm a 7.77 ± 1.34 mm e *C. symmetricus* de 3.44 ± 1.60 mm a 8.47 ± 2.49 mm. A análise de variância (ANOVA) para SL entre os sexos e as populações, não mostrou diferença na interação entre eles, apenas para as populações (Tabela 3).

O gênero *Clibanarius* do Atlântico Ocidental revela uma tendência condizente com a regra de Bergmann, ou seja, o tamanho médio corporal aumenta com o aumento da latitude ($R^2 = 0.04$, $p_{RMA} = 0.32$, $b = 0.34$, $p_{(b=1)} < 0.0001$) (Tabela 4, Figura 2a).

Da mesma forma, na análise interpopulacional, as três espécies apresentam clinas condizentes com a regra de Bergmann, com as espécies apresentando crescimento em uma taxa menor que o aumento da latitude (alometria negativa, $b < 1$) (*C. antillensis*: $R^2 = 0.42$, $p_{RMA} = 0.03$, $b = 0.30$, $p_{(b=1)} = 0.0002$; *C. sclopetarius*: $R^2 = 0.81$, $p_{RMA} = 0.10$, $b = 0.16$, $p_{(b=1)} = 0.01$; *C. symmetricus*: $R^2 = 0.56$, $p_{RMA} = 0.02$, $b = 0.19$, $p_{(b=1)} < 0.0001$) (Tabela 4, Figura 2b).

A comparação par a par das inclinações de RMA entre as espécies não foi significativo (*C. antillensis* – *C. sclopetarius*: $p = 0.45$; *C. antillensis* – *C. symmetricus*: $p = 0.46$; *C. sclopetarius* – *C. symmetricus*: $p = 0.99$) indicando que as espécies seguem a mesma trajetória de tamanho sobre o gradiente latitudinal.

3.2. Complexo sexo-tamanho: SSD e Regra de Rensch

3.2.1. Dimorfismo sexual de tamanho (SSD)

Para avaliação do SSD geral, a correlação entre machos e fêmeas do gênero foi altamente significativa ($R^2 = 0.92$, $p_{RMA} < 0.0001$) e, a inclinação de RMA contra a H_0 de $b = 1$, não diferiu significativamente ($b = 1.10$, $p_{(b=1)} = 0.14$, Tabela 4) indicando isometria (Figura 3a).

Entre as populações de cada espécie houve correlação significativa para todas as espécies testadas (*C. antillensis*, *C. symmetricus* e *C. sclopetarius*). A inclinação não diferiu estatisticamente (*C. antillensis*: $b = 1.29$, $p_{(b=1)} = 0.07$; *C. sclopetarius*: $b = 1.53$, $p_{(b=1)} = 0.16$; *C. symmetricus*: $b = 1.45$, $p_{(b=1)} = 0.08$). As espécies *C. antillensis* e *C. symmetricus* apresentaram alometria marginalmente significativa que pode ser indicativo do tamanho macho-enviesados dos ermitões. No entanto, as inclinações das linhas de tendência indicam que o tamanho corporal do macho não diverge mais com o tamanho

médio das fêmeas (Figura 3b).

O teste par a par das inclinações de RMA entre as espécies não foi estatisticamente significativo (*C.antillensis* – *C. sclopetarius*: $p_{(b=1)} = 0.88$; *C. antillensis* – *C. symmetricus*: $p_{(b=1)} = 0.94$; *C. sclopetarius* – *C. symmetricus*: $p_{(b=1)} = 1.00$) indicando que as espécies seguem a mesma trajetória de tamanho intersexual.

3.2.2. Regra de Rensch

A inclinação da RMA para avaliação da regra de Rensch em *Clibanarius*, foi significativamente diferente de 1 e alométrica negativa ($b < 1$) revelando um padrão inverso à regra de Rensch, sinalizando menor divergência do SSD com o tamanho médio das fêmeas ($b = 0.31$, $p_{(b=1)} < 0.0001$) (Tabela 4, Figura 4a).

Na avaliação interpopulacional, das três espécies analisadas, apenas *C. antillensis* apresentou inclinação significativa, mostrando um padrão inverso à regra de Rensch ($b = 0.52$, $p_{(b=1)} = 0.05$). Assim, o dimorfismo sexual cresce a uma taxa menor do que a média do tamanho corporal de fêmeas, enquanto que as outras espécies apresentaram tendência semelhante ao observado a *C. antillensis*, embora não tenha representado significância estatística. *C. sclopetarius*: $b = 0.63$, $p_{(b=1)} = 0.43$; *C. symmetricus*: $b = 0.76$, $p_{(b=1)} = 0.46$) (Figura 4b).

O teste par a par das inclinações de RMA entre as espécies não foi significativo (*C.antillensis* – *C. sclopetarius*: $p_{(b=1)} = 0.98$; *C. antillensis* – *C.symmetricus*: $p_{(b=1)} = 0.82$; *C. sclopetarius* – *C. symmetricus*: $p_{(b=1)} = 0.99$) indicando que as espécies seguem a mesma trajetória no dimorfismo sexual de tamanho.

3.3.Complexo latitude-tamanho vs sexo: Bergmann e Rensch

A regressão do SSD e latitude não mostrou correlação significativa tanto para o gênero do Atlântico Ocidental, quanto na avaliação para as espécies separadamente (gênero *Clibanarius*: $R^2 = 0.03$, $p_{RMA} = 0.39$; *C. antillensis*: $R^2 = 0.005$, $p_{RMA} = 0.83$; *C. sclopetarius*: $R^2 = 0.49$, $p_{RMA} = 0.30$; *C. symmetricus*: $R^2 = 0.06$, $p_{RMA} = 0.54$) (Tabela 4).

A divergência específica do sexo em resposta ao gradiente latitudinal também foi analisada frente aos resultados da avaliação da Regra de Rensch isoladamente (Figura 5 a, b). Para as fêmeas, a variação interpopulacional corporal foi magnificada pela latitude, revelando que a variação de tamanho corporal é modulada pela estrutura corpórea das fêmeas e não pelo SSD em *C. antillensis* ($R^2 = 0.44$, $p_{RMA} = 0.03$) e *C. symmetricus* (R^2

= 0.56, $p_{RMA} = 0.02$). Portanto, apesar do SSD não ser evidente na variação latitudinal, fêmeas respondem a este efeito (Tabela 4, Figura 5 a, b). Em *C. sclopetarius* não houve correlação significativa ($R^2 = 0.72$, $p_{RMA} = 0.15$). Para os machos, todas as espécies não mostraram correlação significativa ($p_{RMA} > 0.05$), *C. symmetricus* apresentou correlação marginalmente significativa ($R^2 = 0.41$, $p_{RMA} = 0.06$).

A comparação par a par das avaliações acima não diferiu entre as espécies ($p > 0.05$) seguindo a mesma trajetória de tamanho.

3.4. Complexo tamanho-abrigo vs. latitude e sexo: Limitação do abrigo

Todas as avaliações da regra de Bergmann (tamanho da população e latitude), regra de Rensch (tamanho de macho e fêmea e dimorfismo sexual de tamanho - SSD) e a interação das duas regras (SSD, tamanho de machos e tamanho de fêmeas e latitude) em *C. antillensis* (dados *in situ*) sob influência do morfótipo de conchas não apresentaram resultados significativos tanto nas análises de regressão do tipo II e como na GLM (Tabela 5 e Tabela 6, respectivamente).

O teste par a par da inclinação das retas entre os grupos nos modelos de regressão do tipo II mostra que não há influência dos morfótipos e o tamanho corporal de *C. antillensis* ($p_{(b=1)} > 0.05$, tabela 5). Adicionalmente, na GLM, não houve diferença estatisticamente significativa tanto entre as retas da interação dos modelos avaliados como também nas múltiplas comparações das médias ($p > 0.05$, Tabela 6).

3.5. Dimorfismo sexual da forma (SShD)

Os valores das distâncias de Procrustes e Mahalanobis obtidos em comparações intrapopulacionais entre os sexos mostraram distinções da forma entre machos e fêmeas de *C. antillensis* (*in situ*) em cada população (Tabela 7).

Para a avaliação da regra de Bergmann, a informação de Size da dorsal do escudo cefalotorácico (DS) não houve correlação estatisticamente significativa ($R^2 = 0.39$, $p_{RMA} = 0.13$). Os resultados da avaliação de Size para as regras de Rensch, Bergmann e Rensch conjuntamente, não diferiram dos resultados de tamanho corporal de *C. antillensis*. Na avaliação do dimorfismo sexual, Size(DS) de machos e fêmeas mostra isometria, ou seja, a inclinação de RMA contra a H_0 de $b = 1$, não diferiu significativamente ($R^2 = 0.78$, $p_{RMA} < 0.05$, $b = 1.02$, $p_{(b=1)} = 0.92$) (Tabela 8, Figura 6).

Para o teste da regra de Rensch, o dimorfismo sexual de tamanho (Size) não

mostrou efeito no grau de dimorfismo entre machos e fêmeas, mostrando isometria (SSD(DS), $b = -1.20$, $p_{(b=1)} = 0.70$). No entanto, a investigação do dimorfismo sexual de Shape (SShD) e Form (SSForm) revelaram o padrão inverso à regra, com alometria negativa ($b = -0.06$, $p_{(b=1)} \leq 0.0001$; $b = 0.08$, $p_{(b=1)} \leq 0.0001$, respectivamente), ou seja, uma diminuição da variação de shape intersexual da estrutura com o aumento do tamanho de fêmeas e o aumento da variação intersexual de forma (Tabela 8, Figura 7).

Na avaliação da divergência específica do sexo e latitude, os valores do dimorfismo sexual de Size mostraram correlação marginalmente não significativa para fêmeas ($R^2 = 0.52$, $p_{RMA} = 0.07$). Dimorfismo sexual de Size, Shape e Form não mostraram correlação estatisticamente significativa. No entanto, mostraram tendências de diminuição da variação de dimorfismo sexual de size, shape e forma ($b = -0.34$, $p_{(b=1)} \leq 0.05$; $b = -0.16$, $p_{(b=1)} \leq 0.0001$; $b = -0.02$, $p_{(b=1)} \leq 0.05$, respectivamente) com o aumento da latitude (Tabela 8, Figura 8).

Na avaliação da influência do abrigo, para o teste da regra de Bergmann as regressões de RMA para investigação de Size (URO) entre as populações não mostraram correlação estatisticamente significativa ($R^2 = 0.32$, $p_{RMA} = 0.24$). Na avaliação do dimorfismo sexual, a informação de tamanho global de machos e fêmeas Size(URO) revelou isometria ($b = 0.85$, $p_{(b=1)} = 0.62$) (Tabela 8, Figura 9).

Para o teste da regra de Rensch o dimorfismo sexual da informação de Size (SSD) não mostrou efeito no grau de dimorfismo entre machos e fêmeas, mostrando isometria ($b = -1.66$, $p_{(b=1)} = 0.33$). No entanto, a informação de Shape (SShD) e Form (SDForm) revelaram o padrão inverso à regra, com alometria negativa ($b = 0.11$, $p_{(b=1)} \leq 0.001$; $b = 0.11$, $p_{(b=1)} \leq 0.001$, respectivamente). Em outras palavras, no inverso da regra de Rensch, uma diminuição da variação intersexual da forma e formato do urópodo com o aumento do tamanho de fêmeas (Tabela 8, Figura 10).

Na interação das duas regras, Bergmann e Rensch, tanto os valores do dimorfismo sexual de Size (SSD) Shape (SShD) e Form (SDForm) e os valores de Size de cada sexo, separadamente, não mostraram correlação estatisticamente significativa (Tabela 8). No entanto, Size, Shape e Form apresentaram tendências em direções diferentes. Size e Form mostram uma diminuição da variação intersexual do urópodo com o aumento da latitude em quanto Shape mostra aumento da variação intersexual de forma com o aumento da latitude ($b = -0.42$, $p_{(b=1)} \leq 0.05$; $b = -0.03$, $p_{(b=1)} \leq 0.05$; $b = 0.03$, $p_{(b=1)} \leq 0.0001$, respectivamente) (Tabela 8, Figura 11).

4. DISCUSSÃO

O gênero *Clibanarius* distribuído ao longo do Atlântico Ocidental é um componente importante dos habitats entre-marés, sublitorais e manguezais. Considerados organismos-chave na dinâmica trófica e na ciclagem de nutrientes desses sistemas. A ampla distribuição e o estabelecimento desses animais nesses habitats derivam da evolução de estratégias populacionais adaptativas, onde pressões seletivas podem estabelecer limites à distribuição dessas espécies e conduzir à variação fenotípica entre populações (Fransozo & Mantelatto, 1998; Mantelatto & Sousa 2000; Negri *et al.*, 2014).

Este estudo mostra que a variação do tamanho corporal entre as populações segue as clinas de Bergmann corroborando com as nossas previsões. Tamanho e forma do escudo cefalotorácico mostram isometria de machos e fêmeas entre as populações de *Clibanarius* e, o grau de dimorfismo segue o inverso da regra de Rensch, contrário as nossas previsões, uma vez que o viés padrão de tamanho corporal em ermitões (linhagem) é em machos. A latitude magnificou o efeito da variação corporal apenas em fêmeas, evidenciando que tamanho e forma corporal das fêmeas é mais plástico ao ambiente. O abrigo (conchas) não teve relação com o tamanho corporal analisado e, nem nos efeitos isolados ou conjuntamente com a latitude e sexo. No tamanho e forma do urópodo evidenciamos isometria em machos e fêmeas, o grau de dimorfismo sexual segue o inverso da regra de Rensch e, a relação entre o dimorfismo sexual de tamanho e da forma com a latitude mostraram tendências distintas.

4.1. Complexo latitude-tamanho: Regra de Bergmann

Segundo Mayr (1956; 1963, p. 319) “regras ecogeográficas são generalizações puramente empíricas que descrevem os paralelos entre a variação morfológica e as características do ambiente físico”. O autor citado anteriormente ainda destaca que há distinção entre o padrão e o mecanismo que leva ao padrão. Em razão disto, Watt *et al.* (2010) sugeriram diversos critérios para a regra original de Bergmann, como por exemplo: (1) ser analisada apenas em homeotérmicos, (2) considerar somente o seu mecanismo inerente (conservação de calor) e, (3) desenvolver métodos para testar o mecanismo ao invés de avaliar somente se a tendência observada se mantém. Em contrapartida, O’Hara (2005) e Olalla-Tárraga (2011) argumentam que “regras são leis correlatas que não necessitam ser causais e são sujeitas ao escrutínio da investigação empírica”. Em adição, a vasta literatura especializada apresenta vários outros mecanismos para complementar o padrão observado por Bergmann em diversos organismos

endotérmicos e ectotérmicos (Wolverton *et al.*, 2009; Ho *et al.*, 2010; Martinez *et al.*, 2013; Vinarski *et al.*, 2014). No entanto, investigações em invertebrados marinhos são incipientes e encontrar mecanismos e explicações ecológicas e evolutivas à essas leis em diversos táxons e níveis taxonômicos é uma maneira de compreender melhor suas predições.

Bergmann (1847) propôs que o mecanismo responsável pelo maior tamanho corporal em latitudes mais altas para animais homeotérmicos seja a conservação de calor. Ectotérmicos dependem de fontes externas para ganho de calor e, são incapazes de produzir calor metabólico (Kingsolver & Huey, 2008). Temperaturas mais quentes são associadas com menor tamanho do corpo em ectotérmicos aquáticos (Forster *et al.*, 2012) e um tamanho corporal menor aumenta a relação área de superfície-volume, o que aumenta as trocas de calor corpo-ambiente mais eficientemente (Seuront *et al.*, 2018). Por isso, muitos são vulneráveis às mudanças ambientais e ao aquecimento climático impondo limites à sua sobrevivência (Marshall *et al.*, 2015; Brahim *et al.*, 2019).

Crustáceos são ectotérmicos e possuem termorregulação comportamental, capazes de aclimação térmica e estratégias de inatividade ou repouso (Lagerspetz & Vainio, 2006). Os ermitões que vivem entre-marés são euritópicos, capazes de ajustes fisiológicos e comportamentais em resposta ao estresse à dessecação, salinidade e temperatura, como por exemplo, a capacidade de manter o suprimento de oxigênio estável (Reese, 1969; Young, 1979; Gherardi, 1990; Madeira *et al.*, 2018), economia de energia metabólica (Madeira *et al.*, 2015) e, padrão de zonação ao longo do ambiente entre-marés com espécies mais tolerantes ocorrendo nas zonas mais altas (Turra & Denadai, 2001). Da mesma forma, os gastrópodes que vivem entre-marés também são resilientes às variações desse ambiente e também dependentes do nível ocupado na costa (Vermeij, 1971; Marshall *et al.*, 2015; Seuront *et al.*, 2018).

Adicionalmente, o gênero *Clibanarius* também é muito bem adaptado e tolera uma ampla gama de habitats e condições ecológicas, devido à sua ampla distribuição e ao padrão de zonação ao longo do ambiente entre-marés, inclusive capaz de habitar zonas mais altas do que espécies do gênero *Pagurus* Fabricius, 1775 e *Calcinus* Dana, 1851, por exemplo (Young, 1978, 1980; Gherardi, 1990). O uso obrigatório de conchas vazias de gastrópodes lhes permitem evitar a dessecação e o estresse térmico (Reese, 1969), embora o abdômen mole dos ermitões também ajude na regulação osmótica (Castillo *et al.*, 1988). Turra e Denadai (2001) já reportaram que a maior frequência de utilização de *Clibanarius* a determinados morfótipos de conchas permite a retração total do corpo e, a

retenção de água em seu interior. Além disso, o hábito de deixar a abertura da concha voltada para cima os protege dos fatores estressantes osmóticos e térmicos. Por exemplo *C. antillensis*, uma espécie de menor tamanho corporal que as outras espécies do presente estudo, utilizam mais conchas de espirais altas como as de *Cerithium Bruguière*, 1789 – diminuído a razão superfície-volume – que podem os proteger do estresse térmico e a dessecação (Turra & Leite, 2001; Turra & Denadai, 2001; Silveira *et al.*, 2017). Portanto, os ermitões apresentam plasticidade em resposta às temperaturas ambientais. Assim, o aumento do tamanho do corpo com o aumento da latitude (consequente diminuição da temperatura) pode ser ocasionado pela diminuição das pressões seletivas de um ambiente entre-maré de clima quente.

Outro mecanismo que o tamanho do corpo pode ser influenciado é pela disponibilidade de alimento, que varia geograficamente em função da variação da produtividade primária (Lindsey, 1966; Huston & Wolverton, 2011). O padrão de produtividade primária marinha aumenta nas altas latitudes e onde há ressurgências de águas ricas em nutrientes (Huston & Wolverton, 2009; Miloslavich *et al.*, 2011), que no Brasil, estão situadas na região sudeste e sul sob influência da corrente quente do Brasil (BC) e da massa de Água Central do Atlântico Sul (ACAS) mais fria (Barroso *et al.*, 2016; Pereira *et al.*, 2018). Assim, o aumento da produtividade primária marinha e, consequentemente maior qualidade e disponibilidade de alimento em águas frias (maiores latitudes) pode ter efeito positivo sobre o tamanho corporal e história de vida (taxa de crescimento, desenvolvimento e reprodução) dos ectotérmicos como por exemplo já observado para gastrópodes marinhos (Ho *et al.*, 2010) e crustáceos (Hartnoll, 2001; Castilho *et al.*, 2007; Frameschi *et al.*, 2014b).

Castilho *et al.* (2007) em um estudo comparativo da variação latitudinal da estrutura populacional e tamanho da maturidade reprodutiva em fêmeas de camarão *Artemesia longinaris* Spence Bate, 1888 em São Paulo (23°S) e Mar del Plata (Argentina, 38°S), observaram que as tendências nos parâmetros reprodutivos de *A. longinaris* mostradas no tamanho corporal e no tamanho da maturidade reprodutiva, foram menores em fêmeas da região tropical do que aquelas da área de amostragem de clima frio. Segundo os autores, a tendência de aumento do tamanho do corpo e atraso na maturidade sexual com o aumento da latitude parece estar correlacionada com a diminuição da temperatura da água juntamente com a intrusão da ACAS e o aumento da produtividade do plâncton - a principal fonte alimentar de *A. longinaris* - em latitudes mais altas.

De acordo com Berrigan & Charnov (1994) os ectotérmicos amadurecem mais tarde em um tamanho menor quando as taxas de crescimento são reduzidas pela redução na qualidade dos alimentos, em contrapartida, amadurecem mais tarde em um tamanho maior quando as taxas de crescimento são reduzidas pela diminuição da temperatura. Portanto, uma fonte alimentar de alta qualidade em baixas temperaturas influencia fortemente o tamanho corporal e a história de vida dos crustáceos Decapoda.

A influência da temperatura na história de vida dos ectotérmicos é consistente à explicação adicional à regra de Bergmann conhecida como regra tamanho-temperatura (Atkinson, 1994) em que a variação de temperatura afeta o tamanho final dos ectotérmicos adultos. Atkinson (1994) em uma revisão de estudos de laboratório mostrou que, para a maioria dos ectotérmicos (> 80%), incluindo bactérias, protistas, insetos, crustáceos e vertebrados, criados a baixas temperaturas atingem um tamanho corporal adulto maior apesar de uma taxa de crescimento mais lenta e maturidade reprodutiva tardia do que os seus co-específicos criados em temperaturas mais quentes. Baseados em resultados de meta-análise (Forster *et al.*, 2012) esta regra parece ser padrão em um ectotérmicos aquáticos, como os crustáceos.

Nos crustáceos, a alocação de energia para o crescimento e a reprodução são antagônicos, ou seja, quando a energia é gasta para o crescimento o seu desenvolvimento gonadal para e, quando a energia é investida para o seu desenvolvimento gonadal, o seu crescimento é interrompido (Hartnoll, 1982). Diversos fatores podem alterar as taxas de crescimento e desenvolvimento de um crustáceo. Hartnoll (1982; 2001) constatou que a temperatura influencia a taxa de crescimento nos crustáceos: em altas temperaturas a taxa de crescimento aumenta, reduz o período intermuda, atingem a maturidade reprodutiva precocemente, e conseqüentemente atingem tamanhos menores. Em contrapartida, a diminuição da temperatura prolonga a sua vida útil (o tempo para atingir um estágio específico do ciclo de vida ou a maturidade sexual) e conseqüentemente o tamanho do corpo é maior.

Essa tendência de variação do tamanho corporal e história de vida foi observado em estudos de parâmetros populacionais como fecundidade, contagem e tamanho médio do diâmetro do ovo em diferentes populações da mesma espécie em resposta a um gradiente geográfico/temperatura ambiental: Jones & Simons (1983) em *Helice crassa* (Grapsidae); Lardies & Castilla (2001) em *Pinnaxodes chilensis* (Pinnotheridae); Lardies & Wehrmann (2001) em *Betaeus truncatus* (Alpheidae); Castilho *et al.* (2007) em *Artemesia longinaris* (Penaeidae); Castiglioni *et al.*, (2011) para *Ucides cordatus*

(Ucididae); Hirose *et al.* (2013) em *Uca uruguayensis* (Ocypodidae); Rodrigues & Martinelli-Lemos (2019) em *Clibanarius symmetricus* (Diogenidae).

Embora os mecanismos relacionados à regra tamanho-temperatura permaneçam incertos até o momento, os prováveis fatores em crustáceos, segundo Jones & Simons (1983) e Hines (1989), são a temperatura e fotoperíodo que podem produzir clinas latitudinais nas taxas metabólicas, crescimento somático e, tamanho, resultando em taxas de crescimento mais lentas para indivíduos maiores e mais velhos, além de atraso na maturidade em latitudes mais altas. Contudo, Forster *et al.*, (2012) propôs um mecanismo que pode afetar o tamanho do corpo e as taxas de crescimento em ectotérmicos aquáticos (marinhos e de água doce); o suprimento de oxigênio e sua limitação em resposta ao aquecimento climático. O autor citado anteriormente destaca que neste caso os organismos que experimentam níveis mais baixos de oxigênio possuem custo energético de ventilação e circulação maior. Esta limitação aparenta ser mais afetada em espécies de habitat costeiro (Ohlberger, 2013).

Para as populações de *Clibanarius* ao longo de sua distribuição, podemos propor que a latitude é um proxy para outras variáveis como temperatura ambiental, produtividade/qualidade de alimento. A correlação positiva entre o fenótipo tamanho corporal e a latitude pode surgir como resultado de não apenas um único mecanismo, mas das interações sinérgicas destes direta ou indiretamente, dos quais devem ser testados.

As clinas de tamanho corporal em ermitões frente as características de história de vida (crescimento somático e reprodução) do organismo são concordantes com a regra tamanho-temperatura (Atkinson, 1994). As observações de estudos e exemplos da literatura aparentam ser o cenário padrão em crustáceos, embora os mecanismos que guiam ainda permaneçam incertos, ou mesmo, avaliações sistemáticas não tenham sido realizadas para os principais *taxa* de Crustacea. As tendências discutidas anteriormente podem refletir diferentes estratégias reprodutivas entre as populações e, conseqüentemente influenciar o dimorfismo sexual de tamanho pelas respostas de machos e fêmeas ao longo do gradiente ambiental.

4.2. Complexo sexo-tamanho: SSD e Regra de Rensch

Os resultados do presente estudo as espécies mostram isometria no tamanho corporal ($b = 1$), ou seja, tamanho médio dos machos não muda ou varia mais com o aumento do tamanho médio das fêmeas.

Segundo Shine (1989), o SSD pode evoluir de três processos principais: seleção

sexual, seleção de fecundidade e a seleção natural de divergência ecológica. A seleção sexual favorece o tamanho dos machos devido à competição intra-sexual ou a escolha por fêmeas. A seleção de fecundidade favorece o tamanho de fêmeas influenciando o tamanho da ninhada (ovo ou prole). Por fim, a seleção natural de divergência ecológica atua em fatores ecológicos que influenciam a direção e, o grau do SSD, amplificando ou restringindo este fenômeno. Em adição, Fairbairn (2005) menciona que a plasticidade diferencial assume que uma maior plasticidade fenotípica em um sexo pode ser decorrente de uma maior resposta deste aos fatores ambientais.

A literatura aponta como regra geral, que em ermitões, os machos atingem tamanhos maiores que as fêmeas (por exemplo: Bach *et al.*, 1976; Blackstone, 1985; Bertness, 1981a; Asakura, 1995; Wada, 1999, 2001; Turra, 2005; Frameschi *et al.*, 2014b). Atribui-se a taxa de crescimento mais acelerada em machos com relação as fêmeas à seleção sexual aumentando o *fitness* no comportamento agonístico de disputa ou dominância do recurso (conchas) e por acesso as fêmeas (Bertness, 1981a; Wada, 1999). Isto favorece as chances de acasalamento e, conseqüentemente, contribuem geneticamente para a próxima geração. Em contrapartida, a ausência de conspicuidade no tamanho corporal dos machos deve-se à seleção de fecundidade aumentando o tamanho corporal de fêmeas produzindo descendentes maiores ou restrições ecológicas em um ou ambos sexos como a limitação de recursos que podem mudar a direção/magnitude do dimorfismo sexual (Shine, 1989; Fairbairn, 1997).

Um importante mecanismo proximal da seleção sexual é o comportamento de cópula e escolha das fêmeas (Contreras-Garduño & Córdoba-Aguilar, 2006; Jones & Rotherman, 2009). Alguns estudos mostram que os machos de *Clibanarius* apresentam o comportamento de cópula forçada e competição de esperma. Neste tipo de comportamento, o macho agarra a concha da fêmea com batidas frequentes (*rapping*) induzindo-a sair e, assim ficar receptiva ao macho. Em seguida, há o comportamento de guarda, ou de enterrar a fêmea até a extrusão dos ovos (Turra, 2005). Ainda de acordo com o autor citado anteriormente, neste caso, machos tinham tamanhos maiores que fêmeas para agarrá-las e defendê-las. Outros estudos da escolha de fêmeas parecem não ter relação com o tamanho corporal dos machos e sim pelos atributos das conchas. Hazlett (1989) em um estudo de comportamento da escolha por fêmeas em *C. zebra* (Dana, 1852) e *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791) observou que para *C. zebra* o sucesso reprodutivo variou pouco com o tamanho corporal, mas foi fortemente influenciada pelas espécies de conchas habitadas por machos. Ou seja, as fêmeas não responderam aos padrões de

comportamento pré-copulatórios executados pelos machos em conchas de *Trochus* Linnaeus, 1758 e *Nerita* Linnaeus, 1758, que têm baixas espirais. Resultado semelhante foi encontrado por Harvey (1990) em que a escolha de parceiros de *C. digueti* não estava relacionada com o tamanho, apesar do dimorfismo sexual aparente.

A escolha de fêmeas por machos maiores pode aumentar o tamanho médio do corpo do macho através da história evolutiva em espécies relacionadas (Simpson *et al.*, 2016). A ausência de diferenças conspícuas de tamanho corporal entre os sexos em ermitões do gênero *Clibanarius* no Atlântico Ocidental no presente estudo pode ser atribuído ao incremento no tamanho corporal relacionado fortemente à dominância competitiva, competição direta entre machos (competição intrasexual) e a exploração do recurso (concha) de melhor qualidade entre os sexos do que a seleção sexual propriamente dita. Por outro lado, um aumento no tamanho corporal de fêmeas aumenta a sua fecundidade (Turra & Leite; 1999; Mantelatto & Garcia, 1999; Sant'Anna *et al.*, 2009). A força de seleção sexual em machos pode ser contrabalanceada pela força de seleção de fecundidade.

Portanto, a ausência de dimorfismo no tamanho do corpo de fêmeas e machos pode ser atribuído à história de vida, restrições energéticas e ecológicas (Liao *et al.*, 2012). As taxas de crescimento, desenvolvimento e a longevidade diferentes de machos e fêmeas durante a ontogenia (Turra & Leite, 2000; Sant'Anna *et al.*, 2008), dominância competitiva de machos (Bertness, 1981a) juntamente com restrições ecológicas como limitação de conchas grandes no ambiente e estratégias reprodutivas como reprodução contínua e sazonal pode causar investimentos reprodutivos diferentes em ambos sexos e entre populações (Duffy & Thiel, 2007).

4.2.1. Regra de Rensch

Contrariando a nossa hipótese, nossos resultados revelaram um padrão inverso à regra de Rensch com a menor divergência do SSD em relação ao tamanho corporal entre as populações de *Clibanarius*. Possivelmente, a seleção sexual com viés em machos não seja a principal força evolutiva do tamanho corporal em *Clibanarius* do Atlântico Ocidental. Simpson *et al.* (2016) também não encontrou suporte para a regra de Rensch no caranguejo *Petramithrax pygmaeus* (Bell, 1836) (Mithracidae) e, para a superfamília Majoidea.

O inverso da regra de Rensch é atribuído à seleção de fecundidade no tamanho de

fêmeas. A seleção de fecundidade prevê que fêmeas maiores aumentam o tamanho da ninhada (ovo/prole) produzem mais descendentes que fêmeas menores, resultando em maior sucesso reprodutivo ao longo da vida (Shine, 1988). A seleção de fecundidade é amplamente encontrada em muitos táxons vertebrados e invertebrados ectotérmicos, principalmente em artrópodes (Fairbairn, 1997; Blanckenhorn *et al.*, 2007).

Harvey (1990) em um estudo sobre dimorfismo sexual de tamanho e escolha de parceiros, verificou para *C. digueti* no Golfo da Califórnia, que apesar de mostrar forte dimorfismo sexual em relação ao tamanho, ambos os sexos ganharam em parâmetros relacionados ao *fitness* com o aumento do tamanho corporal. Neste estudo machos cortejadores eram mais pesados do que os não cortejadores e, aumento no tamanho da massa de ovos foi observado com aumento do tamanho corporal em fêmeas. Além disso, a escolha de parceiros não estava relacionada com o tamanho. Harvey (1990) pôde concluir que embora a seleção sexual agindo sobre os machos a tamanhos maiores, o viés do dimorfismo nesta espécie pode ser resultado de uma fraca seleção de fecundidade atuando nas fêmeas ao invés da seleção sexual que age nos machos. Enquanto a limitação do tamanho de fêmeas deveria ser pela disponibilidade limitada de conchas grandes no ambiente.

4.3. Complexo latitude-tamanho vs sexo: Bergmann e Rensch

A variação do tamanho corporal ao longo do gradiente latitudinal é modulada pela estrutura corpórea das fêmeas e não como prevíamos que a latitude iria magnificar o dimorfismo sexual com viés corporal em machos. Interpopulacionalmente, a latitude magnificou a vantagem no tamanho corporal em fêmeas para as populações de *C. antillensis* e *C. symmetricus*.

De acordo com Teder & Tammaru (2005) e Fairbairn (2005) o padrão do SSD entre populações reflete principalmente a plasticidade fenotípica diferencial do tamanho do corpo em machos e fêmeas. A hipótese da plasticidade diferencial prediz que a maior plasticidade fenotípica em um dos sexos decorre de maior sensibilidade deste aos fatores ambientais (van de Kerk *et al.*, 2016).

A variação clinal no tamanho corporal de fêmeas aumentando com a latitude crescente pode ser explicada pela plasticidade fenotípica no tamanho corporal da fêmea atuando nas estratégias de vida e tipo de reprodução para maximizar o seu *fitness* reprodutivo. As taxas reprodutivas de algumas espécies podem variar com o ambiente e o tamanho do corpo e, portanto, as decisões de alocação de energia para a reprodução são

importantes (Imazu & Asakura, 1994; Yoshino *et al.*, 2001; 2002; Duffy & Thiel, 2007). As demandas energéticas de ambos sexos, principalmente de fêmeas em altas latitudes (menores temperaturas) podem ser menos restritivas, bem como relaxamento das pressões seletivas de competição inter-intraespecíficas, por exemplo (Harvey, 1990).

Em muitas espécies tropicais, a reprodução é contínua, e em espécies pequenas, as fêmeas podem produzir ninhadas subsequentes em semanas apresentando um alto esforço reprodutivo enquanto, em espécies grandes, atrasam a reprodução e apresentam menor esforço reprodutivo (Carlson & Ebersol, 1995; Duffy & Thiel, 2007). Além disso, alto esforço reprodutivo pode estar associado a um alto risco de mortalidade por predadores devido a utilização de conchas pequenas (Carlson & Ebersol, 1995).

C. antillensis, espécie de pequeno porte, apresenta reprodução contínua mesmo em populações subtropicais e tropicais (Turra & Leite, 1999, 2000; Moura, 2016, respectivamente). Em contrapartida, diferentes estratégias de reprodução foram observadas para *C. symmetricus* que apresentou reprodução sazonal em populações subtropicais (Turra & Leite, 2000; Sant'Anna *et al.*, 2009) e reprodução contínua em populações tropicais (Rodrigues & Martinelli-Lemos, 2019; Danin *et al.*, 2019). Os autores atribuíram aos diferentes padrões reprodutivos à temperatura como o principal fator regulador da atividade metabólica, bioquímica e hormonal destas espécies. O padrão latitudinal nas estratégias reprodutivas atribuídas à temperatura também foi observado para camarões (da Costa & Fransozo, 2004; Castilho *et al.*, 2007; da Costa *et al.*, 2010; van de Kerk *et al.*, 2016), caranguejos (Colpo & López-Greco, 2017) e um grupo irmão dos ermitões, a família Lithodidae (Thatje & Hall, 2016).

4.4. Complexos tamanho-abrigo vs. latitude e tamanho-abrigo vs. sexo

Nossos resultados não mostram nenhum apoio às hipóteses das relações dos morfótipos de conchas com a latitude e os sexos para nenhuma de nossas avaliações. Nossas predições eram de que, em latitudes menores a disponibilidade de conchas de morfótipo subótimo, reduziria os vieses de dimorfismo sexual de tamanho devido as limitações de crescimento e restrições fisiológicas em um ambiente entre-maré tropical.

Blanckenhorn (2000) menciona que a seleção para tamanhos corporais grandes de um organismo (influenciadas pela seleção sexual) é equilibrada por forças seletivas opostas restritivas e, sugere que ermitões estejam sob este tipo de seleção, a seleção de viabilidade. A viabilidade de um indivíduo é a sua capacidade de sobreviver ou não (Endler, 1986). Os custos de viabilidade de um indivíduo na natureza podem ser mais

responsivos do que qualquer outro tipo de força seletiva (Wade & Kalisz, 1990; Mojica & Kelly, 2010). Em *Clibanarius*, a relação fenótipo-*fitness* pode ser mediada por forças restritivas (estresse térmico, competição, predação, limitação de recursos), atuando em ambos sexos, em um ambiente altamente variável que faz com que a seleção sexual não seja a principal força de seleção no fenótipo tamanho corporal.

Este fato pode ter sido atribuído à avaliação da categoria ‘morfótipo’ nos modelos. Sugerimos que o agrupamento de conchas de acordo com a sua morfologia poderia ser uma maneira para compreender melhor a ocupação do padrão em áreas de alta diversidade. Além disso, a arquitetura da concha (morfótipo) pode estar diretamente relacionada ao tamanho/forma corporal dos ermitões e pode ser um preditor do sucesso reprodutivo, por exemplo, produção de ovos (Hazlett, 1989; Turra & Leite, 2003; Contreras-Garduño & Córdoba-Aguilar 2006).

Outro fator que pode mascarar os resultados dos modelos para a influência do abrigo, é a maior frequência de utilização do gênero *Clibanarius*, principalmente *C. antillensis* que foi a espécie-modelo desta avaliação por conchas de espirais altas, principalmente conchas de *Cerithium sp.* já relatadas em muitos estudos (Turra & Leite, 2001, 2002; Turra & Denadai, 2004; Ribeiro *et al.*, 2016; Silveira *et al.*, 2017).

O que foi observado por Silveira *et al.*, (2017) para uma população de *C. antillensis* em que observou alometria negativa no tamanho dos ermitões e sugeriu que um único tipo de concha ocupada, *C. atratum*, poderia estar modulando as taxas de crescimento nesta espécie. Além de uma maior utilização de conchas de menor qualidade, em uma escala de tempo evolutiva, é comum em indivíduos pequenos ou espécies competitivamente subordinadas na luta por conchas para minimizar a competição interespecífica (Bertness, 1981a; Turra & Leite, 2003; Sant’Anna *et al.*, 2012).

A ocupação de determinadas espécies de conchas reflete a disponibilidade e diversidade destas no ambiente (Pinheiro *et al.*, 1993; Vale *et al.*, 2017). Portanto, sugerimos que a riqueza de conchas entre populações (resultado do *turnover* de diversidade beta) ou o tamanho das conchas, e não o morfótipo, seriam as variáveis que poderiam fornecer resultados mais precisos quanto à limitação do abrigo no *fitness* dos ermitões.

4.5. Dimorfismo sexual da forma (SShD)

De acordo com Fairbairn (2016) tamanho e forma são os traços mais conspícuos

e mais prováveis de mostrar dimorfismo sexual morfológico em Ecdysozoa. Dimorfismo sexual é frequentemente observado em crustáceos, reflexo das várias pressões seletivas em um ou ambos sexos nas populações (Duffy & Thiel, 2007).

Embora o dimorfismo sexual com viés para machos seja bem documentado dentro das populações em ermitões (Contreras-Garduño & Córdoba-Aguilar 2006), neste estudo, o padrão entre as populações do dimorfismo sexual de tamanho foi semelhante ao padrão interpopulacional do dimorfismo sexual de forma para a espécie avaliada *C. antillensis*, mostrando monomorfismo de tamanho e forma do escudo cefalotorácico entre machos e fêmeas. Padrões intra e interespecíficos, bem como intra e interpopulacionais devem ser considerados independentemente, pois as comparações pontuais podem exacerbar variações locais de um fenômeno (Blackburn, 1999). Assim, devemos considerar que as variações latitudinais constituem em sua essência um *continuum* (Blackenhorn *et al.* 2006) de possibilidades entre as condições extremas em relação a variação corporal.

Possivelmente, as mesmas forças de seleção estejam atuando no tamanho e na forma corporal. A verificação da direção e o grau de dimorfismo sexual da forma pode ser melhor para prever as variações que ocorrem, mesmo sem dimorfismo sexual aparente (Schwarzkopf, 2005). A regra de Rensch foi aceita para as informações de forma e shape e uma quase correlação positiva na informação de tamanho (size) para divergência de fêmeas com a latitude, indicando que o tamanho de fêmeas pode responder mais à variação ambiental.

O tamanho corporal das fêmeas de *C. antillensis* mostrou uma quase correlação com a latitude, ou pelo menos, alguma relação indireta. Aumento no tamanho da fêmea pode influenciar fortemente a gametogênese (Subramoniam, 2016). Em ambientes variáveis, como em altas latitudes, a abreviação do desenvolvimento larval lecitotrófico, produção de proles maiores e uma diminuição do número de ovos favorece a sobrevivência da prole (Vogt, 2012; Thatje & Hall, 2016) que é dependente do tamanho/forma corporal.

A influência do dimorfismo sexual de tamanho e forma do abrigo seguindo a regra de Rensch, bem como uma tendência de influência com a latitude, pode ser explicado pela hipótese da moldagem (Elwood *et al.*, 1979; Turra & Leite, 2003) que, segundo Turra & Leite (2003) pode explicar as diferenças populacionais nas preferências de espécies de conchas, resultado de experiências passadas de utilização, modificando a morfologia do ermitão. Espécies de ermitões pequenas, que são subordinadas competitivamente podem ter maior frequência de utilização em uma única espécie de concha para evitar a

competição interespecífica (Bertness, 1981a). A diminuição do dimorfismo sexual de tamanho e o aumento do dimorfismo sexual de forma do urópodo, seguindo direções opostas, mas ambos alometricamente negativa, pode ser resultado da ocupação de conchas maiores e mais robustas de machos e fêmeas.

De acordo com observações pessoais dos autores deste estudo, houve ocupação de conchas que confere maior volume e com espirais baixas como por exemplo o morfotipo “cônica” ou “turbinada/turbante” em latitudes maiores. Portanto, a substituição de ocupação de conchas de espirais altas e menor volume interno em baixas latitudes para espirais baixas e maior volume interno pode moldar a morfologia (forma) do urópodo ao longo do gradiente latitudinal.

5. CONCLUSÕES

As espécies do gênero *Clibanarius* são amplamente distribuídas no Atlântico Ocidental. Táxons amplamente distribuídos tornam-se excelentes modelos para estudos evolutivos e biogeográficos. Nossos resultados mostram que o tamanho corporal responde mais à variação da latitude, seguindo a regra de Bergmann e assim, mais responsivos aos processos fisiológicos do que seleção sexual *per se*.

A principal força de seleção atuando no fenótipo tamanho corporal e forma corporal de *Clibanarius* é a seleção natural atuando no *fitness* de cada sexo. A seleção sexual com viés em machos não varia ou diverge mais para o gênero do Atlântico Ocidental. A seleção de fecundidade atuando no tamanho e forma corporal de fêmeas é limitada, ou seja, o dimorfismo sexual de tamanho e forma não divergem mais em detrimento de um ou do outro sexo e fortemente dependente do ambiente sugerindo que o tamanho corporal de fêmeas é mais evolutivamente plástico do que dos machos. A ausência de limitação do abrigo pode ser devido a maior frequência de utilização de um tipo de concha, sugerindo que a hipótese da moldagem nas preferências de utilização passadas de conchas pode estar moldando a forma do urópodo.

Na ausência de dimorfismo sexual de tamanho e forma corporal do escudo cefalotorácico, sugerimos que outros caracteres sexuais secundários devam ser analisados para melhor compreensão da evolução do dimorfismo sexual nos ermitões.

No presente estudo, consideramos os caranguejos ermitões do Atlântico Ocidental as espécies que tiveram n amostral suficiente na compilação de dados secundários. O gênero no Atlântico Ocidental é composto por seis espécies, as três espécies de ampla

distribuição *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. symmetricus* estão representadas neste estudo. Portanto, este estudo é uma extrapolação desse grupo. Além disso, a avaliação de espécies que naturalmente possuem alometria evolucionária (espécies naturalmente pequenas vs. naturalmente maiores), mesmo usando logaritmo em nossas investigações das relações, isso tem impactos nas análises.

O presente estudo torna-se o primeiro na investigação de padrões macroecológicos-evolutivos no tamanho corporal e na dinâmica de dimorfismo sexual de tamanho e forma corporal frente às variações clinais em ermitões do Atlântico Ocidental. Os ermitões apresentam uma importância ecológica na ciclagem de nutrientes e na cadeia alimentar e, assim, variações fenotípicas ao longo de um gradiente latitudinal (temperatura ambiental) torna um cenário de investigações futuras de *status* ecológico e no comportamento das estratégias reprodutivas em resposta às mudanças climáticas em ambientes frágeis. Da mesma forma, estas investigações podem ser necessárias em espécies economicamente importantes para traçar medidas de manejo em diversas latitudes com as mudanças climáticas e aquecimento dos oceanos.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abouheif, E., & Fairbairn, D. J. (1997). A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *The American Naturalist*, 149(3), 540-562.
- Alencar, C.E.R.D, Lima-Filho, P.A., Molina, W.F., & Freire, F.A.M. (2014). Sexual shape dimorphism of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Ucididae) accessed through geometric morphometric. *The Scientific World Journal*.
- Andersson, M., & Simmons, L. W. (2006). Sexual selection and mate choice. *Trends in ecology & evolution*, 21(6), 296-302.
- Argüelles, A., Álvarez, F., & Alcaraz, G. (2009). Shell architecture and its relation to shell occupation by the hermit crab *Clibanarius antillensis* under different wave action conditions. *Scientia Marina*, 73(4), 717-723.
- Asakura, A. (1995). Sexual differences in life history and resource utilization by the hermit crab. *Ecology*, 76(7), 2295-2313.
- Ashton, K.G. (2002). Do amphibians follow Bergmann's rule?. *Canadian Journal of Zoology*, 80(4), 708-716.
- Atkinson, D. (1994). Temperature and organism size: a biological law for ectotherms?. *Adv Ecol Res*, 25, 1-58.
- Bach, C., Hazlett, B., & Rittschof, D. (1976). Effects of interspecific competition on fitness of the hermit crab *Clibanarius tricolor*. *Ecology*, 57(3), 579-586.
- Barroso, C.X., Lotufo, T.M.D.C., & Matthews-Cascon, H. (2016). Biogeography of Brazilian prosobranch gastropods and their Atlantic relationships. *Journal of Biogeography*, 43(12), 2477-2488.
- Beck, M.W. (1995). Size-specific shelter limitation in stone crabs: a test of the demographic bottleneck hypothesis. *Ecology*, 76(3), 968-980.
- Belk, M.C., & Houston D.D. (2002). Bergmann's rule in ectotherms: a test using freshwater fishes. *The American Naturalist*, 160(6), 803-808.
- Bergmann C. (1847). *Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse*.
- Berrigan, D., & Charnov, E.L. (1994). Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature: a puzzle for life historians. *Oikos*, 474-478.
- Bertness, M.D. (1981b). Pattern and plasticity in tropical hermit crab growth and reproduction. *The American Naturalist*, 117(5), 754-773.
- Bertness, M.D. (1981a). Interference, exploitation, and sexual components of competition in a tropical hermit crab assemblage. *Journal of experimental marine Biology and Ecology*, 49(2-3), 189-202.

- Bidau, C.J., & Martí, D.A. (2007). Clinal variation of body size in *Dichroplus pratensis* (Orthoptera, Acrididae), inversion of Bergmann's and Rensch's rules. *Annals of the Entomological Society of America* 100(6): 850-860.
- Bidau, C.J., Martí, D.A., & Baldo, D. (2011). Inter- and intraspecific geographic variation of body size in South American redbelly toads of the genus *Melanophryniscus* Gallardo, 1961 (Anura: Bufonidae). *Journal of Herpetology*, 45(1): 66-74.
- Blackburn, T.M., & Gaston, K.J., Loder, N. (1999). Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and distributions*, 5(4), 165-174.
- Blackstone, N.W. (1985). The effects of shell size and shape on growth and form in the hermit crab *Pagurus longicarpus*. *The Biological Bulletin*, 168(1), 75-90.
- Blanckenhorn, W.U. (2000). The evolution of body size: what keeps organisms small?. *The quarterly review of biology*, 75(4), 385-407.
- Blanckenhorn, W.U. (2005). Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*, 111(11), 977-1016.
- Blanckenhorn, W.U., & Demont, M. (2004). Bergmann and Converse Bergmann Latitudinal Clines in Arthropods: Two Ends of a Continuum? 1. *Integrative and Comparative Biology*, 44(6), 413-424.
- Blanckenhorn, W.U., Stillwell, R.C., Young, K.A., Fox, C.W., Ashton, K.G. (2006). When Rensch meets Bergmann, does sexual size dimorphism change with latitude? *Evolution*, 60, 2004-2011.
- Blanckenhorn, W.U., Dixon, A.F., Fairbairn, D.J., Foellmer, M.W., Gibert, P., Linde, K.V.D., ... & Signorelli, M. (2007). Proximate causes of Rensch's rule: does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time?. *The American Naturalist*, 169(2), 245-257.
- Bracken-Grissom, H.D., Cannon, M.E., Cabezas, P., Feldmann, R.M., Schweitzer, C.E., Ahyong, S.T., ... & Crandall, K.A. (2013). A comprehensive and integrative reconstruction of evolutionary history for Anomura (Crustacea: Decapoda). *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 128.
- Brahim, A., Mustapha, N., & Marshall, D.J. (2019). Non-reversible and reversible heat tolerance plasticity in tropical intertidal animals: responding to habitat temperature heterogeneity. *Frontiers in physiology*, 9, 1909.
- Carlson, D.B., & Ebersole, J.P. (1995). Life-history variation among three temperate hermit crabs: the importance of size in reproductive strategies. *The Biological Bulletin*, 188(3), 329-337.
- Castiglioni, D.D.S., Carneiro De Lima Da Silva, J.V., & Azevedo, D.D.S. (2011). Relative growth and its use to determine the morphological sexual maturity of *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Brachyura, Ucidiidae) from two mangrove areas on the northeastern Brazilian coast. *Crustaceana*, 84(10), 1221.
- Castilho, A.L., Gavio, M.A., Costa, R.C., Boschi, E.E., Bauer, R.T., & Fransozo, A. (2007). Latitudinal variation in population structure and reproductive pattern of the endemic South American shrimp *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeoidea). *Journal of Crustacean Biology*, 27(4), 548-552.

- Castillo, R., Charmantier, G., & Thuet, P. (1988). Osmotic regulation in the hermit crab *Clibanarius erythropus*. *Biochemical systematics and ecology*, 16(3), 325-328.
- Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J., & Rowe, L. (2003). Sexual conflict. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(1), 41-47.
- Colpo, K.D., & López-Greco, L.S. (2017). Temperature influences the reproduction of fiddler crabs at the southern edge of their distribution. *Invertebrate Biology*, 136(2), 171-183.
- Contreras-Garduño, J., & Córdoba-Aguilar, A. (2006). Sexual selection in hermit crabs: a review and outlines of future research. *Journal of Zoology*, 270(4), 595-605.
- Da Costa, R.C.D., & Fransozo, A. (2004). Reproductive biology of the shrimp *Rimapenaeus constrictus* (Decapoda, Penaeidae) in the Ubatuba region of Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 24(2), 274.
- Da Costa, R.C., Branco, J.O., Machado, I.F., Campos, B.R., & Avila, M.G. (2010). Population biology of shrimp *Artemesia longinaris* (Crustacea: Decapoda: Penaeidae) from the southern coast of Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(4), 663-669.
- Danin, A.P.F., Pombo, M., Martinelli-Lemos, J.M., dos Santos, C.R.M., Aviz, D., & Petracco, M. (2019). Population ecology of the hermit crab *Clibanarius symmetricus* (Anomura: Diogenidae) on an exposed beach of the Brazilian Amazon coast. *Regional Studies in Marine Science*.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex* (Vol. 1). Murray.
- Dryden, I.L., & Mardia K.V. (1998). *Statistical shape analysis*. New York: John Wiley & Sons.
- Duffy, J.E., & Thiel, M. (Eds.). (2007). *Evolutionary ecology of social and sexual systems: crustaceans as model organisms*. Oxford University Press on Demand.
- Elwood, R.W., McClean, A.N.N.E., & Webb, L. (1979). The development of shell preferences by the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Animal Behaviour*, 27, 940-946.
- Endler, J. A. (1986). *Natural selection in the wild* (No. 21). Princeton University Press.
- Fairbairn, D.J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual review of ecology and systematics*, 28(1), 659-687.
- Fairbairn, D.J., Blanckenhorn W.U., Székely T. (2007). *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. New York: Oxford University Press.
- Fairbairn, D.J. (2005). Allometry for sexual size dimorphism: testing two hypotheses for Rensch's rule in the water strider *Aquarius remigis*. *The American Naturalist*, 166(S4), S69-S84.
- Fairbairn, D.J. (2016) *Sexual Dimorphism*. In: Kliman, R.M. (ed.), *Encyclopedia of Evolutionary Biology*. vol. 4, pp. 105–113. Oxford: Academic Press.
- Flachshaar, D., & Piel, J. (2008). Symbiosis, Chemical Biology of. *Wiley Encyclopedia of Chemical Biology*.

- Floeter, S.R., Nalesso, R.C., Rodrigues, M.M.P., & Turra, A. (2000). Patterns of shell utilization and selection in two sympatric hermit crabs (Anomura: Diogenidae) in southeastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80(6), 1053-1059.
- Forster, J., Hirst, A.G., & Atkinson, D. (2011). How do organisms change size with changing temperature? The importance of reproductive method and ontogenetic timing. *Functional Ecology*, 25(5), 1024-1031.
- Forster, J., Hirst, A.G., & Atkinson, D. (2012). Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(47), 19310-19314.
- Fraaije, R.H. (2014). Diverse Late Jurassic anomuran assemblages from the Swabian Alb and evolutionary history of paguroids based on carapace morphology. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 273(2), 121-145.
- Fraaije, R.H., Krzemiński, W., Van Bakel, B.W., Krzemińska, E., & Jagt, J.W. (2012). New Late Jurassic symmetrical hermit crabs from the southern Polish Uplands and early paguroid diversification. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59(3), 681-689.
- Frameschi, I.F., Andrade, L.S., Alencar, C.E.R.D., Fransozo, V., Teixeira, G.M., & Fernandes-Goés, L.C. (2013). Shell occupation by the South Atlantic endemic hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Moreira, 1901) (Anomura: Diogenidae). *Nauplius*, 21(2), 137-149.
- Frameschi, I.F., Paula, B.C., Fernandes-Góes, L.C., Alencar, C.E.R.D., Fransozo, A., & Freire, F.A.M. (2014a). Gastropod shells used by *Dardanus insignis* (Decapoda, Anomura) near Islands in the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Bioscience*, 30(5), 1563-1572.
- Frameschi, I.F., Andrade, L.S.D., Alencar, C.E.R.D., Teixeira, G.M., Fransozo, V., Fernandes-Góes, L.C., & Fransozo, A. (2014b). Life-history traits of the red brocade hermit crab *Dardanus insignis* on the subtropical Brazilian coast. *Marine Biology Research*, 11(3), 283-293.
- Fransozo, A., & Mantelatto, F.L. (1998). Population structure and reproductive period of the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Decapoda: Diogenidae) in the region of Ubatuba, São Paulo, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 18(4), 738-745.
- García-Navas, V., Noguerales, V., Cordero, P.J., & Ortego, J. (2017). Ecological drivers of body size evolution and sexual size dimorphism in short-horned grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Journal of evolutionary biology*.
- Gaston, K., & Blackburn, T. (2008). *Pattern and process in macroecology*. John Wiley & Sons.
- Gherardi, F. (1990). Competition and coexistence in two Mediterranean hermit crabs, *Calcinus ornatus* (Roux) and *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Decapoda, Anomura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 143(3), 221-238.
- Gunz, P., & Mitteroecker, P. (2013). Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, the Italian journal of mammalogy*, 24(1), 103-109.
- Hartnoll, R.G. (1978). The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana*, 281-293.

- Hartnoll, R.G. (1982). Growth, in D. E. Bliss (ed.), *The biology of Crustacea, Embryology, Morphology, and Genetics* (New York: Academic Press Inc), pp. 11-196.
- Hartnoll, R.G. (2001). Growth in Crustacea—twenty years on. In *Advances in decapod Crustacean research* (pp. 111-122). Springer, Dordrecht.
- Harvey, A.W. (1990). Sexual differences in contemporary selection acting on size in the hermit crab *Clibanarius digueti*. *The American Naturalist*, 136(3), 292-304.
- Harvey, A.W. (1998). Genes for asymmetry easily overruled. *Nature*, 392(6674), 345.
- Hazlett, B.A., & Baron, L.C. (1989). Influence of shells on mating behavior in the hermit crab *Calcinus tibicen*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(6), 369–376.
- Hazlett, B.A. (1981). The behavioral ecology of hermit crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12(1), 1-22.
- Hazlett, B.A. (1989). Mating success of male hermit crabs in shell generalist and shell specialist species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25(2), 119-128.
- Hines, A.H. (1989). Geographic variation in size at maturity in brachyuran crabs. *Bulletin of Marine Science*, 45(2), 356-368.
- Hirose, G.L., Fransozo, V., Tropea, C., López-Greco, L.S., & Negreiros-Fransozo, M.L. (2013). Comparison of body size, relative growth and size at onset sexual maturity of *Uca uruguayensis* (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) from different latitudes in the southwestern Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(3), 781-788.
- Ho, C.K., Pennings, S.C., & Carefoot, T.H. (2010). Is diet quality an overlooked mechanism for Bergmann's rule?. *The American Naturalist*, 175(2), 269-276.
- Huston, M.A., & Wolverton, S. (2009). The global distribution of net primary production: resolving the paradox. *Ecological monographs*, 79(3), 343-377.
- Huston, M.A., & Wolverton, S. (2011). Regulation of animal size by eNPP, Bergmann's rule and related phenomena. *Ecological Monographs*, 81(3), 349-405.
- Imazu, M., & Asakura, A. (1994). Distribution, reproduction and shell utilization patterns in three species of intertidal hermit crabs on a rocky shore on the Pacific coast of Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 184(1), 41-65.
- Jones, A.G., & Ratterman, N.L. (2009). Mate choice and sexual selection: what have we learned since Darwin?. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(1), 10001-10008.
- Jones, M.B., & Simons, M.J. (1983). Latitudinal variation in reproductive characteristics of a mud crab, *Helice crassa* (Grapsidae). *Bulletin of Marine Science*, 33(3), 656-670.
- Keiler, J., Wirkner, C.S., & Richter, S. (2017). One hundred years of carcinization—the evolution of the crab-like habitus in Anomura (Arthropoda: Crustacea). *Biological Journal of the Linnean Society*, 121(1), 200-222.
- Kendall, M.G., & Stuart, A. (1973). *The Advanced Theory of Statistics*. London: Charles Green.

- Kingsolver, J.G., & Huey, R.B. (2008). Size, temperature, and fitness: three rules. *Evolutionary Ecology Research*, *10*(2), 251-268.
- Klingenberg, C.P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular ecology resources*, *11*(2), 353-357.
- Klingenberg, C.P. (2015). Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications. *Symmetry*, *7*(2), 843-934.
- Klingenberg, C.P. (2016). Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development genes and evolution*, *226*(3), 113-137.
- Klingenberg, C.P., & Marugán-Lobón, J. (2013). Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Systematic Biology*, *62*(4), 591-610.
- Klingenberg, C.P., & Monteiro, L.R. (2005). Distances and directions in multidimensional shape spaces: implications for morphometric applications. *Systematic Biology*, *54*(4), 678-688.
- Lagerspetz, K.Y., & Vainio, L.A. (2006). Thermal behaviour of crustaceans. *Biological Reviews*, *81*(2), 237-258.
- Lardies, M.A., & Wehrmann, I.S. (2001). Latitudinal variation in the reproductive biology of *Betaeus truncatus* (Decapoda: Alpheidae) along the Chilean coast. *Ophelia*, *55*(1), 55-67.
- Lardies, M.A., Medina, M.H., & Correa, J.A. (2008). Intraspecific biogeographic pattern breakage in the snapping shrimp *Betaeus emarginatus* caused by coastal copper mine tailings. *Marine Ecology Progress Series*, *358*, 203-210.
- Lardies, M., & Castilla, J. (2001). Latitudinal variation in the reproductive biology of the commensal crab *Pinnaxodes chilensis* (Decapoda: Pinnotheridae) along the Chilean coast. *Marine Biology*, *139*(6), 1125-1133.
- Levene, H. (1960). Robust tests for equality of variances. In I. Olkin (Ed.), *Contributions to probability and statistics* (pp. 278-292). California: Stanford University.
- Liao, W.B., Zeng, Y., Zhou, C.Q., & Jehle, R. (2013). Sexual size dimorphism in anurans fails to obey Rensch's rule. *Frontiers in zoology*, *10*(1), 10.
- Lima-Filho, P.A., Bidau, C.J., Alencar, C.E.R.D., & Molina, W.F. (2017). Latitudinal Influence on the Sexual Dimorphism of the Marine Fish *Bathygobius soporator* (Gobiidae: Teleostei). *Evolutionary Biology*, *44*(3), 374-385.
- Lindsey, C.C. (1966). Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes. *Evolution*, *20*(4), 456-465.
- Madeira, C., Leal, M.C., Diniz, M.S., Cabral, H.N., & Vinagre, C. (2018). Thermal stress and energy metabolism in two circumtropical decapod crustaceans: Responses to acute temperature events. *Marine environmental research*, *141*, 148-158.
- Madeira, D., Mendonça, V., Dias, M., Roma, J., Costa, P. M., Larguinho, M., ... & Diniz, M.S. (2015). Physiological, cellular and biochemical thermal stress response of intertidal shrimps with different vertical distributions: *Palaemon elegans* and *Palaemon serratus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, *183*, 107-115.

- Mantelatto, F.L.M., & Garcia, R.B. (1999). Reproductive potential of the hermit crab *Calcinus tibicen* (Anomura) from Ubatuba, São Paulo, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 19(2), 268-275.
- Mantelatto, F.L., & Sousa, L.M. (2000). Population biology of the hermit crab *Paguristes tortugae* Schmitt, 1933 (Anomura, Diogenidae) from Anchieta island, Ubatuba, Brazil. *Nauplius*, 8(2), 185-193.
- Mantelatto, F.L., Fernandes-Góes, L.C., Fantucci, M.Z., Biagi, R., Pardo, L.M., & de Góes, J.M. (2010). A comparative study of population traits between two South American populations of the striped-legged hermit crab *Clibanarius vittatus*. *Acta Oecologica*, 36(1), 10-15.
- Markham J.C. (1968). Notes on growth patterns and shell-utilization of the hermit crab *Pagurus bernhardus* (L). *Ophelia*, 5, 189-205.
- Marshall, D.J., Rezende, E.L., Baharuddin, N., Choi, F., & Helmuth, B. (2015). Thermal tolerance and climate warming sensitivity in tropical snails. *Ecology and evolution*, 5(24), 5905-5919.
- Martin J.W., & Davis G.E. (2001). *An updated classification of the recent Crustacea*.
- Martinez, P.A., Marti, D.A., Molina, W.F., & Bidau, C.J. (2013). Bergmann's rule across the equator: a case study in *Cerdocyon thous* (Canidae). *Journal of Animal Ecology*, 82(5), 997-1008.
- Mayr, E. (1956). Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution*, 10(1), 105-108.
- Mayr, E. (1963). Animal species and evolution. *Animal species and evolution*.
- McLaughlin P.A., Komai T., Lemaitre R., & Rahayu D.L. (2010). Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) Part I Lithodoidea, Lomisoidea and Paguroidea. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 23(i), 131-137.
- Miloslavich, P., Klein, E., Díaz, J.M., Hernandez, C.E., Bigatti, G., Campos, L., ... & Carranza, A. (2011). Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: knowledge and gaps. *PloS one*, 6(1), e14631.
- Mojica, J.P., & Kelly, J.K. (2010). Viability selection prior to trait expression is an essential component of natural selection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1696), 2945-2950.
- Monteiro L.R., Diniz-Filho A.F., Reis S.F., & Araújo E.D. (2002). Geometric estimates of heritability in biological shape. *Evolution*, 56, 563-572.
- Morrison, C.L., Harvey, A.W., Lavery, S., Tieu, K., Huang, Y., & Cunningham, C.W. (2002). Mitochondrial gene rearrangements confirm the parallel evolution of the crab-like form. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1489), 345-350.
- Moura, N.G.D. (2016). Biologia populacional e reprodutiva e padrão de ocupação de conchas de gastrópodos por *Clibanarius antillensis* Stimpson, 1859 (Crustacea: Decapoda: Diogenidae) na praia de Baixa Grande (Areia Branca/RN). *Dissertação de Mestrado*.

- Mousseau, T.A. (1997). Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution*, 51(2), 630-632.
- NASA Ocean Biology (OB.DAAC). (2014). Mean annual sea surface temperature for the period 2009-2013 (composite dataset created by UNEP-WCMC). Data obtained from the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) Aqua Ocean Colour website (NASA OB.DAAC, Greenbelt, MD, USA). Accessed 28/11/2014. URL: <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/13>. Cambridge (UK): UNEP World Conservation Monitoring Centre. URL: <http://data.unep-wcmc.org/datasets/36>.
- Negreiros-Fransozo, M.L., Fransozo, A., & Hebling, N.J. (1991). Estrutura populacional e determinação do tamanho da concha em 4 espécies de ermitões (Crustacea, Decapoda, Anomura) do litoral paulista. *Biotemas*, 4(2), 135-148.
- Negri, M., Lemaitre, R., & Mantelatto, F.L. (2014). Molecular and Morphological Resurrection of *Clibanarius Symmetricus*, a Cryptic Species Hiding Under the Name for the “Thinstripe” Hermit Crab *C. vittatus* (Decapoda: Anomura: Diogenidae). *Journal of Crustacean Biology*, 34(6), 848-861.
- Nucci, P.R., & Melo, G.D. (2015). Hermit crabs from Brazil: Family Diogenidae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea), except Paguristes. *Zootaxa*, 3947(3), 327-346.
- Nucci, P.R. (2002). Taxonomia e biogeografia da superfamília Paguroidea Latreille (Crustacea, Decapoda, Anomura) no litoral brasileiro (Doctoral dissertation, Instituto de Biociências de Rio Claro da Universidade Estadual Paulista.).
- O'Hara, R.B. (2005). The anarchist's guide to ecological theory. Or, we don't need no stinkin' laws. *Oikos*, 110(2), 390-393.
- Ohlberger, J. (2013). Climate warming and ectotherm body size—from individual physiology to community ecology. *Functional Ecology*, 27(4), 991-1001.
- Olalla-Tárraga, M.Á. (2011). “Nullius in Bergmann” or the pluralistic approach to ecogeographical rules: a reply to Watt *et al.* (2010). *Oikos*, 120(10), 1441-1444.
- Orensanz, J.M., Ernst, B., & Armstrong, D.A. (2007). Variation of female size and stage at maturity in snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae) from the eastern Bering Sea. *Journal of Crustacean Biology*, 27(4), 576-591.
- Pereira, L.S., Arz, H.W., Pätzold, J., & Portilho-Ramos, R.C. (2018). Productivity evolution in the South Brazilian Bight during the last 40,000 years. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, 33(12), 1339-1356.
- Pinheiro, M.A.A., Fransozo, A., & Negreirosfransozo, M.L. (1993). Selection and shell relationship in *Isocheles sawayai* Forest and Saint-laurent, 1967 (crustacea, anomura, diogenidae). *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, 745-752.
- R Development Core Team. 2012. R: a Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.
- Ray, C. (1960). The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. *Journal of morphology*, 106(1),85-108.
- Reese, E.S. (1963). The behavioral mechanisms underlying shell selection by hermit crabs1. *Behaviour*, 21(1),78-124.

- Reese, E.S. (1969). Behavioral adaptation of intertidal hermit crabs. *American Zoologist*, 9(2), 343-355.
- Regier, J.C., Shultz, J.W., Zwick, A., Hussey, A., Ball, B., Wetzer R., ... & Cunningham, C.W. (2010). Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature*, 463(7284), 1079.
- Rensch, B. (1950). Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergrösse. *Bonner Zoologische Beiträge*, 1, 58-69.
- Ribeiro, F.B., Matthews-Cascon, H., Mantelatto, F.L., & Bezerra, L.E.A. (2016). Shell occupation and ectosymbionts of two hermit crab species in the South Atlantic: a comparative analysis. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(7), 1535-1545.
- Rios, E.C. (2009). *Compendium of Brazilian sea shells*. Rio Grande: Evangraf.
- Rodrigues, A.C.M., & Martinelli-Lemos, J.M. (2016). Gastropod shell utilisation pattern by the hermit crab *Clibanarius symmetricus* (Anomura: Diogenidae) in an Equatorial Amazon estuary. *Journal of natural history*, 50(41-42), 2657-2671.
- Rodrigues, A.C.M., & Martinelli-Lemos, J.M. (2019). Spatiotemporal distribution and population structure of *Clibanarius symmetricus* (Randall, 1840) (Crustacea, Diogenidae) in an Amazon estuary. *Turkish Journal of Zoology*, 43(5), 490-501.
- Rohlf, F.J. (2006). tpsDig version 2.10. *Ecology and evolution*. Suny at Stony Brook.
- Rohlf, F.J., Slice, D.E. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39, 40-59.
- Rohlf, F.J. (2013). Tps Series. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New
- Sampaio, S.R., & Masunari, S. (2010). Characterization of the occupied shells by the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Decapoda, Diogenidae) at Baixio Mirim tideflat, Guaratuba Bay, southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 82(4), 833-842.
- Sant'Anna, B.S., Christofoletti, R.A., Zangrande, C.M., & Reigada, A.L.D. (2008). Growth of the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802) (Crustacea, Anomura, Diogenidae) at São Vicente, São Paulo, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 51(3), 547-550.
- Sant'Anna, B.S., Da Cruz Dominciano, L.C., Buozi, S.F., & Turra, A. (2012). Is shell partitioning between the hermit crabs *Pagurus brevidactylus* and *Pagurus criniticornis* explained by interference and/or exploitation competition?. *Marine Biology Research*, 8(7), 662-669.
- Sant'Anna, B.S., Reigada, A.L.D., & Pinheiro, M.A.A. (2009). Population biology and reproduction of the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Decapoda: Anomura) in an estuarine region of southern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(4), 761-767.
- Sant'Anna, B.S., Zangrande, C.M., Reigada, A.L., & Pinheiro, M.A. (2006). Shell utilization pattern of the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Crustacea, Anomura) in an

estuary at São Vicente, State of São Paulo, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 96(2), 261-266.

Scholtz, G. (2014). Evolution of crabs—history and deconstruction of a prime example of convergence. *Contributions to Zoology*, 83(2), 87-105.

Schütz D., & Taborsky M. (2000). Giant males or dwarf females: what determines the extreme sexual size dimorphism in *Lamprologus callipterus*?. *Journal of Fish Biology*, 57(5), 1254-1265.

Schwarzkopf, L. (2005). Sexual dimorphism in body shape without sexual dimorphism in body size in water skinks (*Eulamprus quoyii*). *Herpetologica*, 61(2), 116-123.

Seuront, L., Ng, T.P., & Lathlean, J.A. (2018). A review of the thermal biology and ecology of molluscs, and of the use of infrared thermography in molluscan research. *Journal of Molluscan Studies*, 84(3), 203-232.

Shapiro, S.S., & Wilk M.B. (1965). An analysis of variance test for Normality (complete samples). *Biometrika*, 52, 591-611.

Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64(4), 419-461.

Shine, R. (1988). The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *The American Naturalist*, 131(1), 124-131.

Silveira, A.R., Magri, F.S., Fransozo, V., Silva, T.E., & Negreiros-Fransozo, M.L. (2017). Does Shells Type Restraining Influence Relative Growth Rates of *Clibanarius antillensis* (Crustacea: Decapoda: Anomura: Diogenidae). *J Mar Biol Oceanogr* 6, 2, 2.

Simpson, L.A., Ambrosio, L.J., & Baeza, J.A. (2016). Sexual Dimorphism and Allometric Growth in the Enigmatic Pygmy Crab *Petramithrax pygmaeus* (Decapoda: Brachyura: Mithracidae), with a Formal Test of Rensch's Rule in Spider Crabs (Superfamily Majoidea). *Journal of Crustacean Biology*, 36(6), 792-803.

Smith, R.J. (1999). Statistics of sexual size dimorphism. *Journal of Human Evolution*, 36, 423-459.

Sokal, R.R., & Rohlf, F.J. (1985). *Biometry*. New York: W.H. Freeman and Company.

Teder, T., & Tammaru, T. (2005). Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos*, 108(2), 321-334.

Thatje, S., & Hall, S. (2016). The effect of temperature on the evolution of per offspring investment in a globally distributed family of marine invertebrates (Crustacea: Decapoda: Lithodidae). *Marine biology*, 163(3), 48.

Turra, A., & Leite F.P.P. (2003). The molding hypothesis: Linking shell use with hermit crab growth, morphology and shell-species selection. *Marine Ecology Progress Series*, 265, 155-163.

Turra, A. (2005). Reproductive behavior of intertidal hermit crabs (Decapoda, Anomura) in southeastern Brazil. *Revista brasileira de Zoologia*, 22(2), 313-319.

Turra, A., & Denadai, M.R. (2001). Desiccation tolerance of four sympatric tropical intertidal hermit crabs (Decapoda, Anomura). *Marine & Freshwater Behaviour & Phy*, 34(4), 227-238.

- Turra, A., & Denadai, M.R. (2004). Interference and exploitation components in interespecific competition between sympatric intertidal hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 310(2), 183-193.
- Turra, A., & Leite, F.P. (2000). Population biology and growth of three sympatric species of intertidal hermit crabs in south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80(6), 1061-1069.
- Turra, A., & Leite, F.P. (2001). Shell utilization patterns of a tropical rocky intertidal hermit crab assemblage: I. The case of Grande Beach. *Journal of Crustacean Biology*, 21(2), 393-406.
- Turra, A., & Leite, F.P. (2002). Shell utilization patterns of a tropical intertidal hermit crab assemblage. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 82(1), 97-107.
- Turra, A., & Leite, F.P.P. (1999). Population structure and fecundity of the hermit crab *Clibanarius antillensis* Stimpson 1862 (Anomura, Diogenidae) in southeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science*, 64(2), 281-289.
- Vale, V.F., Moraes, S.A., Brito, V.L., Alencar, C.E., & Freire, F.A. (2017). Shell use by sympatric hermit crab species in a seasonally open coastal lagoon in Northeastern Brazil. *Marine Ecology*, 38(5).
- van de Kerk, M., Littles, C.J., Saucedo, O., & Lorenzen, K. (2016). The effect of latitudinal variation on shrimp reproductive strategies. *PloS one*, 11(5).
- Vermeij, G.J. (1971). Temperature relationships of some tropical Pacific intertidal gastropods. *Marine Biology*, 10(4), 308-314.
- Vinarski, M.V. (2014). On the applicability of Bergmann's rule to ectotherms: the state of the art. *Biology Bulletin Reviews*, 4(3), 232-242.
- Vogt, G. (2013). Abbreviation of larval development and extension of brood care as key features of the evolution of freshwater Decapoda. *Biological Reviews*, 88(1), 81-116.
- Wada, S. (1999). Environmental factors affecting sexual size dimorphism in the hermit crab *Pagurus middendorffii*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79(5), 953-954.
- Wada, S. (2001). Reproductive characters and population structure of the subtidal hermit crab *Pagurus ochotensis* (Anomura: Paguridae). *Benthos Research*, 56(1), 43-46.
- Wade, M.J., & Kalisz, S. (1990). The causes of natural selection. *Evolution*, 44(8), 1947-1955.
- Warton, D.I., Wright, I.J., Falster, D.S., & Westoby, M. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259-291.
- Warton, D.I., Duursma, R.A., Falster, D.S., & Taskinen, S. (2012). smatr 3—an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 257-259.
- Watt, C., Mitchell, S., & Salewski, V. (2010). Bergmann's rule; a concept cluster?. *Oikos*, 119(1), 89-100.

- Wolverton, S., Huston, M.A., Kennedy, J.H., Cagle, K., & Cornelius, J.D. (2009). Conformation to Bergmann's rule in white-tailed deer can be explained by food availability. *The American Midland Naturalist*, 162(2), 403-417.
- Yoshino, K., Goshima, S., & Nakao, S. (2001). Sexual difference in shell use in the hermit crab *Pagurus filholi* (de Man) from northern Japan. *Crustacean Research*, 30, 55-64.
- Yoshino, K., Goshima, S., & Nakao, S. (2002). Temporal reproductive patterns within a breeding season of the hermit crab *Pagurus filholi*: effects of crab size and shell species. *Marine Biology*, 141(6), 1069-1075.
- Young, A.M. (1978). Desiccation tolerances for three hermit crab species *Clibanarius vittatus* (Bosc), *Pagurus pollicaris* Say and *P. longicarpus* Say (Decapoda, Anomura) in the North Inlet Estuary, South Carolina, USA. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 6(1), 117-122.
- Young, A.M. (1979). Osmoregulation in three hermit crab species, *Clibanarius vittatus* (Bosc), *Pagurus longicarpus* Say and *P. pollicaris* Say (Crustacea: Decapoda; Anomura). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 63(3), 377-382.
- Young, A.M. (1980). Temperature-salinity tolerances of three hermit crab species, *Clibanarius vittatus* (Bosc), *Pagurus longicarpus* Say and *P. pollicaris* Say (Crustacea: Decapoda; Anomura). *Ophelia*, 19(1), 27-35.
- Zar, J.H. (2010). *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River, NJ: Pearson Prentice-Hall.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. e Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 3-14.

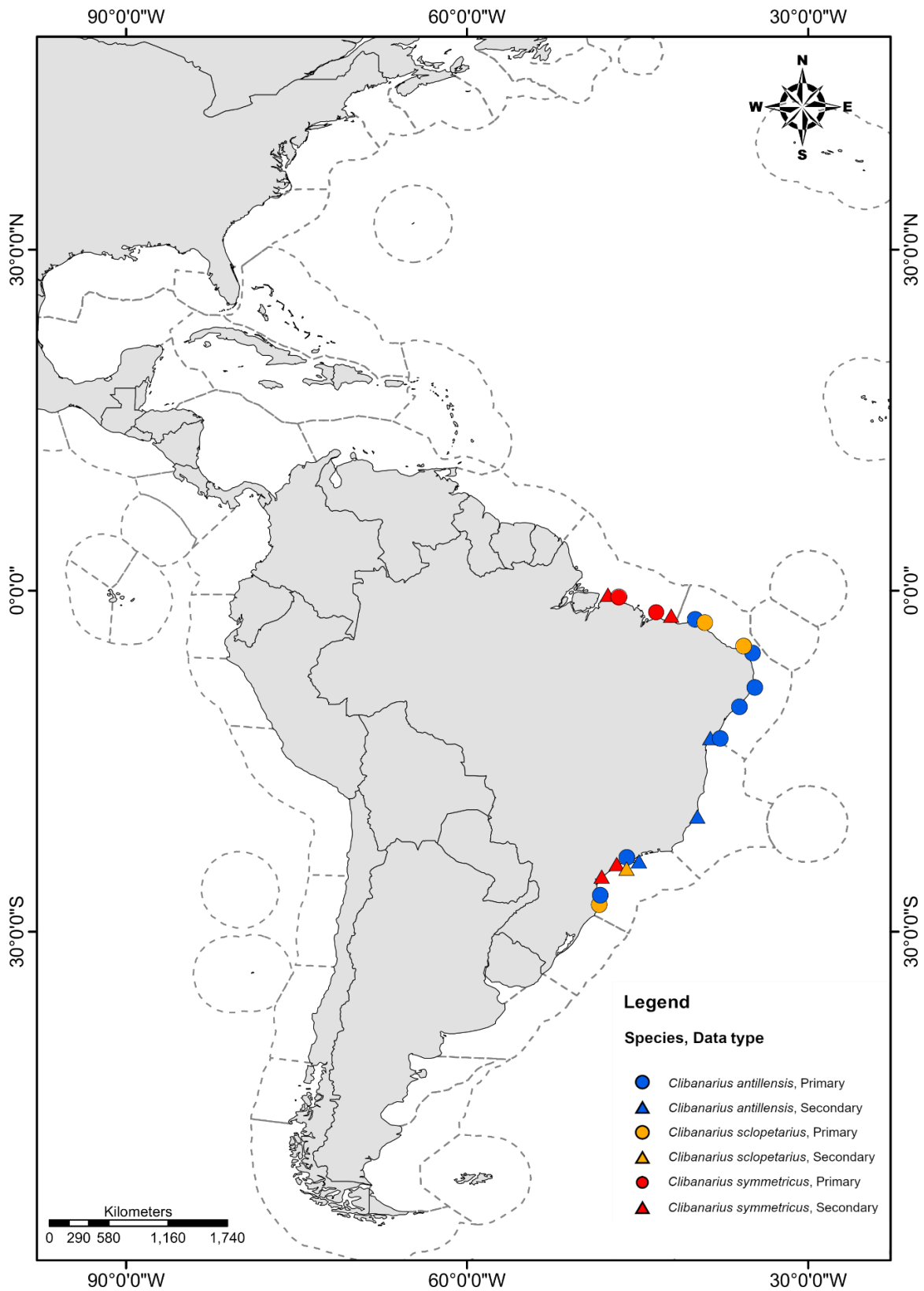


Figura 1. Mapa da base de dados amostrados das espécies do gênero *Clibanarius* do Atlântico Ocidental. As cores correspondem às espécies e os símbolos à natureza dos dados (primários e secundários).

Tabela 1. Estatística descritiva da média do tamanho corporal (mm) populacional (Pop), de machos (M), fêmeas (F) e fêmeas ovígeras (FO) das espécies de *Clibanarius* do Atlântico Ocidental, dados primários e secundários.

Species	Locality	Lat	N	Pop	M	F	FO	SSD	Shell	Morphotype	Author
				SL ± SD	SL ± SD	SL ± SD	SL ± SD				
<i>C. symmetricus</i>	PA	0°38'S	300	3.44 ± 1.60	3.82 ± 1.61	3.39 ± 1.23	5.33 ± 0.76	-0.046	7	Conic	Rodrigues & Martinelli-Lemos 2016
<i>C. symmetricus</i>	PI	2°05'12.5''S	235	8.47 ± 2.49	10.5 ± 2.09	6.74 ± 1.24	6.88 ± 1.28	0.188	6	Conic	Mantelatto <i>et al.</i> 2010
<i>C. antillensis</i>	BA	13°23'11.3''S	483	NA	2.12 ± 0.40	2.00 ± 0.36	2.14 ± 0.22	0.011	1	Turriculate	Silveira <i>et al.</i> 2017
<i>C. antillensis</i>	ES	20°19'S	716	4.19 ± 1.01	NA	NA	NA	NA	9	Turriculate	Floeter <i>et al.</i> 2000
<i>C. symmetricus</i>	SP	23°48'78.1''S	297	7.60 ± 1.17	6.73 ± 0.82	6.27 ± 0.83	7.94 ± 1.07	-0.020	9	Conic	Mantelatto <i>et al.</i> 2010
<i>C. antillensis</i>	SP	23°49'41''S	724	3.76 ± 0.92	4.57 ± 1.18	3.34 ± 0.62	3.48 ± 0.35	0.127	NA	Turriculate	Turra & Leite 2000
<i>C. sclopetarius</i>	SP	23°49'41''S	391	7.77 ± 1.34	9.66 ± 1.19	7.24 ± 1.09	7.69 ± 0.74	0.112	NA	Conic	Turra & Leite 2000
<i>C. symmetricus</i>	SP	23°49'41''S	536	6.98 ± 1.04	7.59 ± 1.23	6.76 ± 0.70	6.47 ± 0.79	0.060	NA	Conic	Turra & Leite 2000
<i>C. antillensis</i>	SP	23°49'S	303	3.04 ± 1.04	3.47 ± 1.18	2.90 ± 0.81	2.65 ± 0.79	0.098	13	Turbinate	Turra & Leite 1999; 2001
<i>C. antillensis</i>	SP	23°49'S	167	3.14 ± 0.59	3.23 ± 0.85	3.10 ± 0.39	NA	0.018	2	Turriculate	Negreiros-Fransozo <i>et al.</i> 1991
<i>C. symmetricus</i>	SP	23°49'S	165	6.57 ± 1.27	7.27 ± 1.55	6.18 ± 0.88	NA	0.071	2	Conic	Negreiros-Fransozo <i>et al.</i> 1991
<i>C. symmetricus</i>	SP	23°58'21''S	2554	7.32 ± 1.74	8.93 ± 1.81	6.61 ± 1.14	6.71 ± 1.07	0.127	13	Conic	Sant'Anna <i>et al.</i> 2006
<i>C. symmetricus</i>	PR	25°52'S	1187	5.86 ± 1.32	6.13 ± 1.31	5.00 ± 0.82	5.01 ± 0.70	0.088	12	Conic	Sampaio & Masunari 2010
<i>C. symmetricus</i>	PA	0°35'37.7''S	209	4.01 ± 1.33	4.05 ± 1.29	3.95 ± 1.37	NA	0.011	8	Conic	Present Study
<i>C. symmetricus</i>	MA	2°29'16.3''S	85	5.20 ± 1.94	5.96 ± 2.40	4.51 ± 1.07	4.45 ± 0.83	0.124	7	Conic	Present Study
<i>C. sclopetarius</i>	SC	26°47'17.41''S	70	6.81 ± 1.84	7.26 ± 2.23	6.45 ± 1.38	NA	0.051	NA	NA	Present Study
<i>C. sclopetarius</i>	RN	5°40'38.84''S	215	5.58 ± 3.95	5.91 ± 4.32	5.22 ± 3.48	NA	0.054	15	Conic	Present Study
<i>C. sclopetarius</i>	CE	4°25'39.29''S	126	5.74 ± 2.08	5.77 ± 2.29	5.67 ± 1.85	6.60 ± 0.61	0.007	10	Conic	Present Study
<i>C. antillensis</i>	CE	2°53'2.38''S	159	2.90 ± 0.51	3.37 ± 0.51	2.48 ± 0.32	2.63 ± 0.19	0.121	5	Turriculate	Present Study
<i>C. antillensis</i>	RN	5°41'36''S	276	2.57 ± 0.62	2.72 ± 0.66	2.13 ± 0.55	2.51 ± 0.36	0.071	7	Turriculate	Present Study
<i>C. antillensis</i>	PE	8°30'29.50''S	274	2.37 ± 0.37	2.52 ± 0.44	2.11 ± 0.29	2.26 ± 0.23	0.062	7	Turriculate	Present Study
<i>C. antillensis</i>	AL	9°39'53.00''S	178	2.70 ± 0.53	2.79 ± 0.54	2.34 ± 0.29	2.64 ± 0.15	0.053	9	Turriculate	Present Study
<i>C. antillensis</i>	BA	13°0'54.45''S	151	2.53 ± 0.73	2.54 ± 0.85	2.31 ± 0.54	3.12 ± 0.50	-0.025	18	Turbinate	Present Study
<i>C. antillensis</i>	SP	24°0'4.06''S	192	4.37 ± 0.84	4.72 ± 0.82	3.68 ± 0.49	3.94 ± 0.56	0.092	NA	NA	Present Study
<i>C. antillensis</i>	SC	26°47'17.41''S	86	4.18 ± 0.80	4.58 ± 0.83	3.57 ± 0.57	3.95 ± 0.37	0.086	7	Turb/Conic	Present Study

Lat latitude em graus, minutos e segundos, *N* número total de espécimes coletados, *Pop* população, *M* machos, *F* fêmeas, *FO* fêmeas ovígeras, *SL* média da medida padrão (comprimento do escudo cefalotorácico), *SD* desvio padrão, *SSD* valor do dimorfismo sexual de tamanho logaritimizados, *Shell* riqueza de conchas ocupadas pelos ermitões, *Morphotype* morfótipo da concha mais ocupada, *NA* dados não disponíveis.

Tabela 2. *Clibanarius antillensis* Stimpson, 1859. Descrições morfológicas dos marcos anatômicos dos espécimes para os planos corporais: dorsal do escudo cefalotorácico (DCS) e exopodito do urópodo (URO).

Landmark	Descriptions
DS	
1	Rostrum
2	Right post-ocular projection
3	Right post-antennal projection
4	Right posterior massetic region
5	Anterior projection of right transverse line
6	Right transverse line
7	Cervical groove
8	Left transverse line
9	Anterior projection of left transverse line
10	Left posterior massetic region
11	Left post-antennal projection
12	Left post-ocular projection
13	Right Cervical groove shaped-Y
14	Central Cervical groove shaped-Y
15	Left Cervical groove shaped-Y
URO	
1	Upper right region
2	Lower right region

Tabela 3. Análise de variância dois fatores (População, Sexo) para o comprimento do escudo cefalotorácico (SL) das espécies de *Clibanarius*.

SL	df	SQ	MS	F	p
Sex	2	0.0879	0.04397	1.484	0.24159
Population	10	1.3101	0.13101	4.420	< 0.001
Sex vs population	20	0.0969	0.00485	0.164	0.999959
Residuals	33	0.9782	0.02964		

Tabela 4. Resultados das regressões de RMA para *Clibanarius* do Atlântico Ocidental. R²: coeficiente de correlação; pRMA: valor de p ($p \leq 0.05$) da correlação; b: inclinação da regressão; (95%CI range): intervalo de confiança da inclinação; p(b = 1): valor de p ($p \leq 0.05$) da inclinação contra a H0 de b = 1. SL: comprimento do escudo cefalotorácico; M: macho; F: fêmea; SSD: dimorfismo sexual de tamanho. Can: *C. antillensis*; Csc: *C. sclopetarius*; Csy: *C. symmetricus*.

Regression	R ²	pRMA	b (95%CI range)	p(b = 1)
<i>Clibanarius sp.</i>				
SL vs Latitude	0.04	0.32	0.34(0.227 - 0.524)	≤ 0.0001
M vs F	0.95	≤ 0.0001	1.10(0.969 - 1.239)	0.14
SSD vs F	0.03	0.43	0.31(0.203 - 0.474)	≤ 0.0001
SSD vs Latitude	0.03	0.39	0.11(0.073 - 0.170)	≤ 0.0001
M vs Latitude	0.03	0.42	0.39(0.257 - 0.600)	≤ 0.0001
F vs Latitude	0.02	0.54	0.36(0.234 - 0.548)	≤ 0.0001
Interpopulation				
<i>Clibanarius antillensis</i>				
SL vs Latitude	0.42	≤ 0.05	0.30(0.176 - 0.525)	≤ 0.001
M vs F	0.86	≤ 0.0001	1.29(0.976 - 1.703)	0.07
SSD vs F	0.14	0.25	0.52(0.271 - 0.998)	≤ 0.05
SSD vs Latitude	0.005	0.83	-0.15(-0.304 - -0.076)	≤ 0.0001
M vs Latitude	0.23	0.13	0.38(0.202 - 0.699)	≤ 0.01
F vs Latitude	0.44	≤ 0.05	0.29(0.170 - 0.499)	≤ 0.001
<i>Clibanarius sclopetarius</i>				
SL vs Latitude	0.81	0.10	0.16(0.555 - 0.489)	≤ 0.05
M vs F	0.92	≤ 0.05	1.53(0.707 - 3.309)	0.16
SSD vs F	0.55	0.26	0.63(0.146 - 2.745)	0.43
SSD vs Latitude	0.49	0.30	0.10(0.023 - 0.481)	≤ 0.05
M vs Latitude	0.71	0.15	0.25(0.072 - 0.899)	≤ 0.05
F vs Latitude	0.72	0.15	0.17(0.047 - 0.582)	≤ 0.05
<i>Clibanarius symmetricus</i>				
SL vs Latitude	0.56	≤ 0.05	0.19(0.106 - 0.326)	≤ 0.0001
M vs F	0.76	≤ 0.05	1.45(0.952 - 2.225)	0.08
SSD vs F	0.13	0.35	0.76(0.356 - 1.630)	0.46
SSD vs Latitude	0.06	0.54	0.11(0.049 - 0.233)	≤ 0.0001
M vs Latitude	0.41	0.06	0.20(0.107 - 0.386)	≤ 0.0001
F vs Latitude	0.56	≤ 0.05	0.14(0.079 - 0.244)	≤ 0.0001
Pairwise slope p(b = 1)				
		CanCsc	CanCsy	CscCsy
SL vs Latitude		0.45	0.46	0.99
M vs F		0.88	0.94	0.99
SSD vs F		0.98	0.82	0.99
SSD vs Latitude		0.92	0.87	1.00
M vs Latitude		0.83	0.40	0.96
F vs Latitude		0.62	0.15	0.99

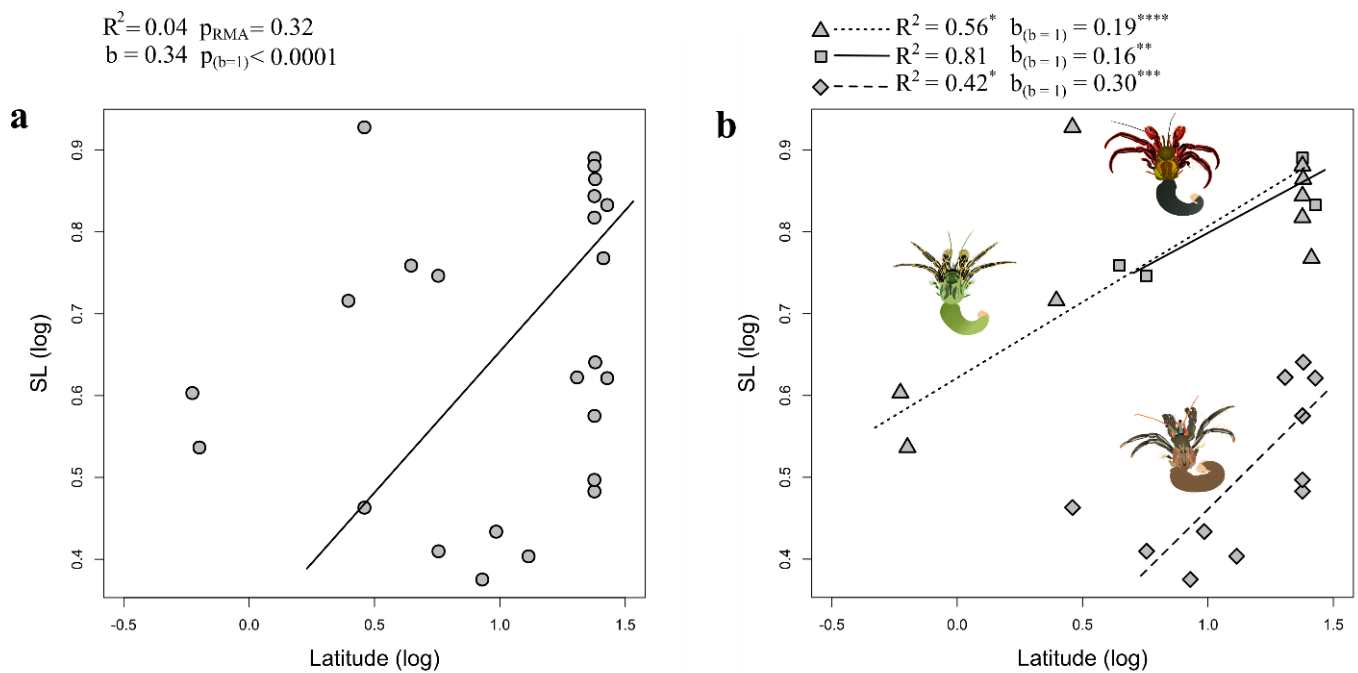


Figura 2. Complexo latitude-tamanho: Regra de Bergmann para *Clibanarius* do Atlântico Ocidental. Relação entre o tamanho médio corporal (SL) e a latitude padronizados **(a)** para o gênero *Clibanarius* e **(b)** por espécies. *C. antillensis*, losangos e linha tracejada, *C. scopetarius*, quadrados e linha sólida e *C. symmetricus*, triângulos e linha pontilhada. R^2 - coeficiente da regressão RMA; p_{RMA} – valor de p da regressão RMA; b – inclinação da linha; $p_{(b=1)}$ = valor de p da inclinação contra a hipótese nula de $b = 1$. * - valor de significância: * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$, **** $p \leq 0.0001$.

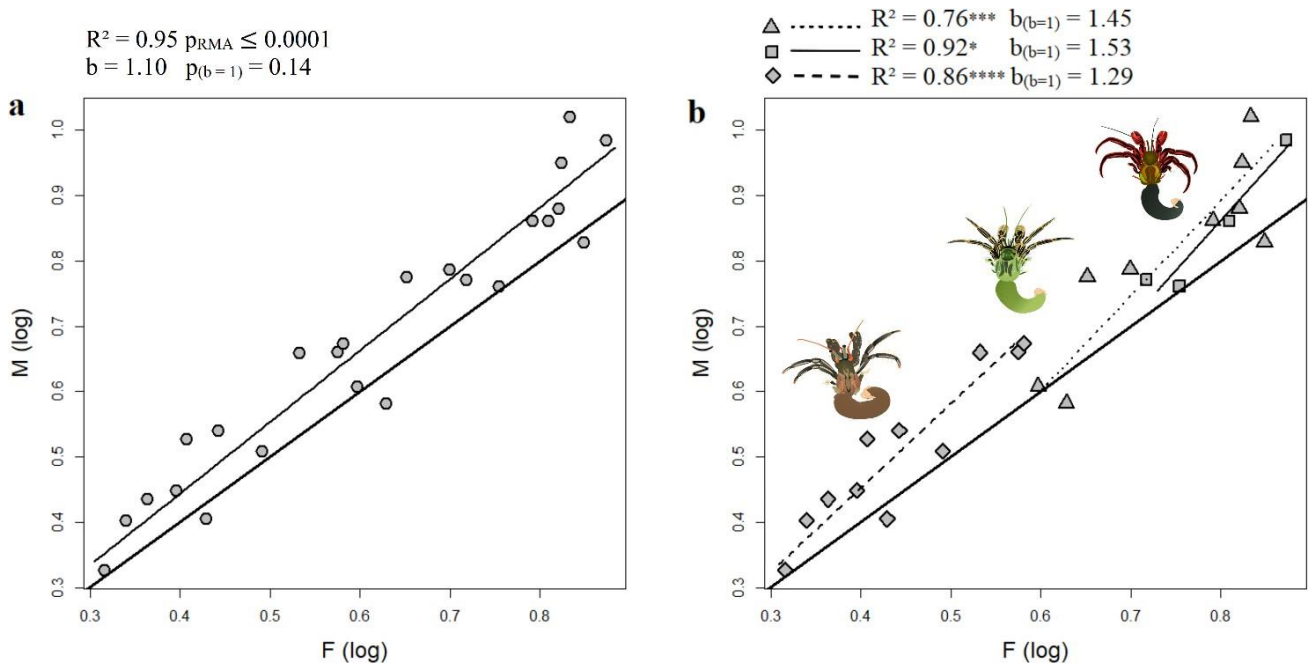


Figura 3. Complexo sexo-tamanho: Dimorfismo sexual de tamanho (SSD) para *Clibanarius* do Atlântico Ocidental. Relação entre o tamanho médio de machos (M) e fêmeas (F) padronizados, (a) para o gênero *Clibanarius* e (b) por espécies. *C. antillensis*, losangos e linha tracejada, *C. sclopetarius*, quadrados e linha sólida e *C. symmetricus*, triângulos e linha pontilhada. Linha sólida mais escura – linha teórica $b = 1$; R^2 - coeficiente da regressão RMA; p_{RMA} – valor de p da regressão RMA; b – inclinação da linha; $p_{(b=1)}$ = valor de p da inclinação contra a hipótese nula de $b = 1$. * - valor de significância: * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$, **** $p \leq 0.0001$.

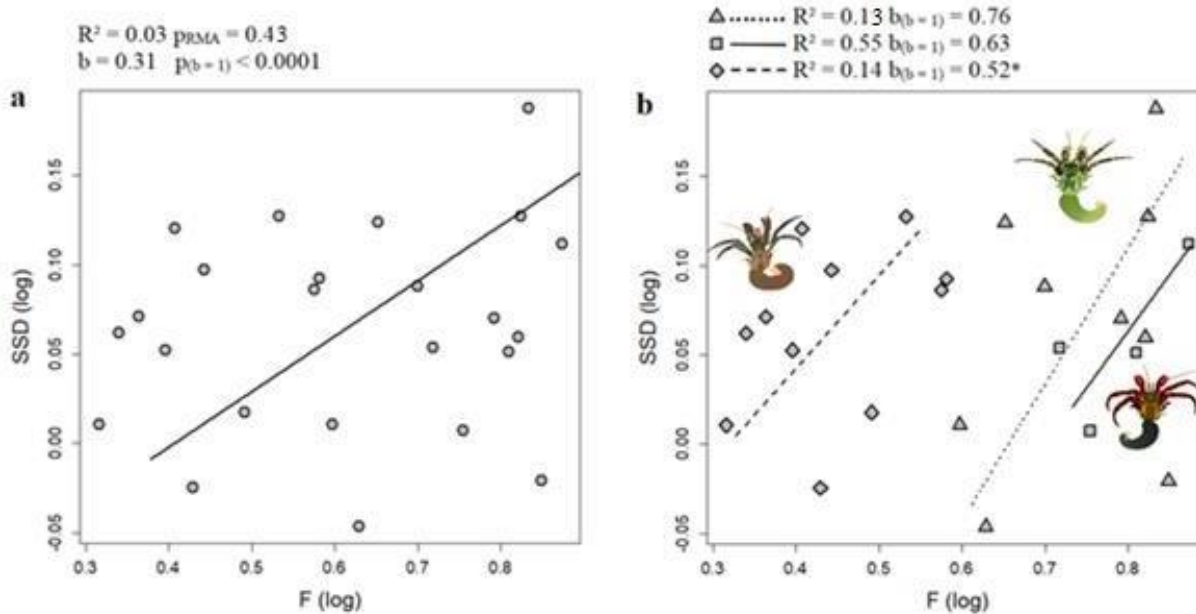


Figura 4. Complexo sexo-tamanho: Regra de Rensch. Relação entre o dimorfismo sexual de tamanho (SSD) e o tamanho médio de fêmeas (F) padronizados, (a) para o gênero *Clibanarius* e (b) por espécies. *C. antillensis*, losangos e linha tracejada, *C. scopetarius*, quadrados e linha sólida e *C. symmetricus*, triângulos e linha pontilhada. R^2 - coeficiente da regressão RMA; p_{RMA} - valor de p da regressão RMA; b - inclinação da linha; $p_{(b=1)}$ = valor de p da inclinação contra a hipótese nula de $b = 1$. * - valor de significância: * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$, **** $p \leq 0.0001$.

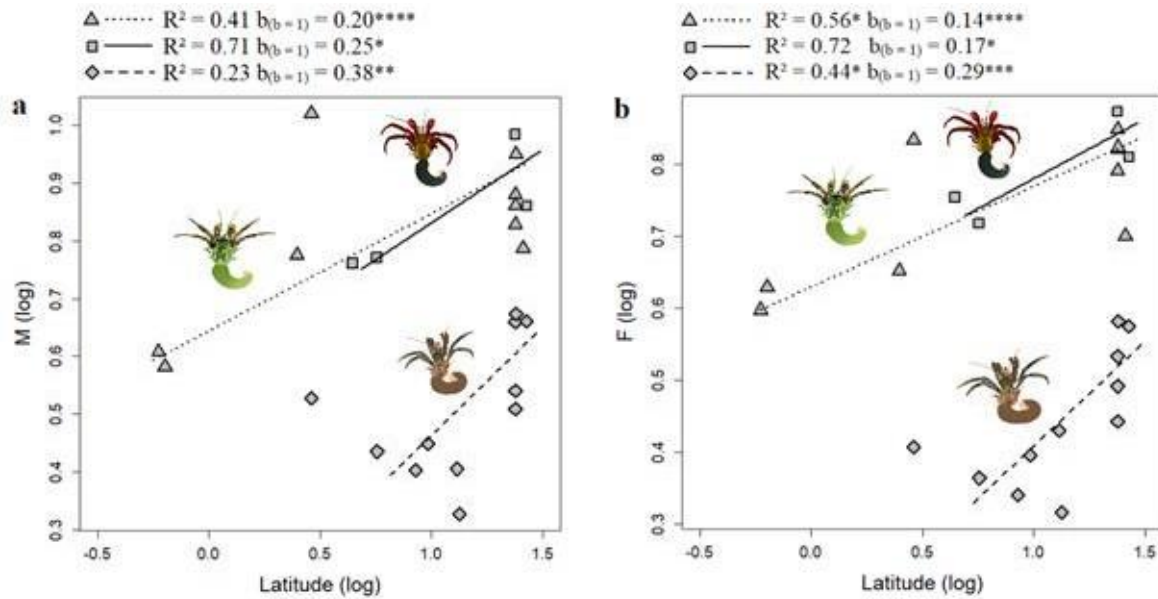


Figura 5. Complexo latitude-tamanho vs sexo - Regras de Bergmann e Rensch para (a) Machos e (b) Fêmeas padronizados. *C. antillensis*, losangos e linha tracejada, *C. sclopetarius*, quadrados e linha sólida e *C. symmetricus*, triângulos e linha pontilhada. R^2 - coeficiente da regressão RMA; p_{RMA} - valor de p da regressão RMA; b - inclinação da linha; $p(b=1)$ = valor de p da inclinação contra a hipótese nula de $b = 1$. * - valor de significância: * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$, **** $p \leq 0.0001$.

Tabela 5. Resultados das regressões par a par de RMA para avaliação da influência do abrigo em *C. antillensis* (*in situ*). $p(b = 1)$: valor de p ($p \leq 0.05$) da inclinação contra a H_0 de $b = 1$.

	Pairwise slope $p_{(b = 1)}$		
	Conic-Tubinate	Conic-Turriculate	Turbinate-Turriculate
SL vs Latitude*Morphotype	0.985	0.662	0.601
Male vs Female*Morphotype	0.999	0.912	0.949
SSD vs Female*Morphotype	0.775	0.690	0.990
SSD vs Latitude*Morphotype	0.661	0.981	0.696
Male vs Latitude*Morphotype	0.991	0.989	0.924
Female vs Latitude*Morphotype	0.984	0.668	0.633

Tabela 6. Resultados estatísticos do modelo linear generalizado com distribuição normal para a avaliação da influência do abrigo em *C. antillensis* (*in situ*). Coefficient: coeficiente da regressão; Std. Error: erro padrão de cada relação; t-value: t-valor; p-value: p-valor: Valor de probabilidade de significância da associação das variáveis.

SL vs Latitude*Morphotype	Coefficient	Std. Error	t-value	p-value
Intercept	0.326	0.093	3.519	0.008**
Latitude	0.107	0.096	1.117	0.230
Turbinate	-0.108	0.172	-0.631	0.545
Conic	-0.218	0.179	-1.214	0.260
Latitude:Turbinate	0.150	0.166	0.905	0.392
Latitude:Conic	0.201	0.170	1.184	0.270
Multiple Comparisons of Means	Coefficient	Std. Error	t-value	p-value
Turbinate-Turriculate	-0.108	0.172	-0.631	0.806
Conic-Turriculate	-0.218	0.180	-1.214	0.476
Conic-Turbinate	-0.109	0.211	-0.519	0.863
Male vs Female*Morphotype	Coefficient	Std. Error	t-value	p-value
Intercept	0.061	0.272	0.225	0.829
Female	1.065	0.785	1.358	0.217
Turbinate	0.065	0.29	0.224	0.829
Conic	0.058	0.293	0.198	0.849
Female:Turbinate	-0.209	0.817	-0.256	0.805
Female:Conic	-0.147	0.833	-0.177	0.865
Multiple Comparisons of Means	Coefficient	Std. Error	t-value	p-value
Turbinate-Turriculate	0.065	0.290	0.224	0.972
Conic-Turriculate	0.058	0.293	0.198	0.978
Conic-Turbinate	-0.007	0.147	-0.046	0.999
SSD vs Female*Morphotype	Coefficient	Std. Error	t-value	p-value
Intercept	0.002	0.354	0.005	0.996
Female	0.159	1.021	0.156	0.88
Turbinate	0.083	0.377	0.220	0.832
Conic	0.054	0.381	0.142	0.891
Female:Turbinate	-0.253	1.063	-0.238	0.819
Female:Conic	-0.173	1.084	-0.160	0.878
Multiple Comparisons of Means	Coefficient	Std. Error	t-value	p-value
Turbinate-Turriculate	0.083	0.377	0.220	0.973
Conic-Turriculate	0.054	0.381	0.142	0.988
Conic-Turbinate	-0.029	0.192	-0.150	0.987
SSD vs Latitude*Morphotype	Coefficient	Std. Error	t-value	p-value
Intercept	0.153	0.123	1.238	0.256
Latitude	-0.123	0.153	-0.805	0.448
Turbinate	-0.099	0.181	-0.549	0.6
Conic	-0.076	0.188	-0.403	0.699

Latitude:Turbinate	0.115	0.198	0.582	0.579
Latitude:Conic	0.098	0.199	0.491	0.638
Multiple Comparisons of Means	Coefficient	Std. Error	t-value	p-value
Turbinate-Turriculate	-0.099	0.181	-0.549	0.850
Conic-Turriculate	-0.076	0.188	-0.403	0.915
Conic-Turbinate	0.024	0.194	0.123	0.992
Male vs Latitude*Morphotype	Coefficient	Std. Error	t-value	p-value
Intercept	0.558	0.175	3.188	0.009**
Latitude	-0.165	0.216	-0.763	0.463
Turbinate	-0.147	0.212	-0.693	0.504
Conic	-0.145	0.212	-0.682	0.511
Neritiform	0.130	0.254	0.512	0.620
Latitude:Turbinate	0.257	0.248	1.036	0.325
Latitude:Conic	0.235	0.248	0.946	0.367
Latitude:Neritiform	-0.0823	0.322	-0.255	0.804
Multiple Comparisons of Means	Coefficient	Std. Error	t-value	p-value
Turbinate-Turriculate	-0.147	0.212	-0.693	0.896
Conic-Turriculate	-0.145	0.212	-0.682	0.900
Neritiform-Turriculate	0.130	0.254	0.512	0.954
Conic-Turbinate	0.002	0.170	0.015	1.000
Neritiform-Turbinate	0.277	0.220	1.263	0.600
Neritiform-Conic	0.274	0.220	1.252	0.670
Female vs Latitude*Morphotype	Coefficient	Std. Error	t-value	p-value
Intercept	0.384	0.153	2.508	0.046*
Latitude	-0.05	0.189	-0.263	0.801
Turbinate	-0.165	0.233	-0.708	0.505
Conic	-0.391	0.233	-1.681	0.144
Latitude:Turbinate	0.260	0.247	1.050	0.334
Latitude:Conic	0.409	0.247	1.654	0.149
Multiple Comparisons of Means	Coefficient	Std. Error	t-value	p-value
Turbinate-Turriculate	-0.165	0.233	-0.708	0.768
Conic-Turriculate	-0.391	0.233	-1.681	0.287
Conic-Turbinate	-0.226	0.248	-0.913	0.652

*significância (p-valor < 0,05)

Tabela 7. Distâncias de Mahalanobis e de Procrustes intersexuais de cada população usando DFA para a dorsal do escudo cefalotorácico (DS) e para o urópodo (URO). Diagonal – distância de Mahalanobis; acima da diagonal – distâncias de Procrustes.

DS

Population	CE ♀♂	RN ♀♂	PE ♀♂	AL ♀♂	BA ♀♂	SP ♀♂	SC ♀♂
	0.0204	0.0162	0.0227	0.0148	0.0073	0.0210	0.0109
CE ♀♂	2.4091						
RN ♀♂		1.8496					
PE ♀♂			2.2151				
AL ♀♂				1.8779			
BA ♀♂					1.1102		
SP ♀♂						2.5272	
SC ♀♂							1.2822

URO

Population	CE ♀♂	RN ♀♂	PE ♀♂	AL ♀♂	BA ♀♂	SC ♀♂
	0.0184	0.0112	0.0278	0.0299	0.0149	0.0329
CE ♀♂	5.0410					
RN ♀♂		7.6415				
PE ♀♂			73.8211			
AL ♀♂				15.9125		
BA ♀♂					4.6383	
SC ♀♂						25.7213

Valor de $p < 0.05$ em negrito.

Tabela 8. Resultados das regressões de RMA da dorsal do escudo cefalotorácico (DS) e urópodo (URO). R^2 : coeficiente de correlação; p_{RMA} : valor de p ($p \leq 0.05$) da correlação; b : inclinação da regressão; (95%CI range): intervalo de confiança da inclinação; $p(b = 1)$: valor de p ($p \leq 0.05$) da inclinação contra a H_0 de $b = 1$. DS e URO: tamanho global (centroides) de cada estrutura; M: macho; F: fêmea; SShD: dimorfismo sexual da forma; SShD-Size: dimorfismo sexual da forma com informação de tamanho; SD: dimorfismo sexual do tamanho global (centroide).

DS					
Regression	R²	p_{RMA}	b (95%CI range)	p(b = 1)	
Size(DS) vs Latitude	0.39	0.13	0.70(0.311 -- 1.555)	0.33	
Size(DS(M)) vs Size(DS(F))	0.78	≤ 0.05	1.02(0.613 -- 1.702)	0.92	
SSD(DS) vs F	0.01	0.85	-1.20(-3.19 -- -0.449)	0.7	
SShD(DS) vs F	0.04	0.66	-0.06(-0.153 -- -0.022)	≤ 0.0001	
SDForm(DS) vs F	0.00	0.99	0.08(0.028 -- 0.205)	≤ 0.0001	
SSD(DS) vs Latitude	0.18	0.33	-0.34(-0.849 -- -0.138)	≤ 0.05	
Size(DS(M)) vs Latitude	0.25	0.25	0.72(0.301 -- 1.741)	0.43	
Size(DS(F)) vs Latitude	0.52	0.07	0.71(0.341 -- 1.472)	0.31	
SShD(DS) vs Latitude	0.13	0.43	-0.16(-0.042 -- -0.006)	≤ 0.0001	
SDForm(DS) vs Latitude	0.14	0.41	-0.02(-0.055 -- -0.009)	≤ 0.05	
URO					
Regression	R²	p_{RMA}	b (95%CI range)	p(b = 1)	
Size(URO) vs Latitude	0.32	0.24	0.61(0.232 -- 1.645)	0.29	
Size(URO(M)) vs Size(URO(F))	0.64	≤ 0.05	0.85(0.400 -- 1.811)	0.62	
SSD(URO) vs F	0.08	0.59	-1.66(-4.964 -- -0.553)	0.33	
SShD(URO) vs F	0.2	0.38	0.11(0.038 -- 0.304)	≤ 0.001	
SDForm(URO) vs F	0.01	0.84	0.11(0.036 -- 0.345)	≤ 0.001	
SSD(URO) vs Latitude	0.47	0.13	-0.42(-1.017 -- -0.173)	≤ 0.05	
Size(URO(M)) vs Latitude	0.12	0.5	0.60(0.203 -- 1.763)	0.32	
Size(URO(F)) vs Latitude	0.5	0.11	0.70(0.294 -- 1.677)	0.37	
SShD(URO) vs Latitude	0.31	0.24	0.03(0.010 -- 0.072)	≤ 0.0001	
SDForm(URO) vs Latitude	0.27	0.29	-0.03(-0.078 -- -0.010)	≤ 0.05	

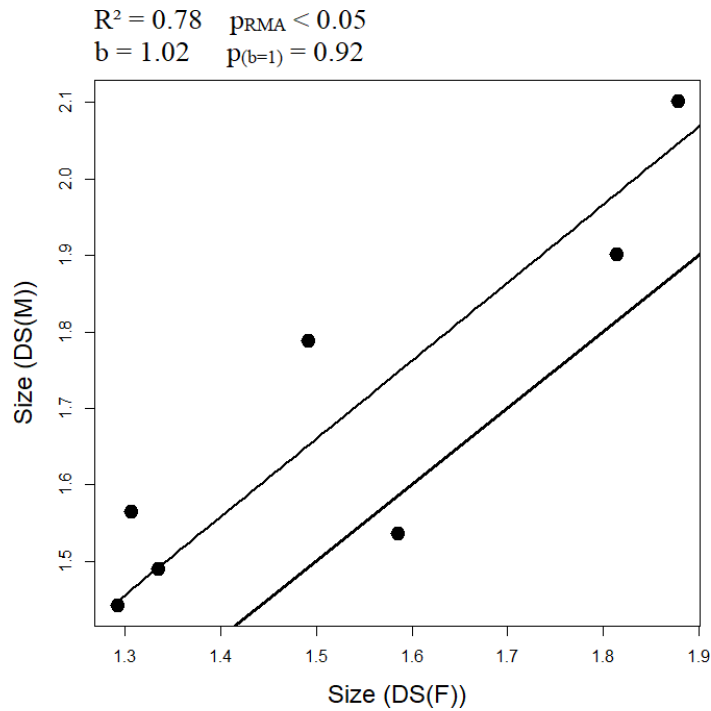


Figura 6. Dimorfismo sexual de tamanho (Size) da dorsal do escudo cefalotorácico (DS) para *Clibanarius antillensis* (*in situ*) do Atlântico Ocidental. Relação entre o tamanho médio de machos (M) e fêmeas (F) logaritmizados. Linha sólida mais escura – linha teórica $b = 1$; R^2 - coeficiente da regressão RMA; p_{RMA} – valor de p da regressão RMA; b – inclinação da linha; $p_{(b=1)}$ = valor de p da inclinação contra a hipótese nula de $b = 1$.

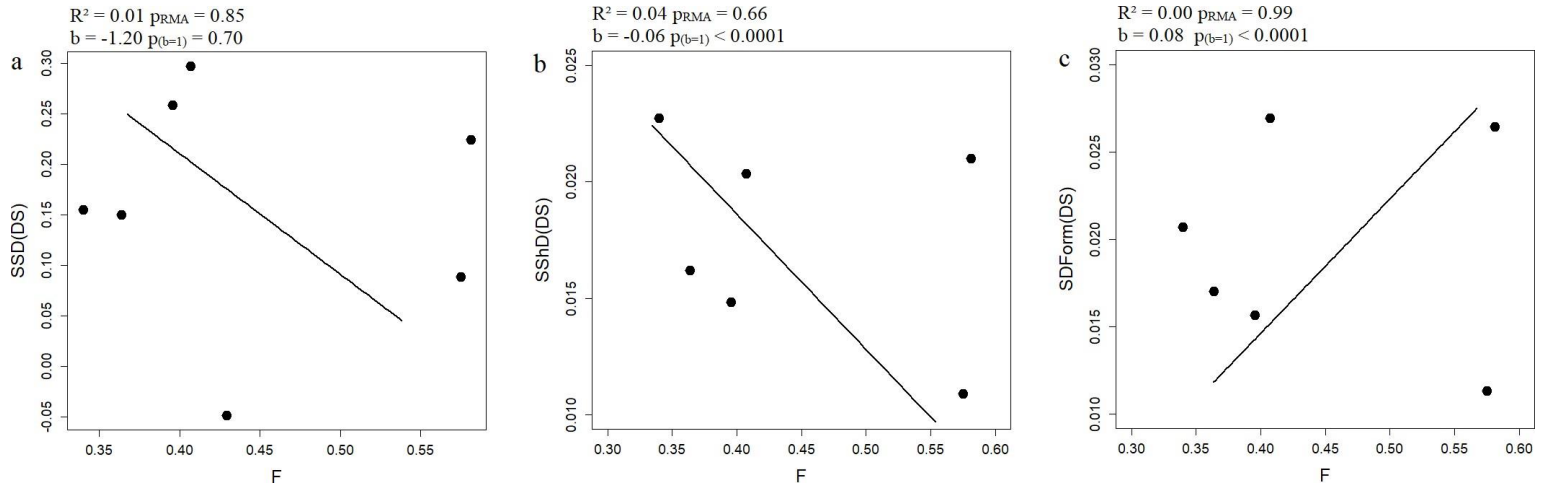


Figura 7. Regra de Rensch para *Clibanarius antillensis* (*in situ*) do Atlântico Ocidental. Relação entre o dimorfismo sexual de (a) Size (SSD), (b) Shape (SShD) e (c) Form (SDForm) da dorsal do escudo cefalotorácico (DS) e o tamanho médio de fêmeas (F) logaritimizadas. R^2 - coeficiente da regressão RMA; p_{RMA} – valor de p da regressão RMA; b – inclinação da linha; $p_{(b=1)}$ = valor de p da inclinação contra a hipótese nula de $b = 1$.

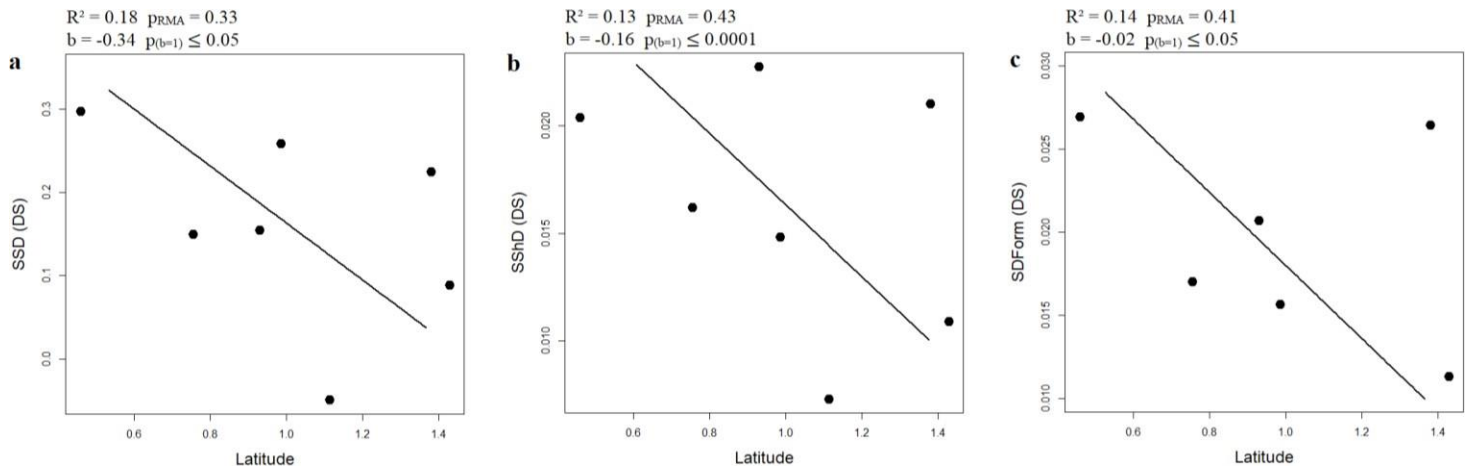


Figura 8. Regras de Bergmann e Rensch. Relação de dimorfismo sexual de (a) Size (SSD) e (b) Shape (SShD) e (c) Form (SDForm) da dorsal do escudo cefalotorácico (DS) e latitude de *Clibanarius antillensis* (*in situ*) do Atlântico Ocidental. R^2 - coeficiente da regressão RMA; p_{RMA} – valor de p da regressão RMA; b – inclinação da linha; $p_{(b=1)}$ = valor de p da inclinação contra a hipótese nula de $b = 1$.

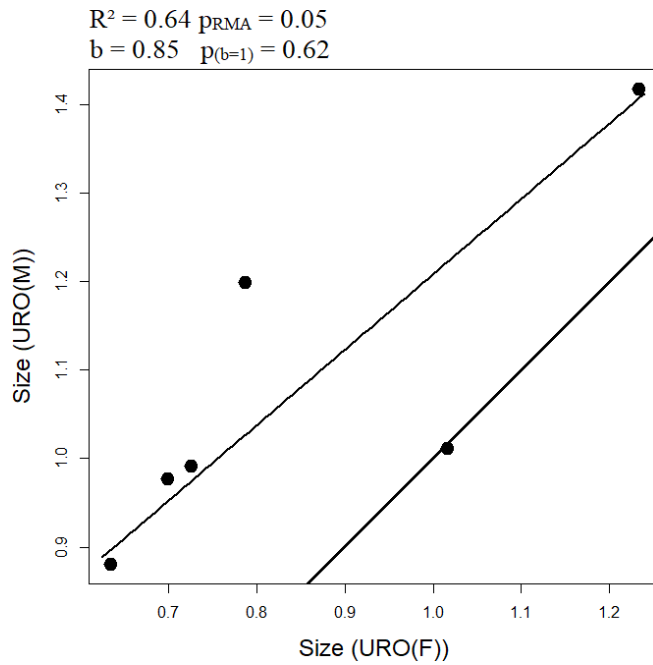


Figura 9. Dimorfismo sexual de tamanho (Size) do urópodo (URO) para *Clibanarius antillensis* (*in situ*) do Atlântico Ocidental. Relação entre o tamanho médio de machos (M) e fêmeas (F) logaritmizados. Linha sólida mais escura – linha teórica $b = 1$; R^2 - coeficiente da regressão RMA; p_{RMA} – valor de p da regressão RMA; b – inclinação da linha; $p_{(b=1)}$ = valor de p da inclinação contra a hipótese nula de $b = 1$.

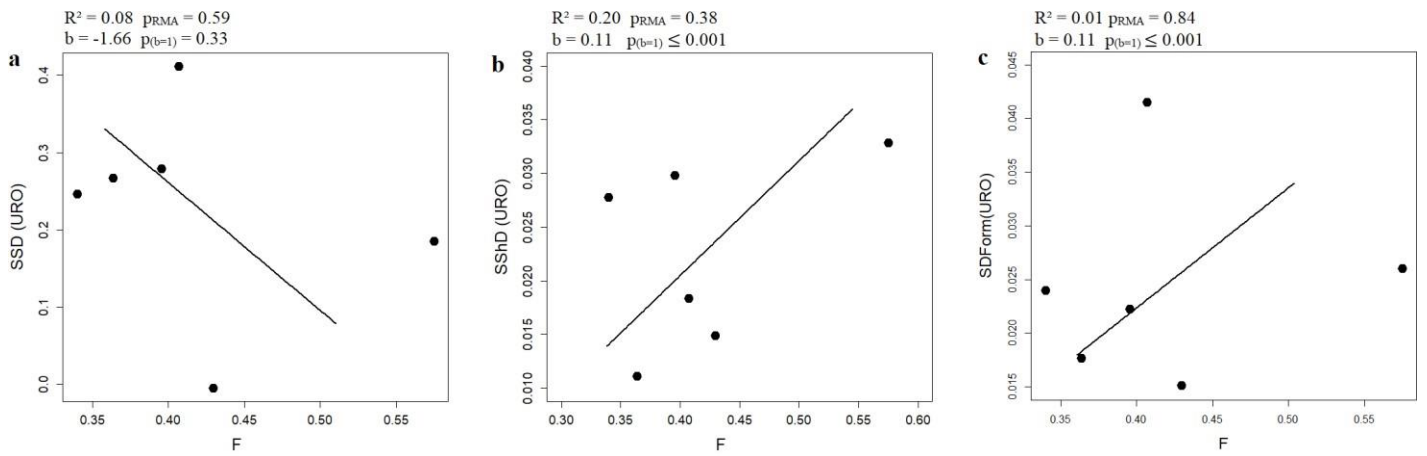


Figura 10. Regra de Rensch para *Clibanarius antillensis* (*in situ*) do Atlântico Ocidental. Relação entre o dimorfismo sexual de (a) Size (SSD), (b) Shape (SShD) e (c) Form (SDForm) do urópodo (URO) e o tamanho médio de fêmeas (F) logaritimizados. R^2 - coeficiente da regressão RMA; p_{RMA} – valor de p da regressão RMA; b – inclinação da linha; $p_{(b=1)}$ = valor de p da inclinação contra a hipótese nula de $b = 1$.

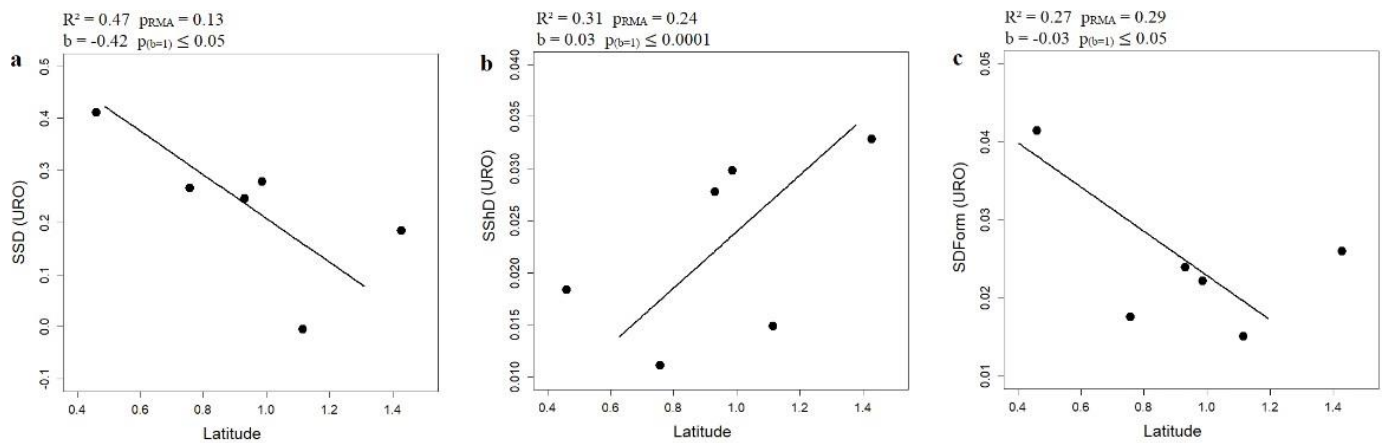


Figura 11. Regras de Bergmann e Rensch. Relação de dimorfismo sexual de (a) Size (SSD) e (b) Shape (SShD) e (c) Form (SDForm) do urópodo (URO) e latitude de *Clibanarius antillensis* (*in situ*) do Atlântico Ocidental. R^2 - coeficiente da regressão RMA; p_{RMA} – valor de p da regressão RMA; b – inclinação da linha; $p_{(b=1)}$ = valor de p da inclinação contra a hipótese nula de $b = 1$.