



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**VARIACIÓN FENOTÍPICA DE *Panulirus argus* (Decapoda:  
Paniluridae) EN EL ÁREA MARINA PROTEGIDA Y LA  
RESERVA DE BIOSFERA SEAFLOWER, ARCHIPIÉLAGO  
DE SAN ANDRÉS, PROVIDENCIA Y SANTA CATALINA-  
COLOMBIA**

**Nacor Wilder Bolaños Cubillos**

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Bogotá

2013



**VARIACIÓN FENOTÍPICA DE *Panulirus argus* (Decapoda:  
Paniluridae) EN EL ÁREA MARINA PROTEGIDA Y LA  
RESERVA DE BIOSFERA SEAFLOWER, ARCHIPIÉLAGO  
DE SAN ANDRÉS, PROVIDENCIA Y SANTA CATALINA-  
COLOMBIA**

**Nacor Wilder Bolaños Cubillos**

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

**Magister en Ciencias, Área Biología**

Directora:

Biol. M.S.c. Dr.Sc. Edna Judith Márquez Fernández

Codirector:

Biol. M.S.c. Dr.rer.nat. Néstor Hernando Campos Campos

Línea de Investigación:

GENÉTICA DE POBLACIONES Y BIODIVERSIDAD

Grupo de Investigación:

BIOTECNOLOGÍA ANIMAL

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Bogotá, Colombia

2013



*A mis padres Gilma Cubillos y Nacor Bolaños,  
por brindarme su confianza, apoyo  
incondicional e impulso para lograr este gran  
objetivo. Es a ellos a quienes les debo todo lo  
que soy.*



## Agradecimientos

La fase de campo de este trabajo no hubiera sido posible sin el apoyo de directivos, profesionales, técnicos, de las instituciones que financiaron y/o participaron en las diferentes expediciones científicas a las zonas remotas de la Reserva de Biosfera Seaflower, especialmente a la Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina – CORALINA, Secretaria de Agricultura y Pesca del Departamento Archipiélago, Universidad Nacional de Colombia Sedes Medellín y Caribe, Instituto Colombiano de Desarrollo Rural -INCODER, así como también a los pescadores a bordo de las embarcaciones. A Santiago Posada y Harvey Robinson por los esfuerzos y colaboración en la isla de Providencia. A múltiples pescadores artesanales de San Andrés quienes proporcionaron a bajo costo langostas enteras provenientes del atolón de Bolívar. Del mismo modo se agradece al posgrado por todos los apoyos brindados durante la maestría.

A los Drs. Elizabeth Taylor Jay, Opal Bent Zapata, Durcey Stephens Lever, últimos directores de CORALINA, por su apoyo y permisos en todo el proceso de formación.

Un agradecimiento especial a mi directora, la Dra. Edna Judith Márquez Fernández por su apoyo incondicional, en todas las jornadas de duro trabajo, sus aportes, sugerencias y correcciones a lo largo de todo el trabajo, así mismo, al profesor Néstor Campos y al grupo de trabajo de genética de langosta espinosa: José Rangel, Betsabe Larriviere, Carlos Ballesteros y de Morfometría Geométrica, en especial a Natalia Restrepo por sus aportes y ayuda





## Resumen

Los patrones de variación morfométrica de una especie pueden evolucionar diferencialmente como respuesta de los individuos al polimorfismo genético, a contextos ecológicos variables, al estado de vida o de acuerdo al sexo, lo cual suele ocasionar diferencias fenotípicas. Estos patrones son desconocidos para la langosta espinosa *Panulirus argus*, una especie de importancia comercial pesquera en la Reserva de Biosfera Seaflower, Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. En este trabajo se utilizó la morfometría geométrica basada en puntos de referencia para determinar los patrones de variación fenotípica de la placa esternal de *P. argus* en seis áreas distantes del archipiélago. Las diferencias de tamaño entre sexos y orígenes geográficos, se compararon usando una prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones pareadas Mann-Whitney, el efecto alométrico se estimó mediante Análisis de Regresión Multivariada, el modelo de pendientes alométricas mediante Análisis Multivariado de Covarianza y las diferencias de conformación entre sexos y origen geográfico mediante Análisis de Componentes Principales. Los resultados demuestran que la variación morfométrica de la placa esternal de la langosta espinosa varía de acuerdo al sexo debido a que el dimorfismo sexual fue significativo tanto en el tamaño como en la conformación. Adicionalmente, la variación morfométrica también parece explicarse por plasticidad fenotípica a contextos ecológicos variables debido a que se detectaron diferencias fenotípicas entre poblaciones que son genéticamente similares de acuerdo con lo encontrado por Larriviere (2013) y Rangel (2013) para la misma especie en la misma área. La información obtenida complementa los análisis genéticos de la especie en esta región del Caribe y es potencialmente útil para apoyar la selección de medidas de manejo y control adecuadas sobre este recurso en la Reserva de Biosfera Seaflower.

**Palabras clave:** Morfometría geométrica, plasticidad fenotípica, Reserva de Biosfera Seaflower, diversidad genética.

## Abstract

The patterns of morphometric variation in a species may evolve differentially in response to genetic polymorphism, variable ecological contexts, life stage or genre resulting in phenotypic differences. These patterns are unknown in the spiny lobster *Panulirus argus*, an important fishery species in the Biosphere Seaflower Reserve, Archipelago San Andres, Providence and Santa Catalina. This work used the based-landmark geometric morphometrics to determine the phenotypic variation patterns of sternal plate of *P. argus* in six distant areas of archipelago. The differences in size between sexes and among geographical origins were compared with Kruskal-Wallis Test and pair-wise comparisons were performed using Mann-Whitney Test. The allometric effect was estimated using Multivariate Regression Analysis, the model of allometric slopes was contrasted by Multivariate analysis of covariance and the shape differences between sexes and geographical origin was explored using Principal Component Analysis. The results showed that the morphometric variation of sternal plate of spiny lobster varied according to the genre due the sexual size and shape dimorphisms were significant. Additionally, the morphometric variation seems result from phenotypic plasticity to variable ecological contexts due the phenotypic differences among genetically similar populations. This information complements the genetic analysis of the species in this Caribbean region and it is potentially useful for supporting the selection of adequate management and control rules of this source in the Biosphere Seaflower Reserve

**Keywords:** Geometric morphometrics, phenotypic plasticity, Archipelago San Andrés, Providence and Santa Catalina, Seaflower Biosphere Reserve.

# Contenido

	Pág.
<b>Resumen</b> .....	<b>IX</b>
<b>Lista de figuras</b> .....	<b>XII</b>
<b>Lista de tablas</b> .....	<b>XIV</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>1</b>
<b>1. Marco Teórico</b> .....	<b>5</b>
1.1 Biología y ecología de la especie .....	5
1.1.1 Clasificación taxonómica .....	7
1.2 Reproducción y ciclo de vida .....	8
1.3 Distribución geográfica .....	10
1.4 Conservación de la especie .....	11
1.5 Estudios previos de morfometría geométrica en crustáceos .....	13
<b>2. Materiales y Métodos</b> .....	<b>17</b>
2.1 Zonas de muestreo .....	17
2.2 Especímenes y Morfometría Geométrica .....	19
2.3 Variación del tamaño .....	20
2.4 Variación de la conformación .....	20
2.5 Cálculo de Qst y comparación con Fst .....	21
<b>3. Resultados</b> .....	<b>22</b>
3.1 Repetibilidad .....	22
3.2 Variación en el tamaño .....	22
3.3 Variación de la conformación .....	26
<b>4. Discusión</b> .....	<b>31</b>
<b>5. Conclusiones y recomendaciones</b> .....	<b>35</b>
5.1 Conclusiones .....	35
5.2 Recomendaciones .....	36
<b>Bibliografía</b> .....	<b>37</b>

## Lista de figuras

	Pág.
<b>Figura 1-1:</b> Morfología de la langosta espinosa <i>Panulirus argus</i> .....	5
<b>Figura 1-2:</b> Langosta espinosa <i>P. argus</i> .....	6
<b>Figura 1-3:</b> Ciclo de vida de la langosta.....	10
<b>Figura 1-4:</b> Distribución geográfica de la langosta espinosa <i>Panulirus argus</i> .....	11
<b>Figura 2-1:</b> Ubicación de las seis (6) zonas de muestreo en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biosfera y Área Marina Protegida Seaflower. Las flechas en negro indican a Serranilla, Bajo Nuevo, Serrana (zona norte), Providencia (Centro) y Bolívar (Sur).....	18
<b>Figura 2-2:</b> Puntos de referencia medidas como coordenadas de la placa esternal de <i>P. argus</i> . La numeración de los puntos de referencia denota el arreglo seguido durante la digitalización. 1-4 son puntos de referencia tipo I correspondientes a los puntos de inserción de las patas caminadoras (pereiópodos) en la placa esternal. Los puntos 5 y 6 son puntos de referencia tipo III que corresponden con el punto medio entre el primer y cuarto par de pereiópodos, respectivamente. ....	19
<b>Figura 3-1:</b> Dimorfismo sexual en el tamaño entre hembras y machos de las zonas analizadas de Bolívar y Providencia.....	23
<b>Figura 3-2:</b> Variación en tamaño (cm) de machos adultos de <i>P. argus</i> . Bajo Nuevo (NUE), Bajo Alicia (ALIC), Serrana (SER), Bolívar (BOL), Providencia (PRO), Serranilla (SLA). ....	24
<b>Figura 3-3:</b> Variación en tamaño (cm) de hembras adultas de <i>P. argus</i> . Bolívar (BOL), Bajo Nuevo (NUE), Providencia (PRO), Serranilla (SLA), Serrana (SER). ....	25
<b>Figura 3-4:</b> Dimorfismo sexual en la conformación de la placa esternal de <i>Panulirus argus</i> . Los polígonos conectan las coordenadas residuales después de la superposición de Procrustes al consenso general. Los círculos sólidos representan landmarks. Las flechas denotan los sitios de mayor diferencia en la conformación del esternón entre machos y hembras. Las hembras se denotan con tonos rosa mientras que los machos en tonos azules. ....	26
<b>Figura 3-5:</b> Mapa factorial que muestra la distribución de machos y hembras de <i>Panulirus argus</i> de Bolívar en el plano de los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2). El centroide de cada grupo está indicado por un cuadrado en cada polígono. El porcentaje de variación de los dos primeros componentes principales está indicado en paréntesis. ....	27
<b>Figura 3-6:</b> Mapa factorial que muestra la distribución de machos y hembras de <i>Panulirus argus</i> de Providencia en el plano de los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2). El centroide de cada grupo está indicado por un cuadrado en cada	

polígono. El porcentaje de variación de los dos primeros componentes principales está indicado en paréntesis..... 27

**Figura 3-7:** Árbol UPGMA basado en las distancias euclidianas derivadas de la variación total de la placa esternal de *Panulirus argus*. ..... 28

## Lista de tablas

	Pág.
<b>Tabla 1-1:</b> Clasificación taxonómica de <i>Panulirus Argus</i> .....	7
<b>Tabla 1-2:</b> Estudios de Morfometría tradicional y Morfometría Geométrica en crustáceos. G (L): Morfometría Geométrica basada en <i>Landmarks</i> , G (C): Morfometría Geométrica basado en Análisis Elíptico de Fourier. El asterisco indica trabajos morfométricos complementados con técnicas moleculares.....	13
<b>Tabla 2-1:</b> Localización y número de muestras analizadas por morfometría geométrica en el presente estudio.....	17
<b>Tabla 3-1</b> Repetibilidad de las coordenadas alineadas (LM) en hembras y machos de <i>P. argus</i> . .....	22
<b>Tabla 3-2</b> Repetibilidad (R) y contribución (V) de los primeros cinco componentes principales (CP) a la variación total de la conformación de la placa esternal en hembras y machos de <i>P. argus</i> . .....	22
<b>Tabla 3-3:</b> Estadística descriptiva del dimorfismo sexual en las zonas de Bolívar y Providencia. ....	23
<b>Tabla 3-4:</b> Significancia estadística de las diferencias de tamaño de las placas esternales de los machos adultos de <i>P. argus</i> entre pares de sitios geográficos. Los valores en negrilla denotan significancia estadística. ....	24
<b>Tabla 3-5:</b> Significancia estadística de las diferencias de tamaño de las placas esternales de las hembras adultas de <i>P. argus</i> entre pares de sitios geográficos. Los valores en negrilla denotan significancia estadística. ....	25
<b>Tabla 3-6:</b> Significancia estadística de las distancias euclidianas de las conformaciones de las placas esternales de los machos entre sitios de muestreo. ....	28
<b>Tabla 3-7:</b> Significancia estadística de las distancias euclidianas de las conformaciones de las placas esternales de las hembras entre sitios de muestreo. ....	29
<b>Tabla 3-8:</b> Distancias $Q_{ST}$ y $F_{ST}$ entre poblaciones de <i>Panulirus argus</i> . Los valores $F_{ST}$ fueron descritos por Larriviere (2013) y Ballesteros (com. pers.). ....	29

# Introducción

La langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille 1804), se encuentra distribuida desde Carolina del Norte hasta Río de Janeiro, incluyendo el Golfo de México y el Mar Caribe (Holthuis, 1991; Tavares, 2002), representa una de las pesquerías más grandes del Atlántico Central Occidental y constituye uno de los recursos pesqueros de mayor valor económico y ecológico de todo el Caribe (Goldstein, 2004).

Esta especie representa el principal producto pesquero de exportación en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biosfera Seaflower (RBS) y soporta una pesquería industrial importante desde la década de 1980, razón por la cual se vislumbra que puede haber una sobreexplotación del recurso (Sánchez & Lozano, 1985; Cruz *et al.*, 2007; FAO, 2007).

Lo anterior estimuló diversos estudios de la biología y pesquería de la langosta espinosa en el archipiélago, los cuales han servido de base para apoyar decisiones e implementar algunas medidas de manejo para la pesquería de langosta que se encuentran actualmente en vigencia para la RBS (Sánchez & Lozano, 1985; Medina *et al.*, 1996; Gallo *et al.*, 1997; Rojas *et al.*, 1997; Sevilla, 1999; Arango *et al.*, 2001; Chiquillo, 2001, 2002; Prada *et al.*, 2005, 2006; Castro, 2007; Sladek-Nowlis *et al.*, 2010, 2011, 2012, entre otros).

La hipótesis de que la langosta espinosa constituye un solo stock genético, está siendo contrastada en estudios genético-poblacionales basados en marcadores microsatélites y de DNA mitocondrial en un estudio colaborativo entre la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín y la Gobernación del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina (Larriviere, 2013; Ballesteros, com. pers.). Esta idea está basada en la observación de que las larvas pelágicas de la especie pueden durar entre 5 y 12 meses, lo que las hace susceptibles de recorrer grandes distancias (Lewis, 1951; Sims & Ingle,

1967; Farmer *et al.*, 1989; Silberman *et al.*, 1994; Cruz *et al.*, 2007) y por lo tanto, estar expuestas a considerable flujo genético.

A pesar del flujo génico potencial entre los diferentes sitios del archipiélago, varias observaciones sugieren que las langostas espinosas de esta región del Caribe, pueden presentar variaciones morfométricas entre cayos, bancos y/o bajos: (1) en esta zona no existe dispersión de adultos de langosta entre bancos, dado que cada uno es una plataforma independiente; (2) los hábitats de la langosta han estado sometidos a diferentes grados de presión natural y antropogénica (incluyendo diferentes regímenes pesqueros) y (3) especies con larvas pelágicas como *Strombus gigas* han mostrado diferencias morfométricas compatibles no sólo con diferenciación genética evidenciada por marcadores neutros (Márquez *et al.*, 2012) sino también con caracteres fenotípicos (Márquez *et al.*, 2009), en la misma área de estudio.

Con base en lo anterior, en este trabajo se contrastó la hipótesis de que *P. argus* exhibe diferencias en la conformación de la placa esternal entre sitios geográficos del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina en el Caribe Colombiano. Específicamente, se buscó resolver las siguientes preguntas relacionadas con el tamaño y la conformación de la placa esternal de langosta espinosa: (1) ¿los individuos de diferentes ambientes difieren de acuerdo al origen geográfico?, (2) ¿los machos y las hembras presentan diferencias específicas de género? y (3) ¿las diferencias de conformación son concordantes con diferencias genéticas estimadas con marcadores moleculares neutros?. Para el efecto, se utilizaron herramientas de la Morfometría Geométrica (MG), las cuales han resultado útiles para identificar poblaciones y/o especies de diversos organismos tales como crustáceos (Bermúdez-Tobón, 2005; 2007; Brian *et al.*, 2006; Hiller *et al.*, 2006; Claverie & Smith, 2010; Silva *et al.*, 2010; Pérez-Barros *et al.*, 2011; Souza *et al.*, 2011; Guerao & Abelló, 2011; Trevisan *et al.*, 2012; Lezcano *et al.*, 2012 a, b), insectos (Jirakanjanakit *et al.*, 2007), caracoles (Galindo-Pérez, 2009; Márquez *et al.*, 2009) y peces (Guill *et al.*, 2003; Cadrin, 2005; Rodríguez, 2004; O'Reilly & Horn, 2004; Cadrin & Friedland, 2013), entre muchos otros.



Bookstein (1991), define la MG como “el estudio estadístico de la covarianza entre cambios de conformación y factores causales”. Este es un método matemático que estudia y analiza el cambio en la forma de los organismos, caracteriza la conformación y cuantifica la variación morfológica mediante análisis multivariados (Slice, 2007). Los análisis de MG son un poderoso complemento para la solución de problemas taxonómicos (Daniels *et al.*, 2001), detectar variaciones morfométricas geográficas a nivel de tamaño y conformación inter e intraespecífica de poblaciones y/o especies, efecto alométrico, estimación de  $Q_{st}$  (un análogo de los estadísticos de Wright,  $F_{st}$ , indicador de diferenciación poblacional), covariación entre diferentes rasgos y dimorfismo sexual en tamaño y conformación, entre otros (Dujardin, 2008).

En este trabajo se utilizó la morfometría geométrica basada en puntos de referencia para determinar los patrones de variación fenotípica de la placa esternal de *P. argus* en seis áreas distantes del archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biosfera Seaflower. La información derivada de este estudio permitió no sólo obtener información básica relacionada con las estrategias evolutivas de la especie, sino también permitió comparar los datos morfométricos con datos derivados de marcadores genéticos neutros, para estimar el efecto del ambiente en la conformación de las langostas, aspectos importantes en el manejo y control de este recurso con gran presión de pesca en el archipiélago. La información obtenida complementa los análisis genéticos de la especie en esta región del Caribe colombiano y es potencialmente útil para apoyar la selección de medidas de manejo y control adecuadas sobre este recurso en la Reserva de Biosfera Seaflower.

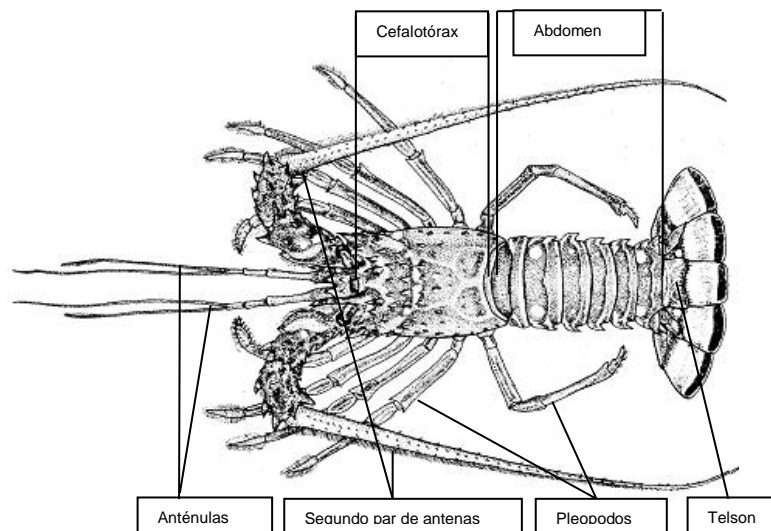


# 1.Marco Teórico

## 1.1 Biología y ecología de la especie.

La langosta espinosa *Panulirus argus* es un crustáceo decápodo perteneciente a la familia Palinuridae (Tavares, 2002). El cuerpo se compone básicamente de tres secciones: el cefalotórax es una estructura fuerte denominada caparazón, compuesta por cinco segmentos cefálicos (desde donde se proyectan dos antenas) y ocho segmentos torácicos; el abdomen compuesto por seis segmentos abdominales que terminan en la cola compuesta por telson y urópodos (Cobb & Wang, 1985; Lipcius & Cobb, 1994). El cuerpo está cubierto por numerosas espinas y nódulos de varios tamaños que cubren su caparazón y antenas. Presenta un par de cuernos frontales sobre los ojos (Colin, 1978; Tavares, 2002), estos últimos están dispuestos lateralmente y le proporcionan buena visión (Figuras 1-1, 1-2).

**Figura 1-1:** Morfología de la langosta espinosa *Panulirus argus*.



Adaptado de Holthuis, L.B. 1991, FAO species catalogue. Vol. 13. Marine lobsters of the world Fig. 257.

**Figura 1-2:** Langosta espinosa *P. argus*.

En *P. argus* las patas terminadas en dactilos, se modifican para formar la quelas (Crawford & De Smidt, 1922). Tienen dos pares de antenas de forma cónica con función sensorial y defensiva, cinco pares de patas caminadoras o pereiópodos y patas abdominales o pleópodos que tiene funciones natatorias y reproductivas (en machos para la transmisión del esperma y en las hembras para el transporte de los huevos). El cefalotórax en las hembras es estriado y es más estrecho en la margen posterior que en los machos (Saul, 2004).

Su crecimiento físico se logra a través de la muda del caparazón (Lipcius & Herrnkind, 1982; FAO, 2001). Su respiración es branquial y el consumo de oxígeno depende principalmente de la temperatura del medio, el grado de hacinamiento, la alimentación y el tamaño de la langosta (Phillips *et al.*, 1980). En la fase adulta son depredadores claves en muchos hábitats bentónicos, su dieta es omnívora, consiste en invertebrados de movimiento lento o estacionario que habitan en el fondo, tales como caracoles, erizos de mar, bivalvos y cangrejos, entre otros (Lipcius & Cobb, 1994; Tavares, 2002), aunque, también consumen carroña (Crawford & De Smidt, 1922; Marx & Herrnkind, 1986; Eggleston *et al.*, 2003). Su alimentación ocurre generalmente durante la noche (Tavares, 2002).

De acuerdo a Holthuis (1991) y Tavares (2002), Los patrones de coloración son variables y pueden ir desde el moteado púrpura verdoso, también café, marrón, rojizo, azulado o verdoso. Puede alcanzar hasta 45 cm de longitud total (LT), pero usualmente miden alrededor de 20 cm. Normalmente se encuentran en aguas someras pero pueden

alcanzar alrededor de los 90 m de profundidad e incluso más profundo (FAO, 2001). Se encuentran en diferentes ambientes que le proporcionen refugio como arrecifes de coral, praderas de fanerógamas marinas, manglares, rocas, grietas, entre otros. La especie es gregaria y migratoria; se han reportado migraciones masivas en el otoño y grupos hasta de 50 individuos que se mueven formando filas en contacto con el otro a través de sus antenas (Tavares, 2002).

### 1.1.1 Clasificación taxonómica.

La langosta espinosa *P. argus* conocida comercialmente como langosta espinosa del Caribe o langosta común del Caribe pertenece a la familia Palinuridae (Latreille 1804) y su clasificación taxonómica se presenta en la Tabla 1-1.

**Tabla 1-1:** Clasificación taxonómica de *Panulirus Argus*

<b>Reino:</b>	Animalia
<b>Filo:</b>	Arthropoda
<b>Subfilo:</b>	Crustacea
<b>Clase:</b>	Malacostraca
<b>Orden:</b>	Decapoda
<b>Suborden:</b>	Pleocyemata
<b>Infraorden:</b>	Palinura
<b>Familia:</b>	Palinuridae
<b>Género:</b>	Panulirus
<b>Especie:</b>	<i>Panulirus argus</i> <b>(Latreille 1804)</b>

## 1.2 Reproducción y ciclo de vida

Durante su ciclo de vida, *P. argus* presenta varios tipos de migraciones relacionadas con factores ambientales (temperatura, salinidad, época del año, turbulencia, etc.) y con procesos fisiológicos (alimentación y reproducción) (Crawford & De Smidt, 1922; Davis & Dodrill, 1989; Holthuis, 1991; Tavares, 2002; Cruz *et al.*, 2007). Al igual que otras langostas, son dioicas, presentan dimorfismo sexual y fertilización externa (Guardiola *et al.*, 2009).

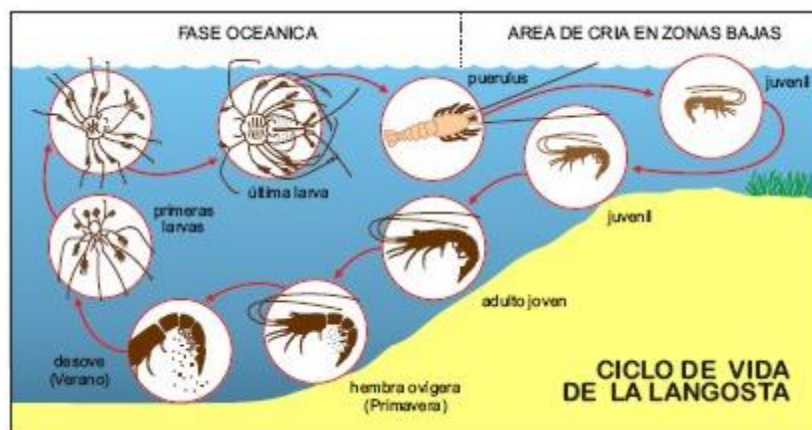
La reproducción ocurre todo el año en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina (Sánchez & Lozano, 1985). El desove ocurre entre abril y octubre en el sur de la Florida, mientras que en Providencia, coincide con lo reportado para toda la región del Atlántico en donde se han registrado dos picos de desove (marzo-junio y septiembre-octubre; Cruz *et al.*, 2007). Se estima que por las características similares del Archipiélago, un ciclo reproductivo similar ocurre en los otros atolones (Cruz *et al.*, 2007). El asentamiento suele ocurrir en los meses de mayo, agosto y febrero en las islas de Providencia y Santa Catalina (Arango *et al.*, 2001).

Las hembras se aparean solo una vez durante una temporada mientras que los machos pueden fertilizar a varias hembras. Para la reproducción, las hembras poseen una pequeña quela en el quinto par de pereiópodos y los pleópodos modificados para el transporte de los huevos. Los machos tienen los gonoporos (órganos genitales) en el quinto par de apéndices caminadores, mientras que las hembras los tienen en el tercer par (Saul, 2004). En el apareamiento, el macho deposita la masa espermatófora en la región ventral de la placa esternal de la hembra, formando una placa dura de color gris a negra (espermateca). La fecundación es externa y se da cuando la hembra rompe la espermateca con el quinto par de pereiópodos modificados y los huevos son transferidos a los pleópodos donde los adhiere a pelos muy finos. El inicio del desove está relacionado con la temperatura del agua, con un óptimo de 24°C (Lyons, *et al.*, 1981).

Las langostas alcanza su madurez sexual a una longitud de 8.3 cm aproximadamente (Arce & de León, 2001). En las hembras ovadas, el número de huevos incubados es

variable (50.000 a más de 1.000.000) (Guardiola *et al.*, 2009) y varía de manera directa con el tamaño y edad de las hembras, de este modo, mientras más grande, mayor potencial reproductivo (Saul, 2004). La eclosión de los huevos ocurre después de aproximadamente cuatro semanas de incubación y posteriormente se observan cinco fases en el ciclo de vida de esta especie (Figura 1-3):

- Larva Phylosoma, la cual es una fase planctónica que dura entre 5 y 12 meses dependiendo de las condiciones ambientales y en los cuales pueden recorrer grandes distancias (Lewis, 1951; Sims & Ingle, 1967; Farmer *et al.*, 1989; Silberman *et al.*, 1994; Cruz *et al.*, 2007). Está asociada al plancton oceánico, dentro de la cual se han identificado 11 etapas en las que flotan a merced de la corriente y muestran muy poca o ninguna habilidad de natación activa (Lewis, 1951; Matsuda *et al.*, 2006). Durante esta etapa la larva aumenta su tamaño de 2 mm hasta aproximadamente 34 mm, antes de llevar a cabo una metamorfosis a postlarva.
- Postlarvas puerulus y post-puerulus, es una transición entre la fase planctónica y bentónica que dura aproximadamente 3-4 semanas, en la cual son nadadoras activas y buscan desplazarse a lo largo de la plataforma continental en dirección a la costa (Matsuda *et al.*, 2006), sobre macroalgas principalmente del género *Laurencia* (Butler *et al.* 1997), praderas de pastos marinos, algas y/o cerca de zonas estuarinas y manglares (Houlihan & Wood, 2003).
- Estadios juveniles tempranos, con hábitos bénticos en aguas someras.
- Sub-adultos, se encuentran en aguas someras cerca de la costa, en muchos ecosistemas marinos y suelen desplazarse hacia refugios conformados por grietas entre las rocas, esponjas marinas, raíces de mangles y arrecifes de coral (Acosta & Butler, 1997).
- Adultos asociados a fondos duros con arrecifes coralinos (Houlihan & Wood, 2003). Una vez las langostas alcanzan la madurez (de 1 a 2 años), tienden a migrar hacia aguas más profundas.

**Figura 1-3:** Ciclo de vida de la langosta

Tomado de Baisre Hernández, 2007

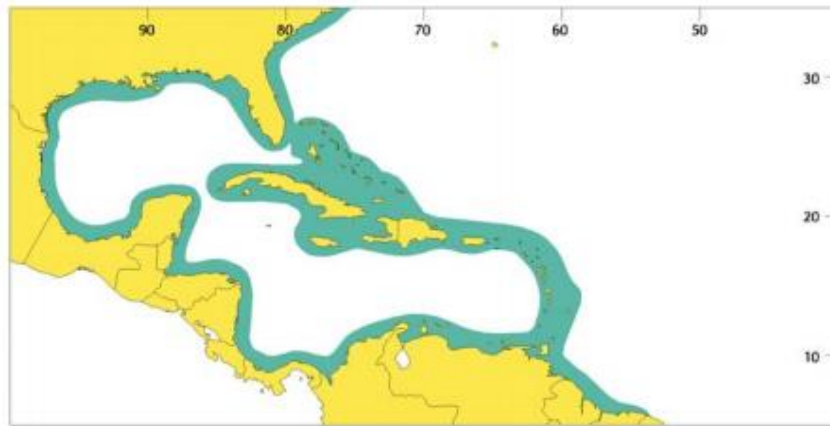
En todas las etapas del ciclo de vida, la langosta espinosa es presa de numerosos organismos marinos pero las mayores pérdidas se producen durante el desarrollo larvario (Crawford & De Smidt, 1922; Marx & Herrnkind, 1986).

### 1.3 Distribución geográfica

Las langostas espinosas se encuentran entre el grupo de crustáceos con la mayor distribución a nivel mundial (Lipcius & Eggleston, 2000). Se encuentran presentes en aguas tropicales, subtropicales y templadas de norte y sur América, África, India, el Mediterráneo, Europa, Australia, Nueva Zelanda, e islas del Pacífico (Holthuis, 1991; Lipcius & Eggleston, 2000). *P. argus*, se encuentra distribuida en áreas tropicales y subtropicales del Atlántico Occidental, Golfo de México, Centro América y el Mar Caribe desde Carolina del Norte hasta Río de Janeiro (Herrnkind, 1980; Sánchez & Lozano, 1985; Marx & Herrnkind, 1986; Holthuis, 1991; Cruz, 1999; Tavares, 2002; Guardiola *et al.*, 2009) (Figura 1-4)



**Figura 1-4:** Distribución geográfica de la langosta espinosa *Panulirus argus*



Tomado de Tavares, 2002

## 1.4 Conservación de la especie

En relación con la conservación, en gran parte de la región del Gran Caribe este recurso está sobreexplotado, lo que hace necesario la adopción de medidas para regular la extracción pesquera y proteger el stock poblacional (FAO, 2007), de este modo en muchos países han establecido tallas mínimas de captura y periodos de veda. En los Cayos de la Florida, la temporada de pesca se abre el 6 de agosto y cierra el 31 de marzo; en Venezuela, la veda se da desde mayo a octubre y la talla mínima de captura es de 120 mm de longitud de cefalotórax (Gómez *et al.*, 2007). En Colombia hubo sobrepesca del recurso en el archipiélago y la talla media de captura coincidió con la talla media de madurez sexual (Rojas *et al.*, 1997) la cual disminuyó entre 1994 y 2004 (Cruz *et al.*, 2007), con lo cual el Instituto Colombiano de desarrollo Rural INCODER mediante resolución No. 00407 de 2004, estableció como periodo de veda para el archipiélago entre el 1 de abril y 30 de junio de cada año. Además, se propusieron medidas de conservación de la especie que buscan controlar el nivel de pesca y corregir el patrón relativo de exportación (Sevilla, 1999; Cruz *et al.*, 2007; Castro, 2007):

- Repartir las cuotas de pesca teniendo en cuenta los cálculos realizados: 214 t de cola de langosta (705 t de langosta entera).
- Para pescadores artesanales un máximo de 5,12 t de cola de langosta (16,9 t de langosta entera).

- Limitar el número de licencias de pesca a 55 botes artesanales.
- Controlar la pesca industrial en las áreas exclusivas para pesca artesanal.
- Establecer tallas mínimas de captura 237 mm de cola y/o 140 mm longitud de cefalotórax.
- Reforzar el cumplimiento de la veda, tallas legales y la no captura de hembras ovígeras y con masa espermatófora.
- Establecer una veda entre julio y septiembre.
- No permitir pesca de langosta a más profundidad de 30 m.
- No procesar la carne de langosta conocida como carne de cacho.
- Situar refugios artificiales en áreas de cría y promulgar una veda total en esas áreas.

En el área del Archipiélago se han realizado numerosos estudios sobre aspectos de la biología, pesquería y cálculos de cuotas de pesca para *P. argus* (Sánchez & Lozano 1985; Medina *et al.*, 1996; Gallo *et al.*, 1997; Rojas *et al.*, 1997; Sevilla 1999; Arango *et al.*, 2001; Chiquillo, 2001, 2002; Prada *et al.*, 2005, 2006; Cruz *et al.*, 2007; Castro & Prada, 2007; Castro, 2008; Sladek Nowlis *et al.*, 2010, 2011, 2012, entre otros), los cuales han servido de base para apoyar decisiones e implementar algunas medidas de manejo para la pesquería de langosta que se encuentran actualmente en vigencia. Pese a lo anterior, se desconoce si hay una o más poblaciones de *P. argus* (y por tanto uno o varios stocks para el Archipiélago), lo cual es importante en los planes y medidas de manejo para esta especie. En este sentido, la determinación de stocks de langosta en el Archipiélago constituye la principal preocupación en la regulación pesquera del recurso, lo que ha motivado el desarrollo de estudios basados en genética molecular de poblaciones (Larriviere, 2013; Rangel, 2013; Ballesteros, com. pers) y morfometría geométrica (este trabajo).

## 1.5 Estudios previos de morfometría geométrica en crustáceos

En crustáceos, la Morfometría Geométrica se ha utilizado sola o en conjunto con técnicas moleculares para discriminar especies (Hiller *et al.*, 2006), evaluar diferencias entre poblaciones (Cadrin, 1995; Debuse *et al.*, 2001; García-Rodríguez *et al.*, 2004; Bermúdez-Tobón, 2005; 2007) y evaluar el dimorfismo sexual en varias estructuras. La Tabla 1-2, condensa la información obtenida en varios crustáceos. A diferencia de lo anterior, en *Panulirus argus*, no se han realizado trabajos poblacionales utilizando morfometría geométrica, por lo que se desconoce si existen diferencias en la(s) población(es) del Caribe insular colombiano.

**Tabla 1-2:** Estudios de Morfometría tradicional y Morfometría Geométrica en crustáceos. G (L): Morfometría Geométrica basada en *Landmarks*, G (C): Morfometría Geométrica basado en Análisis Elíptico de Fourier. El asterisco indica trabajos morfométricos complementados con técnicas moleculares.

Especie	Localidad	Rasgo	Morfometría	Resultados	Referencia
<i>Aegla marginata</i>	Paraguay	Caparazón, Propodio quelípedo	G (L)	Diferencias sexuales	Trevisan <i>et al.</i> , 2012
<i>Agononida longipes</i> <i>Munida flinti</i> <i>M. stimpsoni</i>	Caribe colombiano continental	Caparazón, Externito torácico	G (L)*	Diferencias sexuales, interespecíficas, interpoblacionales	Bermúdez- Tobón, 2005; 2007
<i>Carcinus maenas</i>	Atlántico Patagonia (introducido)	Caparazón	G (C)	Diferencias sexuales	Ledesma <i>et al.</i> , 2010
<i>Carcinus maenas</i>	Inglaterra	Caparazón, Quelas	G (L)*	Plasticidad fenotípica	Silva <i>et al.</i> , 2010
<i>Carcinus maenas</i>	Portugal	Caparazón, Quelas	T	Diferencias interpoblacionales	Souza <i>et al.</i> , 2011
<i>Cyrtograpsus affinis</i>	Argentina	Caparazón	G (L)	Diferencias entre estuarios y mar	Lezcano <i>et al.</i> , 2012
<i>Homarus americanus</i>	Canadá	Caparazón	G (L)	Diferencias larvarias interpoblacionales	Harding <i>et al.</i> , 1993

<i>Homarus americanus</i>	Nueva Inglaterra	Caparazón	G (L)	Diferencias interpoblacionales	Cadrin, 1995
<i>Homarus gammarus</i>	Reino Unido	Caparazón	G (L)	Diferencias interpoblacionales	Debuse <i>et al.</i> , 2001
<i>Liocarcinus depuratus</i>	Mediterráneo	Caparazón	G (L)	Diferencias sexuales	Rufino <i>et al.</i> , 2004
<i>Liocarcinus depuratus</i>	Mediterráneo	Pleópodos de estados juveniles	G (L)	Diferencias sexuales	Guerao & Abelló, 2011
<i>Munida gregaria</i>	Argentina	Caparazón	T*	Diferencias entre morfotipos gregaria y subrugoso	Pérez-Barros <i>et al.</i> , 2011
<i>Munida rugosa</i>	Clyde Sea area, Scotl&	Quelas	G (L)	Alometría y Dimorfismo sexual selección sexual a través de la competencia	Claverie & Smith, 2010
<i>Palinurus elephas</i>	Northwestern Sardinia, Italia	Caparazón	T	Diferencias sexuales	Tidu <i>et al.</i> , 2004.
<i>Panulirus inflatus</i>	Pacífico Mexicano, Baja California	Caparazón?	T	Dimorfismo sexual en la conformación, plasticidad fenotípica	García-Rodríguez, <i>et al.</i> , 2004
<i>Petrolisthes galathinus</i> y otras especies del complejo	Indo- Pacífico, Pacífico este y Atlántico occidental	Caparazón, Placa esternal	G (L)*	Validación de 6 especies diferentes del complejo <i>P. galathinus</i> y su relación con el patrón de color.	Hiller <i>et al.</i> , 2006

Los estudios realizados a la fecha sugieren que los crustáceos exhiben un alto grado de plasticidad fenotípica en respuesta a la variación ambiental. La **Plasticidad fenotípica** es un término general usado para describir la variación fenotípica producida por un genotipo en respuesta a la variación ambiental (Bradshaw, 1965). Este tipo de variación fenotípica es diferente de la derivada del polimorfismo genético de los individuos o de los ruidos del desarrollo (errores estocásticos del desarrollo) descritos por Waddington (1957).

La plasticidad fenotípica puede servir como un mecanismo para amortiguar la variación ambiental (Schlichting, 1986; Schlichting & Levin 1986) y afectar el desempeño y éxito

reproductivo de organismos individuales, los cuales a su vez impactarán la composición de la próxima generación contribuyendo así a la evolución por selección natural, diversificación y radiación.

La idea que la plasticidad juega un papel importante en la evolución, está basada en la observación de que el ambiente puede jugar un papel dual:

Puede generar variación fenotípica. Para amortiguar los efectos de la selección natural, la plasticidad fenotípica podría mantener o aún aumentar la variabilidad genética dentro de una población (Wright, 1931; Gillespie & Turelli, 1989). En este sentido, la plasticidad fenotípica no implica cambios genéticos sino que permite que la variación genética críptica quede al descubierto bajo ciertas condiciones ambientales (Gibson & Hogness, 1996; Gibson & Dworkin, 2004). Como consecuencia, los caracteres modificados son heredables y presentan variaciones que pueden estar relacionados con la eficacia biológica, por lo tanto son susceptibles de evolucionar por selección natural.

Puede seleccionar entre la variación fenotípica que induce. Se ha observado que los organismos pueden responder inmediatamente a los factores ambientales con cambios rápidos y a veces reversibles en el comportamiento, fisiología, morfología e historia de vida, los cuales pueden tener consecuencias profundas sobre la eficacia biológica (Ananthakrishnan & Whitman, 2005).

Levins (1968) reconoció que la variación ambiental podría existir en diferentes escalas espaciales las cuales llamó “grano fino” y “grano grueso”. Un ambiente de grano fino se caracteriza como un medio heterogéneo en el cual un individuo puede encontrar numerosos hábitats. Un ambiente de grano grueso describe una escala de variación en los alrededores donde cada uno de los organismos experimenta un solo ambiente. Este autor sugirió que la plasticidad es más probable que evolucione bajo condiciones de grano fino. Esta visión se ha apoyado por un número de modelos teóricos (Scheiner, 1998; De Jong, 1999; Tufto, 2000; Berrigand & Scheiner, 2004).

El grano que es experimentado por los individuos dentro de una población dependerá no sólo del grado de la variación ambiental, sino también de las características de la estrategia de vida, en particular la dispersión, debido a que esta podría afectar la percepción individual de la heterogeneidad ambiental. Con una tasa de dispersión baja, un organismo debería experimentar un ambiente de grano grueso y evolucionar a

ecotipos especialistas, mientras que los organismos que poseen altas tasas de dispersión deberían experimentar generalmente un ambiente de grano fino y evolucionar a un solo fenotipo generalista o plasticidad fenotípica (Via & Lande, 1985; Brown, 1990).

De otro lado, los estudios de morfometría geométrica y tradicional permiten estimar el grado de diferenciación genética entre poblaciones con base en rasgos cuantitativos, mediante el uso del estimador  $Q_{ST}$ . Esta medida es análoga al estimador  $F_{ST}$ , el cual se utiliza para medir el grado de diferenciación genética de una metapoblación (Whitlock, 2008). Cuando el rasgo y los *loci* son neutros con respecto a la selección,  $Q_{ST}$  es igual a  $F_{ST}$  (Lande, 1992). Sin embargo, cuando  $Q_{ST}$  es mayor que  $F_{ST}$ , se deduce que el rasgo se ha diversificado más de lo que se espera solo por la deriva genética. En contraste, cuando  $Q_{ST}$  es menor que  $F_{ST}$ , hay evidencia de que los rasgos han sufrido selección estabilizadora, la cual mantiene el mismo valor en cada población a pesar de la deriva genética (Whitlock, 2008). La mayoría de los estudios realizados a la fecha en diferentes taxa indican que en general, los valores  $Q_{ST}$  son mayores que los de  $F_{ST}$ .

## 2. Materiales y Métodos

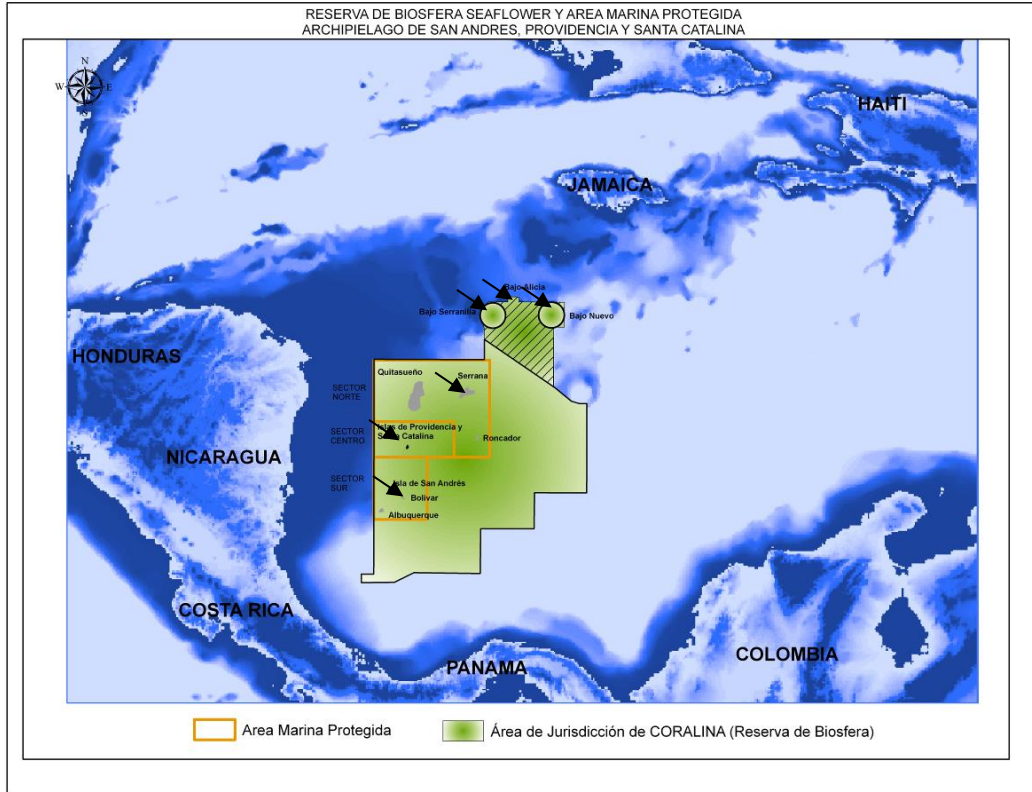
### 2.1 Zonas de muestreo

Para el análisis fenotípico se estudiaron 266 individuos provenientes de seis (6) zonas geográficas distintas del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biosfera y Área Marina Protegida Seaflower (Tabla 2-1), las cuales están separadas por grandes distancias y profundidades que superan los 3000 m. Las zonas muestreadas estuvieron ubicadas en la zona Norte: (Serranilla, Bajo Alicia, Bajo Nuevo, Serrana), Centro (Providencia) y Sur (Bolívar) del archipiélago, (Figura 2-1). A pesar que se hizo un esfuerzo de muestreo en otras tres zonas (Roncador, San Andrés y Albuquerque), fue necesario excluir estos datos de los análisis debido al bajo número muestral obtenido en este estudio.

**Tabla 2-1:** Localización y número de muestras analizadas por morfometría geométrica en el presente estudio.

Sitio	N	Coordenadas Geográficas		Sistema de corriente Oceánica
		Norte	Oeste	
Serranilla (SLA)	41	15° 41' - 16° 04'	80° 03' - 79° 40'	Corriente Central del Caribe
Bajo Alicia (ALI)	16	15° 57' - 16° 10'	79° 28' - 79° 16'	Corriente Central del Caribe
Bajo Nuevo (NEW)	30	15° 47' - 15° 56'	78° 49' - 78° 31'	Corriente Central del Caribe
Serrana (SER)	42	14° 15' - 14° 29'	80° 24' - 80° 05'	Giro Anticiclónico
Providencia (PRO)	84	13° 19' - 13° 23'	81° 23' - 81° 20'	Giro Anticiclónico
Bolivar o East South East (ESE)	53	12° 22' - 12° 28'	81° 29' - 81° 25'	Giro Anticiclónico

**Figura 2-1:** Ubicación de las seis (6) zonas de muestreo en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biosfera y Área Marina Protegida Seaflower. Las flechas en negro indican a Serranilla, Bajo Nuevo, Serrana (zona norte), Providencia (Centro) y Bolívar (Sur).



Mapa del archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, tomado del Archivo del Sistema de Información Geográfica -SIG de CORALINA

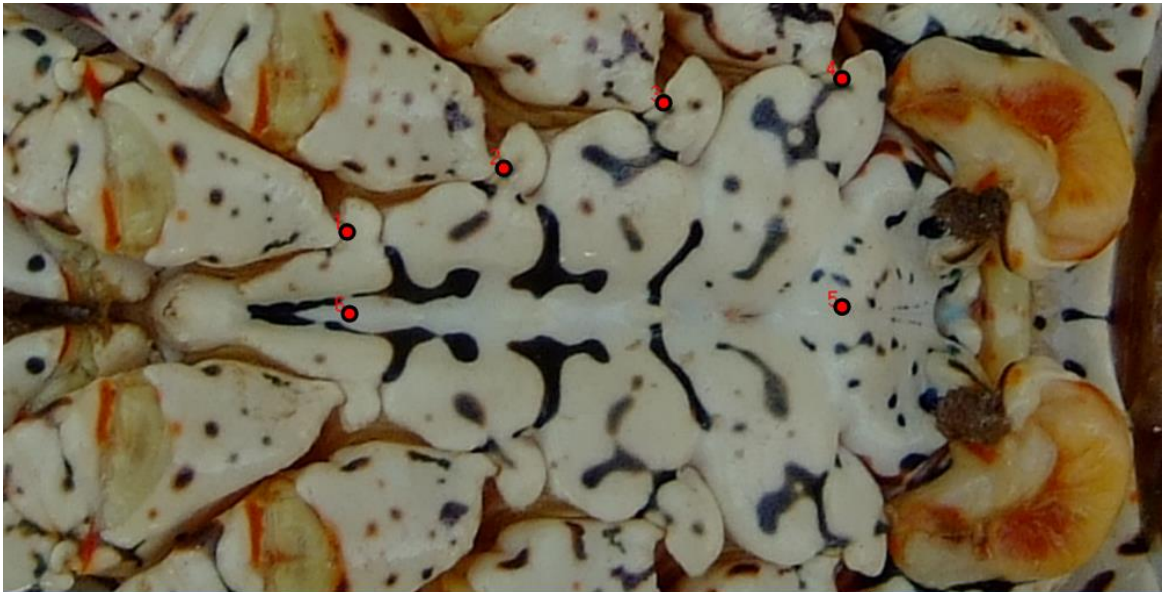
Para el registro fotográfico de *P. argus* en los cayos remotos del archipiélago, se contó con el apoyo de diferentes instituciones de control, manejo y protección de los recursos naturales en la Reserva de Biosfera Seaflower tales como la Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina - CORALINA, Secretaria de Agricultura y Pesca del Archipiélago, Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín y Sede Caribe, Instituto Colombiano de Desarrollo Rural - INCODER, entre otras, con el apoyo de pescadores artesanales e industriales, y se desarrollaron convenios interinstitucionales y expediciones científicas con el fin de evaluar algunos recursos marinos. Las otras áreas incluidas en este estudio (zonas centro y sur) fueron financiadas con recursos propios.



## 2.2 Especímenes y Morfometría Geométrica

A partir de las fotografías se identificaron cuatro puntos anatómicos de referencia tipo I y dos puntos tipo III (Bookstein, 1991) (Figura 2-2). La digitalización de las coordenadas, la generación de las variables de tamaño y conformación y la repetibilidad en la toma de *landmarks* se realizaron con los diferentes módulos del paquete CLIC V70 (Dujardin, 2013). Específicamente, las coordenadas de cada punto se digitalizaron utilizando el módulo COO y los datos se sometieron a Análisis Generalizado de Procrustes para obtener las variables de tamaño (tamaño centroide) y conformación (Partial Warps y componentes uniformes y no uniformes) utilizando el módulo MOG. La precisión de los puntos de referencia en los individuos se verificó mediante pruebas de repetibilidad, la cual se calcula como la varianza individual/varianza total en una ANOVA de una vía, modelo II sobre medidas repetidas (Arnqvist & Mårtensson, 1998), utilizando el módulo VAR. Para reducir la distorsión óptica periférica, cada langosta se fotografió en el centro del campo visual.

**Figura 2-2:** Puntos de referencia medidas como coordenadas de la placa esternal de *P. argus*. La numeración de los puntos de referencia denota el arreglo seguido durante la digitalización. 1-4 son puntos de referencia tipo I correspondientes a los puntos de inserción de las patas caminadoras (pereiópodos) en la placa esternal. Los puntos 5 y 6 son puntos de referencia tipo III que corresponden con el punto medio entre el primer y cuarto par de pereiópodos, respectivamente.



## 2.3 Variación del tamaño

El estimador isométrico conocido como tamaño centroide (TC) se utilizó para las comparaciones del tamaño. TC se define como la raíz cuadrada de las distancias entre el centro de la configuración de los puntos de referencia y cada punto de referencia individual (Bookstein, 1991). Esta variable se extrajo de la matriz de coordenadas utilizando el módulo MOG del paquete CLIC V70 (Dujardin, 2013). Para la comparación del tamaño entre poblaciones se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis y las comparaciones pareadas de Mann Whitney debido a que la variable no satisfizo los supuestos requeridos para aplicar una prueba paramétrica. Debido al desbalance en el número muestral de machos y hembras, el dimorfismo sexual en el tamaño se exploró solamente en Providencia y Bolívar, utilizando la prueba de Kruskal-Wallis.

## 2.4 Variación de la conformación

Las variables de conformación se sometieron a Análisis de Componentes Principales usando el módulo COV del paquete CLIC V70 (Dujardin, 2013) y las distancias Euclidianas se utilizaron para construir un dendrograma con el método UPGMA. Los valores de significancia para comparaciones múltiples se ajustaron de acuerdo a la prueba Bonferroni (Rice, 1989). La comparación de la conformación de la placa esternal entre sexos se realizó mediante análisis de componentes principales usando la variación total de la conformación. El efecto residual del tamaño en las variables de conformación, se exploró utilizando un análisis de regresión multivariado y una prueba de permutación para la significancia estadística (Good, 2000). Para averiguar si las pendientes de crecimiento seguían un patrón alométrico común, se utilizó un análisis multivariado de covarianza. En todos los contrastes donde se encontró efecto alométrico significativo con pendientes similares, se calculó la significancia estadística después de la corrección por tamaño.

## 2.5 Cálculo de $Q_{st}$ y comparación con $F_{st}$

La diferenciación genética entre poblaciones con base en rasgos cuantitativos, se calculó con el estimador  $Q_{st} = V_a / (V_a + 2V_w)$  donde  $V_a$  corresponde a la varianza entre los grupos y  $V_w$  corresponde a la varianza dentro de los componentes del grupo. Para este cálculo se utilizaron las variables de conformación (PW) de cada par de poblaciones y la significancia estadística se obtuvo mediante 1000 permutaciones utilizando el módulo COV del paquete CLIC V70 (Dujardin, 2013).

El contraste entre los resultados genéticos y morfométricos se realizó comparando los valores  $Q_{st}$  con los valores de divergencia genética ( $F_{st}$ ) obtenidos por Ballesteros (com. pers.) y Larriviere (2013) para estas poblaciones mediante marcadores moleculares tipo microsatélites.

## 3. Resultados

### 3.1 Repetibilidad

La congruencia entre los dos grupos de medidas del mismo grupo de fotografías mostró ser alta para las coordenadas alineadas (Tabla 3-1), el tamaño ( $R=0.999$ ) y la conformación para los primeros cinco componentes principales (Tabla 3-2) los cuales representan el 94% de la variación total. La medida del error aumentó en los siguientes *relative warps* tal como lo observó Arnqvist & Mårtensson (1998), Caro-Riaño *et al.*, (2009) y Márquez (2011).

**Tabla 3-1** Repetibilidad de las coordenadas alineadas (LM) en hembras y machos de *P. argus*.

LM	Hembras		Machos	
	X	Y	X	Y
1	0.942293	0.917366	0.982422	0.975631
2	0.891997	0.929118	0.972541	0.984797
3	0.969092	0.948731	0.990374	0.987375
4	0.954161	0.982642	0.982371	0.982763
5	0.861437	0.941425	0.977294	0.983840
6	0.952308	0.892922	0.980232	0.984589
7	0.934202	0.981455	0.985608	0.984009

**Tabla 3-2** Repetibilidad (R) y contribución (V) de los primeros cinco componentes principales (CP) a la variación total de la conformación de la placa estrenal en hembras y machos de *P. argus*.

CP	Hembras		Machos	
	R	%V	R	%V
1	0.992	61	0.988	67
2	0.956	14	0.983	14
3	0.876	10	0.936	8
4	0.918	6	0.973	5
5	0.891	3	0.916	2

### 3.2 Variación en el tamaño

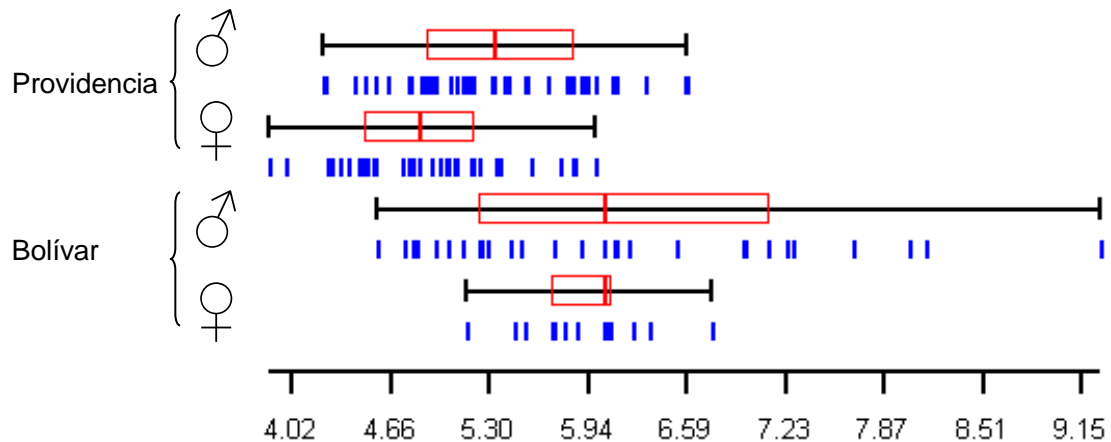
Se detectó dimorfismo sexual en el tamaño comparando hembras y machos de Bolívar y Providencia (Kruskall-Wallis:  $H:33.36$  ;  $p=2.709 \times 10^{-7}$ . Mann-Whitney: 0.01253). Sin embargo en la comparación dentro de cada sitio, el dimorfismo sexual en el tamaño fue significativo en Providencia ( $P = 0.001$ ) pero no lo fue en el atolón Bolívar ( $P = 0.968$ ), lo que indica variaciones en el grado de dimorfismo sexual entre sitios (Figura 3-1). La

Tabla 3-3 resume algunos aspectos de la estadística descriptiva del dimorfismo sexual en Bolívar y Providencia.

**Tabla 3-3:** Estadística descriptiva del dimorfismo sexual en las zonas de Bolívar y Providencia.

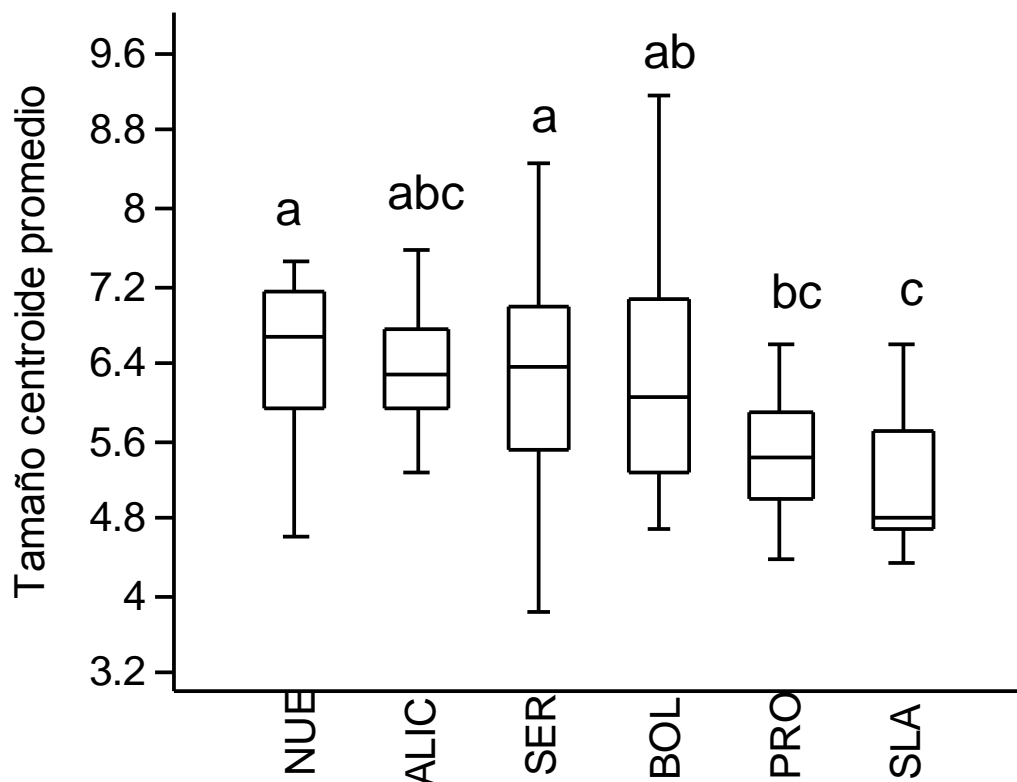
	Bolívar		Providencia	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos
N	14	28	33	41
Media	5.963	6.180	4.992	5.433
Desviación estándar	0.381	1.152	0.512	0.585
Mediana	6.004	6.014	4.943	5.402

**Figura 3-1:** Dimorfismo sexual en el tamaño entre hembras y machos de las zonas analizadas de Bolívar y Providencia



La comparación del tamaño por origen geográfico mostró diferencias significativas tanto en machos (Kruskall Wallis: 29.69;  $P=1.70E-5$ ) como en hembras (Kruskall Wallis: 24.02;  $P=7.91E-5$ ) pero no se observó una tendencia clara. Por ejemplo, los machos de Serranilla y Providencia fueron mucho más pequeños que los de Bajo Alicia, Bajo Nuevo, Serrana y Bolívar (Figura 3-2 Tabla 3-4). De otro lado, las hembras solo conformaron dos grupos de tamaños en donde las langostas de Bolívar y Bajo Nuevo fueron las más grandes (Figura 3-3 Tabla 3-5).

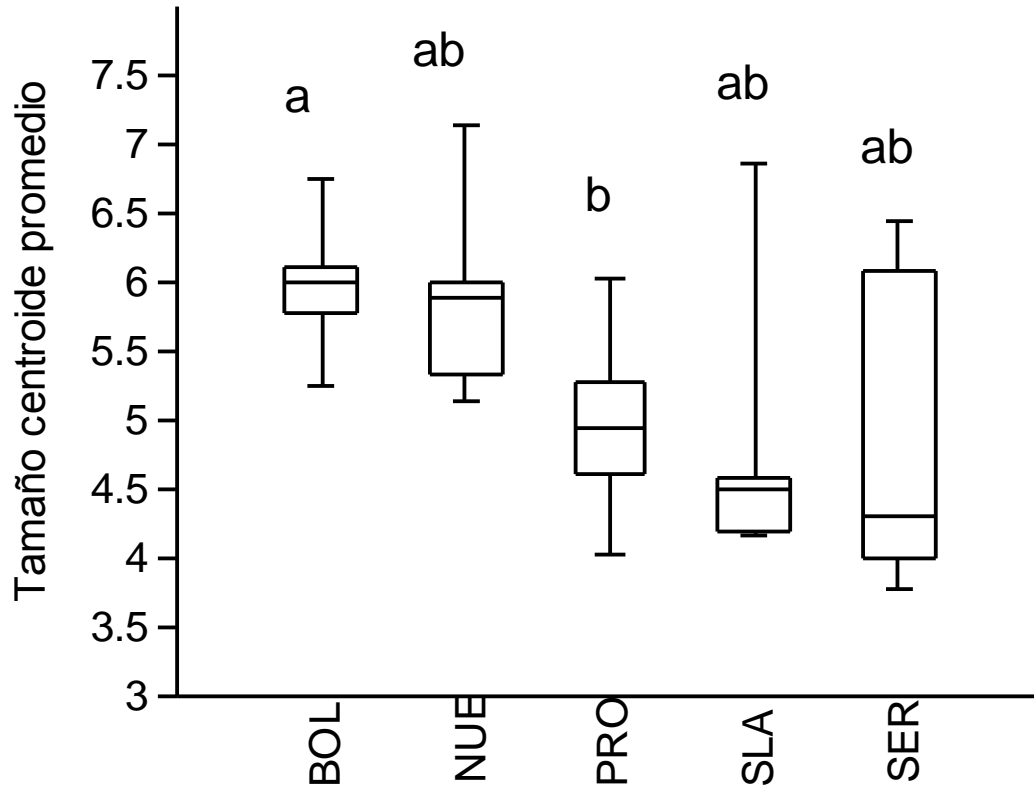
**Figura 3-2:** Variación en tamaño (cm) de machos adultos de *P. argus*. Bajo Nuevo (NUE), Bajo Alicia (ALIC), Serrana (SER), Bolívar (BOL), Providencia (PRO), Serranilla (SLA).



**Tabla 3-4:** Significancia estadística de las diferencias de tamaño de las placas esternales de los machos adultos de *P. argus* entre pares de sitios geográficos. Los valores en negrilla denotan significancia estadística.

	Nuevo	Alicia	Serrana	Bolívar	Providencia	Serranilla
<b>Nuevo</b>	---					
<b>Alicia</b>	1.000	---				
<b>Serrana</b>	1.000	1.000	---			
<b>Bolívar</b>	1.000	1.000	1.000	---		
<b>Providencia</b>	<b>0.010</b>	0.150	<b>0.008</b>	0.180	---	
<b>Serranilla</b>	<b>0.006</b>	0.067	<b>0.007</b>	<b>0.015</b>	1.000	---

**Figura 3-3:** Variación en tamaño (cm) de hembras adultas de *P. argus*. Bolívar (BOL), Bajo Nuevo (NUE), Providencia (PRO), Serranilla (SLA), Serrana (SER).



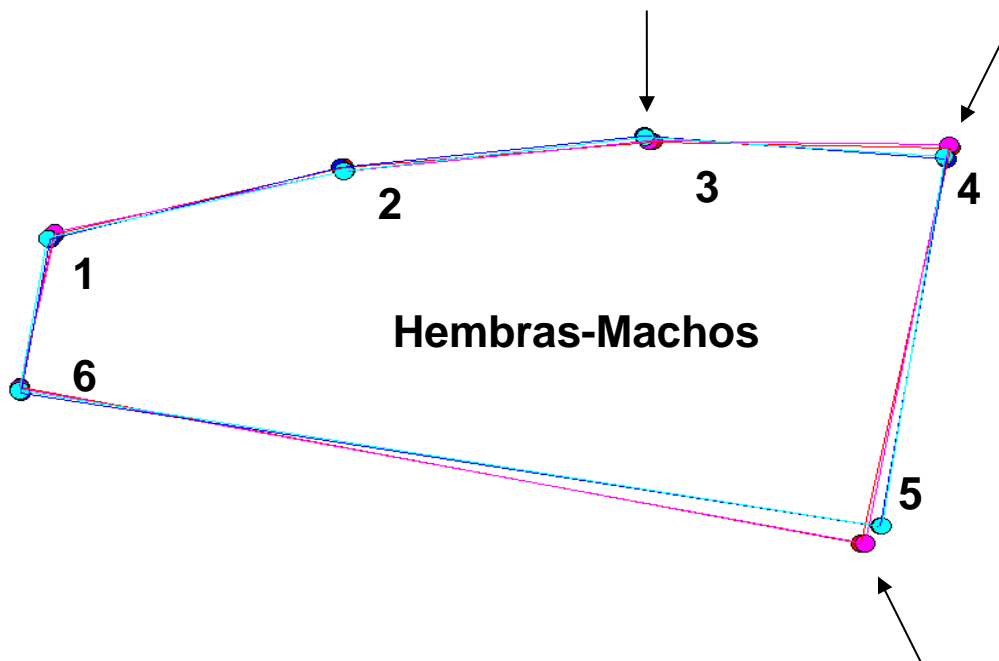
**Tabla 3-5:** Significancia estadística de las diferencias de tamaño de las placas esternales de las hembras adultas de *P. argus* entre pares de sitios geográficos. Los valores en negrilla denotan significancia estadística.

	Bolívar	Nuevo	Providencia	Serranilla	Serrana
<b>Bolívar</b>	---				
<b>Nuevo</b>	1.000	---			
<b>Providencia</b>	<b>0.000</b>	0.108	---		
<b>Serranilla</b>	0.577	0.947	1.000	---	
<b>Serrana</b>	0.402	1.000	1.000	1.000	---

### 3.3 Variación de la conformación

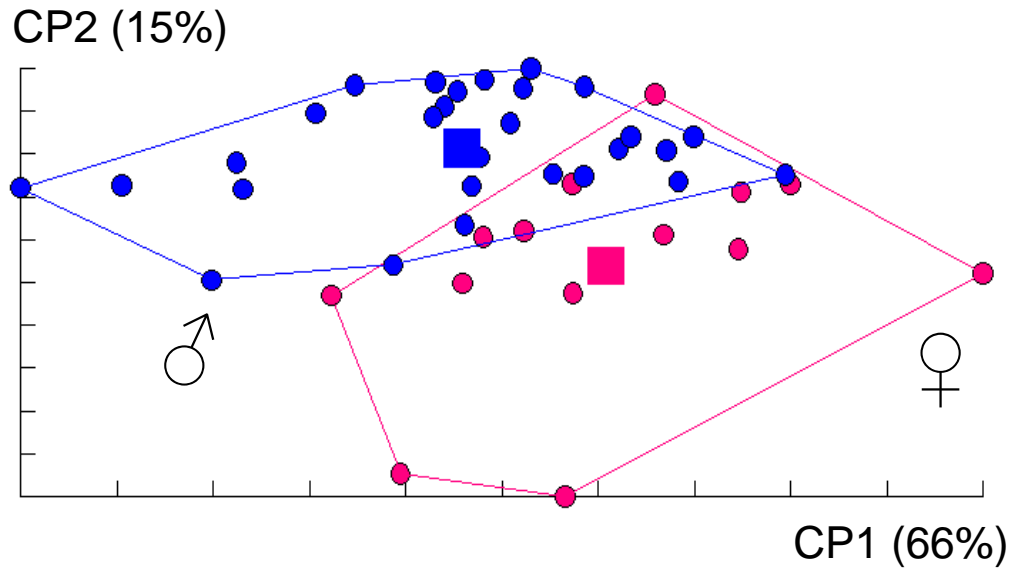
El dimorfismo sexual fue significativo en los sitios examinados (Figura 3-4). La Distancia Euclidiana fue de 0.027 ( $P = 0.002$ ) y 0.023 ( $P = 0.000$ ) en Bolívar y Providencia, respectivamente (Figuras 3-5 y 3-6). Además, dado que el efecto alométrico fue significativo ( $P = 0.000$ ) y se aceptó la hipótesis de un modelo alométrico común ( $\lambda$  Wilks: 0.725.  $F_{8,31}$ : 1.472.  $P = 0.207$  para Bolívar;  $\lambda$  Wilks: 0.880.  $F_{8,63}$ : 1.069.  $P = 0.396$  para Providencia), fue posible corregir por tamaño, las variables de conformación. El análisis del dimorfismo sexual eliminando el efecto alométrico mostró diferencias significativas en los dos sitios.

**Figura 3-4:** Dimorfismo sexual en la conformación de la placa esternal de *Panulirus argus*. Los polígonos conectan las coordenadas residuales después de la superposición de Procrustes al consenso general. Los círculos sólidos representan landmarks. Las flechas denotan los sitios de mayor diferencia en la conformación del esternón entre machos y hembras. Las hembras se denotan con tonos rosa mientras que los machos en tonos azules.

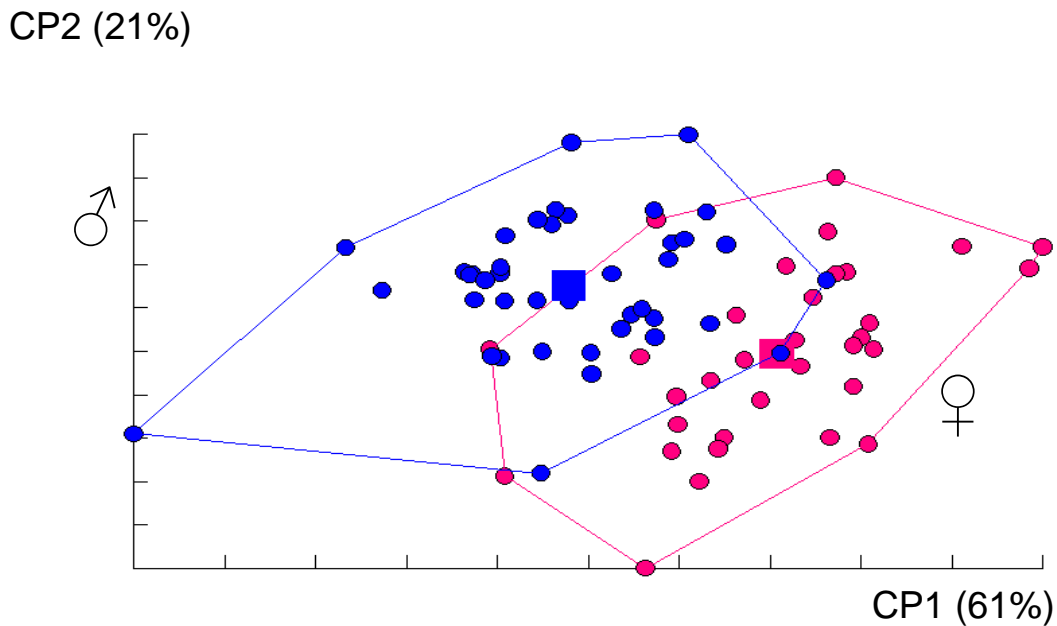




**Figura 3-5:** Mapa factorial que muestra la distribución de machos y hembras de *Panulirus argus* de Bolívar en el plano de los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2). El centroide de cada grupo está indicado por un cuadrado en cada polígono. El porcentaje de variación de los dos primeros componentes principales está indicado en paréntesis.

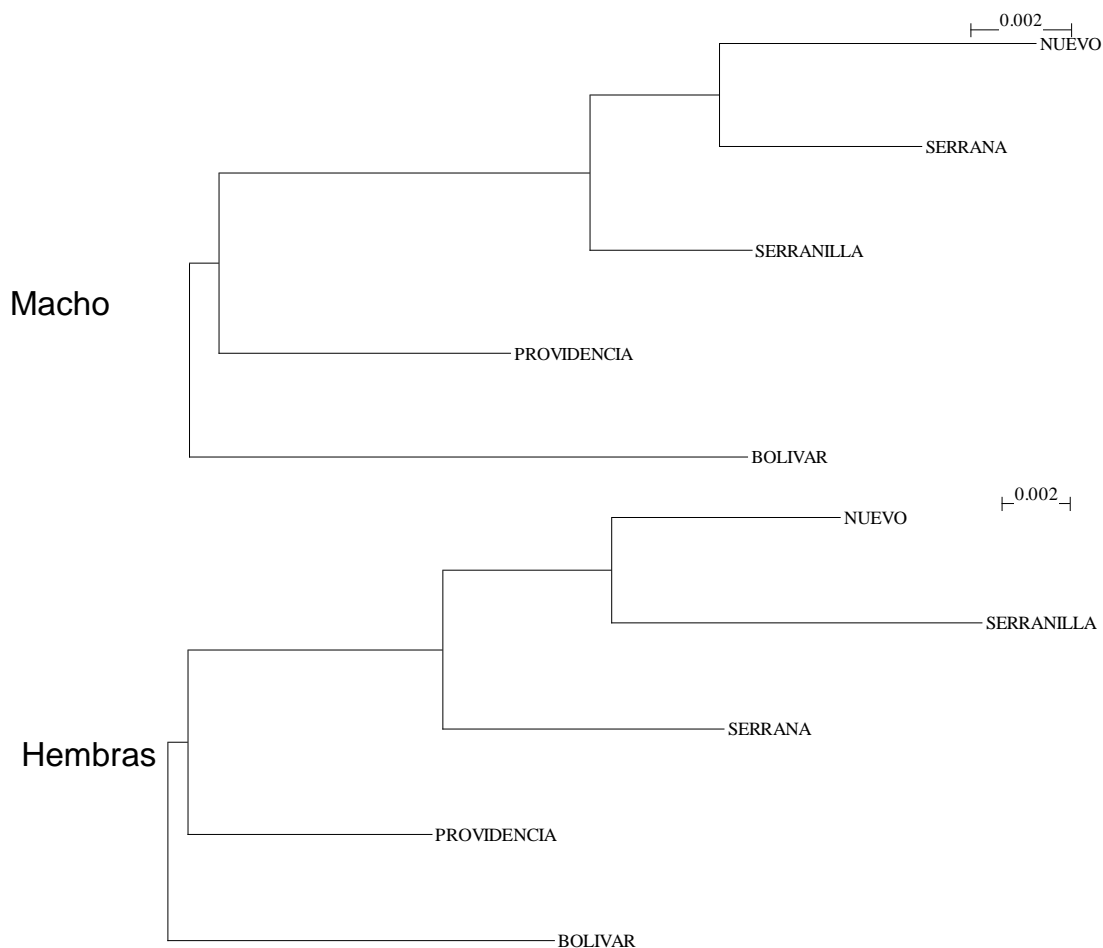


**Figura 3-6:** Mapa factorial que muestra la distribución de machos y hembras de *Panulirus argus* de Providencia en el plano de los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2). El centroide de cada grupo está indicado por un cuadrado en cada polígono. El porcentaje de variación de los dos primeros componentes principales está indicado en paréntesis.



La comparación de la conformación por sitio geográfico, mostró una tendencia de agrupación de acuerdo a la zona del Archipiélago: Norte, Centro y Sur (Figura 3-7).

**Figura 3-7:** Árbol UPGMA basado en las distancias euclidianas derivadas de la variación total de la placa esternal de *Panulirus argus*.



**Tabla 3-6:** Significancia estadística de las distancias euclidianas de las conformaciones de las placas esternales de los machos entre sitios de muestreo.

Los valores en negrilla denotan significancia estadística después de la corrección Bonferroni.

	<b>Nuevo</b>	<b>Bolívar</b>	<b>Providencia</b>	<b>Serrana</b>
<b>Bolívar</b>	<b>0.000</b>			
<b>Providencia</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>		
<b>Serrana</b>	0.093	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	
<b>Serranilla</b>	0.120	<b>0.000</b>	<b>0.002</b>	0.079

**Tabla 3-7:** Significancia estadística de las distancias euclidianas de las conformaciones de las placas esternales de las hembras entre sitios de muestreo.

Los valores en negrilla denotan significancia estadística después de la corrección Bonferroni.

	Nuevo	Bolívar	Providencia	Serrana
<b>Bolívar</b>	<b>0.000</b>			
<b>Providencia</b>	<b>0.001</b>	<b>0.000</b>		
<b>Serrana</b>	0.020	<b>0.000</b>	<b>0.002</b>	
<b>Serranilla</b>	0.058	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>

### 3.4. Comparación $Q_{ST}$ y $F_{ST}$

Los valores  $Q_{ST}$  utilizando variables de conformación, estuvieron en un rango entre 0.154 - 0.410 en hembras y 0.276 – 0.464 en machos. En todos los casos se determinó que los valores  $Q_{ST}$  fueron mayores que los valores  $F_{ST}$  reportados en trabajos previos los cuales estuvieron en un rango entre 0.000 y 0.031 (Tabla 3-8), lo cual puede indicar que las placas esternales de las langostas del archipiélago se han diversificado más de lo que se espera solamente por deriva genética y sugiere que el ambiente puede estar jugando un papel importante en ello.

**Tabla 3-8:** Distancias  $Q_{ST}$  y  $F_{ST}$  entre poblaciones de *Panulirus argus*. Los valores  $F_{ST}$  fueron descritos por Larriviere (2013) y Ballesteros (com. pers.).

COMPARACIONES		$Q_{ST}$		$F_{ST}$
		Hembras	Machos	
Serrana	Serranilla	0.154	0.420	0.031
Bolívar	Serranilla	0.224	0.396	0.012
Providencia	Serranilla	0.241	0.464	0.007
Bolívar	Providencia	0.252	0.307	0.006
Nuevo	Serranilla	0.266	0.337	0.012
Nuevo	Providencia	0.273	0.351	0.000
Nuevo	Serrana	0.284	0.276	0.000
Providencia	Serrana	0.305	0.442	0.006
Bolívar	Serrana	0.388	0.317	0.030
Nuevo	Bolívar	0.410	0.297	0.030



## 4. Discusión

Los resultados de este trabajo mostraron diferencias en el tamaño y conformación de la placa esternal de *P. argus* en el Archipiélago de San Andrés Providencia y Santa Catalina.

En general, el tamaño de la placa esternal de los machos fue significativamente más grande que la de las hembras lo cual corrobora lo registrado en estudios previos en langosta (ver [http://www.sms.si.edu/irlspec/panuli\\_argus.htm](http://www.sms.si.edu/irlspec/panuli_argus.htm)) y contrasta con lo observado en otros crustáceos del complejo *Petrolisthes galathinus*, *Petrolisthes glaselli* del este del Pacífico y *Parapetrolisthes tortugensis*, en los que las hembras mostraron una placa más ancha que los machos (Hiller *et al.*, 2006). Sin embargo, el dimorfismo sexual en el tamaño de la placa esternal varió entre los sitios del archipiélago, sugiriendo que el grado de dimorfismo sexual en langosta puede diferir de una localidad a la otra. En otras taxas, las modificaciones del dimorfismo sexual en el tamaño pueden ser el producto de diferencias sexuales en la plasticidad fenotípica (Stillwell *et al.*, 2010; Márquez *et al.* 2009; Márquez, 2011). Tal evento es factible que ocurra en la langosta espinosa dado que se ha descrito que diferentes rasgos morfológicos de los crustáceos exhiben plasticidad fenotípica (Lebour, 1928; Guerao *et al.*, 2006; Sato & Suzuki, 2010; Ogburn *et al.*, 2011).

De manera similar, la placa esternal de *P. argus* exhibió dimorfismo sexual en la conformación. Debido a que estas diferencias persistieron después de eliminar el efecto alométrico, las diferencias sexuales en la conformación de la placa esternal no pueden atribuirse al tamaño. Este resultado contrasta con lo encontrado en el caparazón de *Panulirus inflatus* por García-Rodríguez *et al.*, (2004) y en varias especies de crustáceos (Harnoll, 1982) para las que el dimorfismo sexual está basado en los componentes alométricos de las estructuras examinadas. El dimorfismo sexual en la conformación se ha descrito en el caparazón de *Carcinus maenas* mediante análisis elíptico de Fourier (Ledesma *et al.*, 2010), en *Aegla marginata* (Trevisan *et al.*, 2012), en el langostino

colorado *Munida rugosa* (Claverie & Smith, 2010) y en los pleópodos de estados juveniles de *Liocarcinus depuratus* (Guerao & Abelló, 2011).

Aun cuando el significado biológico del dimorfismo sexual en la conformación de la placa esternal de *P. argus*, queda aún por explorar, éste podría representar respuestas sexualmente dimórficas a diferentes presiones de selección natural y sexual o puede ser un rasgo plástico. En *Carcinus maenas*, las fuerzas de selección parecen favorecer la conformación de caparazones lateralmente más comprimidos, lo cual aumentan la convexidad del caparazón de la hembra (Ledesma *et al.*, 2010). Esta fuerza es una explicación adicional a las limitaciones alométricas que modulan el aumento de la fecundidad de las hembras de varias especies de cangrejos (Hines, 1982) y en el decápodo anomuro, *A. marginata* (Trevisan *et al.*, 2012).

En concordancia con la expectativa inicial, los resultados de este trabajo mostraron diferencias en el tamaño y conformación de la placa esternal de langosta espinosa entre los diferentes sitios examinados. La distribución de los tamaños por sitio geográfico no siguió un patrón claro en ninguno de los sexos. Esos resultados no parecen explicarse por el método de captura (nasas y buzo) debido a que ambos métodos están dirigidos principalmente a adultos. La presión de pesca tampoco parece explicar estos resultados debido a que no hay una relación directa entre mayor presión de pesca y menor tamaño de los individuos. Tal relación se ha observado en varias especies de peces en las que se ha descrito una disminución del tamaño del cuerpo y de la talla de madurez sexual como resultado del efecto de la pesca (Beachman, 1983; Jorgensen, 1990; McAllister *et al.*, 1992; Longhurst, 1998; Ratz *et al.*, 1999; Froese & Pauly, 1998; Morgan & Colbourne, 1999; Zuanenburg, 2000; Stergiou, 2002) y en *P. argus* (Gómez *et al.*, 2007). La distribución por tamaños tampoco parece estar relacionada con diferencias genéticas debido a que los trabajos con marcadores moleculares (Larriviere, 2013; Rangel, 2013) no comprobaron diferencias estadísticamente significativas entre los sitios estudiados. La densidad poblacional podría afectar la disponibilidad de alimento pero su papel en la distribución de tamaños en los sitios del archipiélago queda aún por explorar.

Las conformaciones de las placas esternales de las langostas espinosas de los atolones del archipiélago mostraron una tendencia de agrupación concordante con la zonificación norte, centro y sur de la Reserva de Biosfera Seaflower lo que sugiere diferencias ambientales entre estas zonas. Las diferencias morfométricas entre regiones también se

ha descrito en otros estudios basados en diferentes caracteres morfológicos. Por ejemplo, se han encontrado diferencias entre poblaciones cercanas y lejanas a la costa del sur de Nueva Inglaterra en la langosta americana *Homarus americanus* (Cadrin, 1995) y diferencias en la morfología larvaria entre poblaciones de langosta americana de Canadá (Harding *et al.*, 1993). Sin embargo, otros trabajos solo han mostrado pequeñas diferencias morfológicas entre poblaciones de la langosta europea *Homarus gammarus* entre nueve localidades de Reino Unido (Debuse *et al.*, 2001). Las diferencias morfométricas entre sitios también se han observado en otros crustáceos. Por ejemplo, para el cangrejo *Carcinus maenas* se determinaron diferencias en el espesor del caparazón y las quelas entre dos sitios separados solamente por 2 Km (Souza *et al.*, 2011) mientras que en *Cyrtograpsus affinis* se observaron diferencias en el caparazón entre ambientes estuarinos y marinos del Río de la Plata y de Golfo Nuevo, Argentina (Lezcano *et al.*, 2012).

Las diferencias en la conformación de la placa esternal de las langostas del archipiélago pueden explicarse por plasticidad fenotípica en respuesta a diferencias locales de los factores ambientales. Aún cuando se desconoce cuáles factores ambientales varían entre los sitios examinados en este estudio, la evidencia de flujo génico entre los atolones del archipiélago, tanto por DNA mitocondrial (Rangel, 2013) como por microsatélites (Larriviere, 2013), apoyan la idea, que las poblaciones de langosta genéticamente similares exhiben variaciones fenotípicas como posible respuesta a la heterogeneidad ambiental. Se ha propuesto que si un organismo cambia el potencial de dispersión a lo largo de su vida, teniendo por ejemplo una dispersión amplia que le permite experimentar diferentes ambientes durante su desarrollo larvario, mientras que experimenta un ambiente más homogéneo en una etapa adulta sedentaria, su principal estrategia evolutiva es la plasticidad fenotípica para aumentar la adaptación local (Van Tienderen, 1991; DeWitt *et al.*, 1998). El panorama anterior es concordante con las langostas del archipiélago debido a que la discontinuidad de la plataforma entre atolones e islas, las distancias grandes entre los sitios y la profundidad, evitan el desplazamiento de adultos entre sitios.

La plasticidad fenotípica como estrategia para responder a los ambientes heterogéneos también se ha descrito en *Munida gregaria* en respuesta a señales de asentamiento larvario (Chilton, 1909) o a cambios en la temperatura del agua relacionados con la

profundidad (Bacardit, 1986). Se ha propuesto que estas variaciones fenotípicas pueden explicar la existencia de dos morfotipos de *M. gregaria* (Pérez-Barros *et al.*, 2011), gregaria y subrugosa. La plasticidad fenotípica también se ha descrito en *C. maenas* (Brian *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2010), una especie en la que la post-larva puede estar expuesta a presiones de predadores aun cuando tiene la capacidad de nadar y seleccionar el hábitat (Moksnes *et al.*, 1998). Una explicación similar de plasticidad fenotípica y selección divergente se ha propuesto para el caracol marino *Strombus gigas* en poblaciones colectadas en los mismos sitios del Archipiélago (Márquez *et al.*, 2009).

Alternativamente, los resultados de la conformación de la placa esternal de las langostas del archipiélago podrían explicarse por selección divergente de la placa esternal dado que los valores  $Q_{ST}$  fueron mayores que los valores  $F_{ST}$  sugiriendo que las placas esternales se han diversificado más de lo que se espera solamente por deriva genética.

En conclusión, los resultados de este estudio apoyan la idea de que la variación sexualmente dimórfica de la placa esternal de *P. argus* y la variación entre los atolones del archipiélago, parecen explicarse por plasticidad fenotípica en respuesta a la variación ambiental. Dado que las variaciones ambientales pueden inducir adaptaciones locales, esta información constituye una ayuda complementaria en los planes de manejo y conservación de la especie.



## 5. Conclusiones y recomendaciones

### 5.1 Conclusiones

- La variación morfométrica de la placa esternal de la langosta espinosa cambia de acuerdo al sexo debido a que la diferenciación sexual fue significativa tanto en el tamaño como en la conformación.
- El tamaño de la placa esternal de los machos de *P. argus* fue significativamente más grande que la de las hembras, indicando un dimorfismo sexual en el tamaño que además varió de una localidad a otra.
- La población de *P. argus* en las zonas analizadas exhiben diferencias en la conformación de la placa esternal entre sitios geográficos del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina.
- Las diferencias en las conformaciones de las placas esternales de *P. argus* mostraron una tendencia de agrupación por regiones norte, centro y sur del archipiélago. La variación morfométrica de la conformación de la placa esternal parece explicarse por plasticidad fenotípica a las condiciones ambientales variables debido a que se detectaron diferencias fenotípicas entre poblaciones genéticamente similares.

## 5.2 Recomendaciones

- Explorar con nuevos análisis, si el dimorfismo sexual en la conformación y tamaño de la placa esternal de *P. argus* del archipiélago puede ser una respuesta a la selección natural y sexual, un rasgo plástico o de lo contrario dilucidar su significado biológico.
- Examinar mediante otros estudios si existe una variación ambiental (alimento, salinidad, temperatura, etc.) entre sitios geográficos del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina que podrían estar influenciando la distribución de la variación fenotípica encontrada.
- Profundizar y extender este estudio a otros sitios geográficos del archipiélago para poder estimar su utilidad como una herramienta complementaria en el manejo y conservación de la especie.
- Dado que los haplotipos brasileros de la langosta espinosa se consideran especies distintas a las Caribeñas, sería recomendable estudiar si existe variación en el tamaño y conformación de la placa esternal.
- Comparar si existen diferencias en conformación entre los dos linajes mitocondriales de *P. argus*.

## Bibliografía

- Acosta, A., & Butler, M. 1997. Role of mangrove habitat as a nursery for juvenile spiny lobster *Panulirus argus*, in Belize. *Marine freshwater reseach*, 48: 721–728.
- Ananthakrishnan, T.N., & Whitman, D. eds. 2005. Insect phenotypic plasticity: Diversity of responses. Science Publishers, Inc., India. 107-124 p.
- Arango, L., Manrique, M.L., & Jaimes, J.C. 2001. Reclutamiento de juveniles de la langosta *Panulirus argus* con refugios artificiales en el Caribe colombiano. *Revista de Investigaciones Marinas*, 22: 221-228.
- Arce, A.M., & de León, M.E. 2001. Biology, report on the FAO/DANIDA/ CFRAMP/WECAFC regional workshop on the assessment of the Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*). FAO Fisheries Report 619, 17-25.
- Arnqvist, G., & Mårtensson. 1998. Measurement error in geometric morphometric: empirical strategies to asses and reduce its impact on measure of shape. *Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 44: 73-96.
- Bacardit, R. 1986. Larvas de Crustácea Decápoda del mar patagónico argentino, incluyendo el talud continental, adyacencias a la Tierra del Fuego e Islas Malvinas. Aspectos morfológicos, ecológicos y filogenéticos. Dissertation, Universidad de Buenos Aires. 297 p.
- Beachman, T.D. 1983. Variability in median size and age at sexual maturity of Atlantic cod, *Gadus morrhua*, on the scotia shelf in the Norwest Atlantic Ocean. *Fishery bulletin US*, 81.
- Bermúdez-Tobón, A. 2005. Caracterización morfológica y molecular de las poblaciones de *Agononida longipes* y *Munida flinti* (Crustacea: Decapoda: Galatheididae) en el mar caribe colombiano. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 100 p.
- Bermúdez-Tobón, A. 2007. Populationsstruktur und genetische Isolierung der amerikanischen Springkrebs-Arten *Munida flinti*, *Agononida longipes* und *Munidopsis riveroi* (Crustacea, Decapoda, Anomura, Galatheididae). Fachbereich 08 Biologie, Chemie und Geowissenschaften. Universität Gießen, Gießen, 95 p.
- Berrigand, D., & Scheiner, S.M. 2004. Modeling the evolution of phenotypic plasticity in T.J. DeWitt, & S.M. Scheiner, eds. *Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches*. Oxford, Univ. Press, New York. 82-97 p.

- Bookstein, F.L. 1991. Morphometric tools for landmark data. Cambridge university press, New York. 436 p.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics*, 13: 115-155.
- Brian, J.V., Fernandes, T., Ladle, R.J., & Todd, P.A., 2006. Patterns of morphological and genetic variability in UK populations of the shore crab, *Carcinus maenas* Linnaeus, 1758 (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 329: 47–54.
- Brown, J.S. 1990. Habitat selection as an evolutionary game. *Evolution*, 44: 732-746.
- Butler, M.J. & Hunt, J. H. 1997. Factors affecting the recruitment of juvenile Caribbean spiny lobsters dwelling in macroalgae. *Bulletin of Marine Science*, 61: 3–19.
- Cadrin, S. & Friedland, K.D. 2013. The utility of image processing techniques for morphometric analysis and stock identification. *Fisheries Research*, 43: 129-139.
- Cadrin, S. 1995. Discrimination of American lobster (*Homarus americanus*) stocks off southern New England on the basis of secondary sex character allometry. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 52: 2712-2723
- Cadrin, S. 2005. Morphometric landmarks. In: Cadrin, S., Friedland, K., & Waldman, J. eds. *Stock identification methods*. Elsevier, Holland. 153-172 p.
- Caro-Riaño, H., Jaramillo, N., & Dujadin, J.P. 2009. Growth changes in *Rhodnius pallescens* under simulated domestic and sylvatic conditions. *Infection, genetics and evolution*, 9: 162-168.
- Castro, E. 2007. Landings Control: A potential strategy for the conservation of spiny lobster in the Archipelago of San Andres, Providencia and Santa Catalina, Colombia. *Proceedings of the 60th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 16- 39
- Castro, E. 2008. Landings control: a potential strategy for the conservation of spiny lobster in the Archipelago of San Andrés, Providencia and Santa Catalina, Colombia. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 188-192.
- Castro, E., & Prada, M. 2007. Recomendaciones técnicas para el otorgamiento de cuotas globales de los recursos pesqueros en el Archipiélago de San Andrés, Providencia Y Santa Catalina, Reserva de Biosfera Seaflower. Reporte técnico. Secretaría de Agricultura y Pesca y CORALINA, 10 p.
- Chilton, C. 1909. Crustacea of the subantarctic islands of New Zealand. In: Chilton C (ed) *The subantarctic islands of New Zealand*. Philosophical Institute of Canterbury, New Zealand, 2: 612–613.
- Chiquillo, M. 2001. Aspectos bioecológicos de la langosta espinosa (*Panulirus argus*) en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Caribe colombiano. Informe técnico. CORALINA. 30 p.

- Chiquillo, M. 2002. Descripción de la pesquería de langosta espinosa (*Panulirus argus*), en el archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Caribe colombiano. CORALINA, Isla de San Andrés. 26 p.
- Claverie, T., & Smith, I. 2010. Allometry and sexual dimorphism in the chela shape in the squat lobster *Munida rugosa*. *Aquatic Biology*, 8: 179–187.
- Cobb, J. S., & Wang, D. 1985. Fisheries biology of lobsters and crayfishes. *The biology of Crustacea*, 10: 167-247.
- Colin, P.L. 1978. New species from the Caribbean Sea. *Proceeding of the Biological Society of Washington*, 91(1): 191-196.
- Crawford, D.R., & De Smidt, W.J.J. 1922. The spiny lobster, *Panulirus argus*, of Southern Florida: its natural history y utilization. *Bulletin of the bureau of fisheries*, 38: 281-310.
- Cruz, R. 1999. Variabilidad del reclutamiento y pronóstico de la pesquería de langosta (*Panulirus argus*, Lastreille 1804) en cuba. Tesis Doctoral, Universidad de la Habana. 125 p.
- Cruz, R., Borda, C., Medina, J., Ayala A., & Buitrago D. 2007. Evaluación y ordenamiento del stock de langosta (*Panulirus argus*) en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Caribe colombiano. Ministerio de Agricultura - Instituto de Desarrollo Rural e Instituto Colombiano de Desarrollo Rural. Bogotá, Colombia. 46 p.
- Daniels, S.R., Stewart, B.A. Ridgway, T.M., & Florence, W. 2001. Carapace dentition patterns morphometrics and allozyme differentiation amongst two toothed freshwater crab species (*Potamonautes warreni* and *P. unispinus*) (Decapoda: Brachyura: Potamonautidae) from river systems in South Africa. *Journal of zoology, London*, 255: 389-404.
- Davis, G.E., & J.W. Dodrill. 1989. Recreational fishery and population dynamics of spiny lobsters, *Panulirus argus*, in Florida Bay, Everglades National Park, 1977-1980. *Bulletin of Marine Science*, 44: 78-88.
- De Jong, G. 1999. Unpredictable selection in a structured population leads to local genetic differentiation in evolved reaction norms. *Journal of evolutionary biology*, 12: 839-851.
- Debusse, V.J., Addison, J.T., & Reynolds, J.D. 2001. Morphometric variability in UK population of the European lobster. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81: 369-479.
- DeWitt, T.J., Sih, A., & Wilson, D.S. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution*, 13: 77-81.
- Dujardin, J.P. 2008. Morphometrics applied to medical entomology. *Infection, genetics and evolution*, 8: 875-890.
- Dujardin, J.P. 2013. Click package for Windows. Institut de Recherches pour le Développement (IRD. France). (Available in <http://www.mpl.ird.fr/morphometrics>).

- Eggleston, D.B., Johnson, E.G., Kellison, G.T., & Nadeau, D.A. 2003. Intense removal and non-saturating functional responses by recreational divers on spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine Ecology Progress Series*, 257: 197-207.
- FAO, 2001. Report on the FAO/DANIDA/CFRAMP/WECAFC Regional workshops on the assessment of the Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*). FAO Fisheries Report No. 619. Belize City, Belize, 21 April-2 May 1997 y Mérida, Yucatán, México, 1-12 June 1998.
- FAO, 2007. Capacidad de pesca y manejo pesquero en América Latina y el Caribe. Instituto de cooperación, Servicios Estratégicos y Documentación (ICSED) - Santiago, Chile. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italy, 423 p.
- Farmer, M.W., Ward, J.A., & Luckhurst B.E. 1989. Development of spiny lobster (*Panulirus argus*) phyllosoma larvae in the plankton near Bermuda. *Proceedings of Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 39: 289-301.
- Froese, R., & Pauly, D. (eds). 1998. Fishbase 98: Concepts, design and data sources. ICLARM, Manila.
- Galindo-Pérez, L.A. 2009. Estudio morfométrico del dimorfismo sexual de las conchas de especies de gastrópodos marinos comunes (Mollusca: Gastropoda) en Venezuela. Tesis de Maestría. Universidad del Oriente. Núcleo de Sucre. Instituto Oceanográfico de Venezuela. 244 p.
- Gallo, J., Rojas, M., & Medina, J. 1997. Algunos aspectos de la dinámica poblacional de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en el Departamento Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Caribe colombiano. Instituto Nacional de Pesca -INPA, San Andrés, Colombia. 30 p.
- García-Rodríguez, F., Aguero, J. D. la C., Perez-Enriquez, R., & MacLeod, N. 2004. Morphometric analysis of population differentiation and sexual dimorphism in the blue spiny lobster *Panulirus inflatus* (Bouvier 1895) from NW Mexico. *Morphometrics*. Disponible en [http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-662-08865-4\\_3](http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-662-08865-4_3).
- Gibson, G., & Dworkin, I. 2004. Uncovering cryptic genetic variation. *Nature reviews. Genetics*, 5: 681-690.
- Gibson, G., & Hogness, D.S. 1996. Effect of polymorphism in the *Drosophila* regulatory gene Ultrabithorax on homeotic stability. *Science*, 271: 200-203.
- Gillespie, J.H., & Turelli, M. 1989. Genotype-environment interactions and the maintenance of polygenic variation. *Genetics*, 121: 129-138.
- Goldstein, J.S. 2004. Puerulus Identification Project (Project PIP): "Connecting the Dots" Throughout the Caribbean. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 57: 833 – 846.

- Gómez, G., Guzmán, R., & Barrios, A. 2007. Aspectos biométricos y dinámica reproductiva de la langosta espinosa, *Panulirus argus*, en áreas de pesca de la costa norte de la Península de Paria, estado Sucre, Venezuela. *Zootecnia Tropical*, 25(3): 6.
- Good, P. 2000. *Permutation Tests: A practical guide to re-sampling methods for testing hypotheses*. Springer, New York.
- Guardiola, O., Estrada, H., & Viña, J. 2009. Pesca de langosta espinosa con nasas tipo hondureña. Universidad Simón Bolívar, Barranquilla. 40 p.
- Guerao, G., & Abelló, P. 2011. Early juvenile development of mediterranean *Liocarcinus depurator* (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Portunidae), *Journal of Natural History*, 45:35-36, 2171-2189.
- Guerao, G., Abelló, P., & Dos Santos A. 2006. Morphological variability of the megalopa of *Liocarcinus depurator* (Brachyura: Portunidae) in Mediterranean and Atlantic populations. *Journal of Natural History*, 40(32–34): 1851–1866.
- Guill, J.M., Hood, C.S., & Heins, D.C. 2003. Body shape variation within and among three species of darters (Perciformes: Percidae). *Ecology of freshwater fish* 12:134-140.
- Harding, G., Kenchington, E., & Zheng, Z. 1993. Morphometrics of American lobster (*Homarus americanus*) larvae in relation to stock determinations in the Maritimes, Canada. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 50:43-52.
- Harnoll, R.G. 1982. Growth. In Abele LB (ed) *The biology of Crustacea. Embriology, morphology, and genetics*, Vol 2, Academic Pres, New York.111-197 p.
- Herrnkind, W.F. 1980. Spiny lobsters, patterns of movement. In: Cobb JS, Phillips BF edits. *The biology and management of lobsters: Physiology and Behavior*. Academic Press. New York, 1: 349-407 p.
- Hiller, A., Kraus, H., Almon, M., & Werding, B. 2006. Species boundaries based on color pattern, morphology and molecules, and evolutionary interrelationships between this complex and other Porcellanidae (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 547–569.
- Hines, A.H., 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in Brachyuran crabs. *Marine Biology*, 69: 309–320.
- Holthuis, L.B. 1991. *FAO species catalogue. Marine lobsters of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. FAO Fish Synopsis*, 13: 133-139.
- Houlihan, C., & Wood, J. (Ed). 2003. *Marine invertebrates of Bermuda, Caribbean spiny lobster (Panulirus argus)*. Disponible en <http://www.thecephalopodpage.org/MarineInvertebrateZoology/Panulirusargus.html>.
- Jirakanjanakit, N., Leemingsawat, S., Thongrungrat, S., Apiwathnasorn, C., Singhaniyom, S. Bellec, C., & Dujardin. J.P. 2007. Influence of larval density or food variation on the

- geometry of the wing of *Aedes (Stegomyia) aegypti*. American tropical medicine and international health, 12: 1354-1360.
- Jorgensen, T. 1990. Long-term changes in age at sexual maturity of Northeast Arctic cod (*Gadus morrhua* L.). International Council for the Exploration of the Sea journal of marine science, 46: 235–248.
- Lande, R. 1992. Neutral theory of quantitative genetic variance in an island model with local extinction and colonization. Evolution, 6: 381-389.
- Larriviere, B. 2013. Análisis genético de la langosta espinosa *Panulirus argus* en las zonas sometidas a pesca artesanal del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. 77p.
- Lebour, M.V. 1928. The larval stages of the *Plymouth* Brachyura. Proceedings of the zoological society of London, 2: 473–560.
- Ledesma, F.M., Van der Molen, S., & Barón, P.J. 2010. Sex identification of *Carcinus maenas* by analysis of carapace geometrical morphometry. Journal of Sea Research, 63(3-4): 213–216.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Lewis, J.B. 1951. The phyllosoma larvae of the spiny lobster *Panulirus argus*. Bulletin of marine science, 1: 89-103.
- Lezcano, A.H., González-José, R., Spivak, E.D., & Dellatorre, F.G. 2012. Geographic differences in the carapace shape of the crab *Cyrtograpsus affinis* (Decapoda: Varunidae) and its taxonomic implications. Scientia Marina, 76(2): 329–337.
- Lipcius, R.N., & Eggleston, D.B. 2000. Introduction: Ecology and fishery biology of spiny lobsters. In: Phillips BF, Kittaka J edits. Spiny Lobsters: Fisheries and Culture 2nd Ed. London, UK: Blackwell Scientific Publications. 1-41 p.
- Lipcius, R.N., & Herrnkind, W.F. 1982. Molt cycle alterations in behavior, feeding y diet rhythms of a decapod crustacean, the spiny lobster *Panulirus argus*. Marine biology, 68: 241-252.
- Lipcius, R.N., & Cobb J.S. 1994. Introduction: Ecology and fishery biology of spiny lobsters. Spiny lobster management. In: B.F. Phillips, J.S. Cobb and J.K Kittaka, Eds. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 1-30 p.
- Longhurst, A. 1998. Cod: perhaps if we all stood back a bit?. Fisheries research, 38: 101–108.
- Lyons, W.G., Barber, D.G, Foster S.M., Kennedy Jr, F.S., & Milano, G.G. 1981. The spiny lobster, *Panulirus argus*, in the middle and upper Florida keys: Population structure, seasonal dynamics, and reproduction. Florida Department of Natural Resources Marine Research Laboratory. St. Petersburg, FL. 35 p.



- Márquez, E. 2011. Plasticidad fenotípica de un genotipo silvestre y uno doméstico de *Rhodnius* (hemiptera:Reduviidae) en respuesta a la densidad poblacional y frecuencia de alimentación. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Antioquia.135 p.
- Márquez, E., Landínez-García, R. Castro, E., Prada, M., Taylor, E., Bolaños, N., Abril-Howard, A., Rojas, A., & Correa-Daza, J.L. 2009. Análisis genético y morfometría geométrica de poblaciones de caracol pala *Strombus gigas* en los atolones de Serranilla, Bajo Alicia y Bajo Nuevo. Universidad Nacional de Colombia, Medellín.56 p.
- Márquez, E., Landínez-García, R.M., Ospina-Guerrero, S.P., Segura, J.A., Prada, M., Castro, E., Correa, J.L., & Borda, C. 2012. Genetic analysis of queen conch *Strombus gigas* from South West Caribbean. Proceedings of the 65<sup>th</sup> conference of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 114-121.
- Marx, J.M., and W.F. Herrnkind. 1986. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (south Florida): spiny lobster. U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report 82(11.61). 21 p.
- Matsuda H., Takenouchi T., & Goldstein J.S. 2006. The complete larval development of the pronghorn spiny lobster *Panulirus penicillatus* (Decapoda: Palinuridae) in culture. Journal of Crustacean Biology, 26: 579–600.
- McAllister, M.K., Peterman, R.M., & Gillis, D.M. 1992. Statistical evaluation of a large scale fishing experiment designed to test for a genetic effect of size-selective fishing on British Columbia pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). Canadian journal of fisheries and aquatic sciences, 49: 1294–1304.
- Medina, J., Rojas, M., & Gallo J. 1996. Evaluación de la captura y el esfuerzo de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en el Departamento Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Caribe colombiano. Boletín Científico INPA, 4: 107-123.
- Morgan, M.J., & Colbourne, E.B. 1999. Variation in maturity-at-age and size in three populations of American plaice. ICES journal of marine science, 56: 673–688.
- Ogburn, M.B., Stuck, K.C., Heard, R.W., Wang, S.Y., & Forward, Jr. R.B. 2011. Seasonal variability in morphology of blue crab, *Callinectes sapidus*, megalopae and early juvenile stage crabs, and distinguishing characteristics among co-occurring Portunidae. Journal of crustacean biology, 31(1): 106–113.
- O'Reilly, K. M., & Horn, M.H. 2004. Phenotypic variation among populations of *Atherinops affinis* (Atherinopsidae) with insights from a geometric analysis. Journal of fish biology, 64: 117-1135.
- Pérez-Barros, P., Calcagno, J.A., & Lovrich, G.A. 2011. Absence of a prezygotic behavioural barrier to gene flow between the two sympatric morphs of the squat lobster *Munida*

- gregaria* (Fabricius, 1793) (Decapoda: Anomura: Galatheidae). Helgoland Marine Research, 65(4): 513–523.
- Phillips, B.F., Cobb, J.S., & George, R.W. 1980. General Biology. In: The Biology and management of lobsters: Physiology and Behavior. 1: 16- 39.
- Prada, M., Castro E., & Grandas Y. 2005. Is the industrial lobster fishery on the archipelago of San Andres, Providencia and Santa Catalina a resilient fishery?. Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 56: 593-609.
- Prada, M., Castro, E., Grandas, Y., & Connolly, E. 2006. Effects of divers fishing in the San Andres Archipelago: considerations towards fisheries management and conservation. Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 57: 905 – 916.
- Rangel, J.D. 2013. Variación del ADN mitocondrial de la langosta espinosa *Panulirus argus* en el archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. 64 p.
- Ratz, H.J., Stein, M. & Lloret, J. 1999. Variation in growth and recruitment of Atlantic cod (*Gadus morrhua*) off Greenland during the second half of the 20th century. Journal of Northwest Atlantic fishery science, 25: 161–170.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. Evolution, 43: 223-225.
- Rodríguez, C. 2004. Divergencia morfológica de las especies demersales pargo cebal (*Lutjanus analis*) y pargo rayado (*Lutjanus synagris*) (pisces, Lutjanidae) del área norte del Caribe colombiano. Facultad de ciencias. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá y Santa Marta. 115 p.
- Rojas, M., Medina, J., & Gallo, J. 1997. Aspectos biológicos y reproductivos de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en el departamento Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina (Caribe Colombiano). Boletín Científico INPA, 5: 181-194 p.
- Rufino, M., Abelló, P., & Yule, A.B. 2004. Male and female carapace shape differences in *Liocarcinus depurator* (Decapoda, Brachyura): An application of geometric morphometric analysis to crustaceans. Italian journal of zoology, 71(1): 79-83.
- Sánchez, J., & Lozano, H. 1985. Análisis de algunos parámetros biológicos y reproductivos de las especies de langosta *Panulirus argus* (Latreille, 1804) y *P. laevicauda* (L. 1817) con base en su pesca en el Archipiélago de San Andrés y Providencia. Tesis de pregrado Biología Marina. UJTL. 98p.
- Sato, T., & Suzuki, N. 2010. Female size as a determinant of larval size, weight, and survival period in the coconut crab, *Birgus latro*. Journal of crustacean biology, 30(4): 624–628.
- Saul, S. 2004. A review of the literature and life history study of the Caribbean spiny lobster, *Panulirus argus*. Southeast Fisheries Science Center. Miami, FL 33149, USA. 13 p.

- Scheiner, S.M. 1998. The genetics of phenotypic plasticity. VII. Evolution in a spatially-structured environment. *Journal of evolutionary biology*, 11: 303-320.
- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual review of ecology and systematics*, 17: 667-693.
- Schlichting, C.D., & Levin, D.A. 1986. Phenotypic plasticity: An evolving plant character. *Biological journal of the Linnean Society*, 29:37-47.
- Sevilla, E.L. 1999. Aspectos sobre el conocimiento ecológico del estado puerulus de la langosta espinosa *Panulirus argus* Latreille, 1804 (Crustracea, Decapoda, Palinuridae) en la isla de San Andrés, caribe colombiano. Universidad del Valle. 75 p.
- Silberman, J.D., Sarver, S.K., & Walsh, P.J. 1994. Mitochondrial DNA variation and population structure in the spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine biology*, 120: 601–608.
- Silva, I.C., Alves, M.J., Paula, J., & Hawkins, S.J. 2010. Population differentiation of the shore crab *Carcinus maenas* (Brachyura: Portunidae) on the southwest English coast based on genetic and morphometric analyses. *Scientia Marina*, 74(3): 435–444.
- Sims, H.W., & Ingle, R.M. 1967. Caribbean recruitment of Florida's spiny lobster population. *Florida Academy of Sciences*, 29: 207–242.
- Sladek-Nowlis, J., Prada, M., Castro, E., Ballesteros, C., & Bent, H. 2010. Estudio poblacional de la langosta espinosa (*Panulirus argus*) y recomendaciones técnicas para fijar su cuota anual en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biósfera Seaflower, Colombia. Informe técnico CORALINA, Secretaria de Agricultura y Pesca del Departamento de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. 12 p.
- Sladek-Nowlis, J., Prada, M., Rojas, A., Wilson, H., & Bent, H. 2011. Estudio poblacional de la langosta espinosa (*Panulirus argus*) y recomendaciones técnicas para fijar su cuota anual en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biósfera Seaflower, Colombia. Informe técnico CORALINA, Secretaria de Agricultura y Pesca del Departamento de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. 21 p.
- Sladek-Nowlis, J., Castro, E., Prada, M., Forbes, T., Bent, H., & Wilson, H. 2012. Estudio poblacional de la langosta espinosa (*Panulirus argus*) y recomendaciones técnicas para fijar su cuota anual en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biósfera Seaflower, Colombia. Informe técnico CORALINA, Secretaria de Agricultura y Pesca del Departamento de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. 25p.
- Slice, D. 2007. Geometric morphometrics. *Annual review of anthropology*, 36: 261-281.
- Souza, A.T., Ilarri, M.I., Campos, J., Marques, J.C., & Martins, I. 2011. Differences in the neighborhood: Structural variations in the carapace of shore crabs *Carcinus maenas* (Decapoda: Portunidae). *Estuarine, coastal and shelf science*, 95(4): 424–430.

- Stergiou, K.I. 2002. Overfishing, tropicalization of fish stocks, uncertainty and ecosystem management: Resharpener Ockham's razor. *Fisheries Research*, 55: 1–9.
- Stillwell, R.C., Blanckenhorn, W.U., Teder, T., Davidowitz, G. & Fox, C.W. 2010. Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: From physiology to evolution. *Annual Review of Entomology*, 55: 227-245.
- Tavares, M. 2002. Lobster. In Carpenter, K.E. (ed.). *The living marine resources of the Western Central Atlantic. Volume 1: Introduction, molluscs, crustaceans, hagfishes, sharks, batoid fishes, and chimaeras. FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication No. 5.* Rome, FAO. 2002. 1-600 p.
- Tidu, C., Sardá, R., Pinna, M., Cannas, A., Meloni, M.F., Lecca, E., & Savarino, R. 2004. Morphometric relationships of the European spiny lobster *Palinurus elephas* from northwestern Sardinia. *Fisheries research*, 69(3): 371-379
- Trevisan, A., Zanetti Marochi, M., Costa, M., Santos, S., & Masunari, S. 2012. Sexual dimorphism in *Aegla marginata* (Decapoda: Anomura). *Nauplius*, 20(1): 75–86.
- Tufto, J. 2000. The evolution of plasticity and non-spatial and temporal adaptations in the presence of imperfect environmental cues. *The American naturalist*, 156: 121-130.
- Van Tienderen, P.H. 1991. Evolution of generalist and specialist in spatially heterogeneous environments. *Evolution*, 45: 1317-1331.
- Via, S., & R. Lande. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39: 505-522.
- Waddington, C. H. 1957. *The strategy of the genes.* Macmillan. New York.
- Whitlock, M.C. 2008. Evolutionary inference from QST. *Molecular ecology*, 17: 1885–1896.
- Wright, S. 1931. Statistical theory of evolution. *Journal of the American statistical association* 26, Suppl: 201-208.
- Zuanenburg, K.C.T. 2000. The effects of fishing on demersal fish communities of the Scotian shelf. *ICES Journal of marine science*, 57: 503– 509.