

Estructura poblacional y distribución espacial de los moluscos gasterópodos *Osilinus atrata* y *Osilinus sauciatus* en el intermareal rocoso de las Islas Canarias (Atlántico centro-oriental)

Population structure and spatial distribution of the gastropod molluscs *Osilinus atrata* and *Osilinus sauciatus* in the rocky intertidal zone of the Canary Islands (Central East Atlantic)

R. Ramírez<sup>1\*</sup>  
 F. Tuya<sup>1</sup>  
 P. Sánchez-Jerez<sup>2</sup>  
 C. Fernández-Gil<sup>1</sup>  
 O. Bergasa<sup>1</sup>  
 R.J. Haroun<sup>1</sup>  
 J.J. Hernández-Brito<sup>1</sup>

<sup>1</sup> BIOGES  
 Faculty of Marine Sciences  
 Campus de Tafira  
 University of Las Palmas de G.C  
 E-35017, Las Palmas, Canary Islands, Spain  
 \* E-mail: ruben.ramirez101@doctorandos.ulpgc.es

<sup>2</sup> Marine Biology Lab  
 University of Alicante  
 POB 99 E-03080, Alicante, Spain

*Recibido en julio de 2004; aceptado en agosto*

## Resumen

Por medio de un diseño de muestreo jerárquico se estudió la estructura poblacional y los patrones espaciales de variabilidad horizontal (diferencias entre las islas, las localidades dentro de las islas y los sitios dentro de localidades) y vertical (diferencias entre bandas de la zona intermareal) de los moluscos gasterópodos *Osilinus atrata* y *O. sauciatus* a lo largo del intermareal rocoso de las Islas Canarias. Se observaron diferencias en los patrones espaciales de distribución, abundancia y tamaño para ambas especies. *Osilinus atrata* fue más abundante que *O. sauciatus* en todo el Archipiélago Canario. Su abundancia varió entre las islas, presentando una distribución heterogénea entre las bandas intermareales de una isla a otra, si bien fue más frecuente en las bandas intermedia y superior. *Osilinus sauciatus* sólo se encontró en las islas orientales y no exhibió diferencias significativas entre las bandas, a pesar de que 91.35% de los individuos aparecieron en la banda superior y el resto en la banda intermedia. *Osilinus sauciatus* mostró una talla mayor que las de *O. atrata*. A su vez, ambas especies presentaron en general las mayores tallas medias en la banda superior.

*Palabras clave:* gasterópodos, *Osilinus atrata*, *Osilinus sauciatus*, estructura poblacional, intermareal rocoso.

## Abstract

A hierarchical sampling design was used to study the population structure and the horizontal (differences among islands, locations within islands and sites within locations) and vertical (differences among intertidal bands) distribution patterns of the gastropod molluscs *Osilinus atrata* and *O. sauciatus* along the rocky intertidal zone of the Canary Islands. Differences in the spatial patterns of abundance, size and distribution were recorded for both species. *Osilinus atrata* was more abundant than *O. sauciatus* throughout the archipelago. Its abundance varied among islands and it presented a heterogeneous distribution in the bands from one island to another, though it was more frequent in the middle and high bands. *Osilinus sauciatus* was only found at the eastern islands and did not exhibit significant differences between the bands, even though 91.35% of the individuals appeared in the high band and the rest in the middle band. On the other hand, *O. sauciatus* had a larger mean size than *O. atrata*, but both species presented the largest mean sizes in the high band.

*Key words:* gastropods, *Osilinus atrata*, *Osilinus sauciatus*, population structure, rocky intertidal zone.

## Introducción

La zona intermareal posee condiciones muy extremas que condicionan la colonización por diferentes especies y su distribución espacial. En pocos metros a lo largo de su eje vertical, las condiciones ambientales (e.g., temperatura, salinidad, oleaje e irradiación) varían desde un medio completamente acuático hasta uno completamente terrestre, originando gradientes muy acusados (Bertness, 1999; Harley y Helmuth, 2003) y haciendo del intermareal un hábitat heterogéneo. De este modo, los organismos se distribuyen en la zona intermareal presentando una zonación (Stephenson y Stephenson, 1949) que no puede explicar por sí sola la variabilidad en los modelos de distribución espacial de las poblaciones (Underwood y Chapman, 1996; Menconi *et al.*, 1999; Benedetti-Cecchi, 2001).

De los grupos más abundantes, los gasterópodos son los mejor representados en la zona intermareal. En las Islas Canarias destacan varias especies del género *Patella* (Navarro *et al.*, 2005), los burgados (*Osilinus* spp.) y la carnadilla (*Stramonita haemastoma*). No existen trabajos para el conjunto del archipiélago sobre los burgados; los que hay no son específicos y además se limitan a una isla (Núñez, 1995). Las especies que se dan cita en el Archipiélago Canario son *Osilinus atrata* Wood, 1828 y *Osilinus sauciatus* Koch, 1845 (Moro *et al.*, 2003). La primera especie se encuentra en todas las islas, mientras que *O. sauciatus* sólo está en Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria, Tenerife (Núñez, 1995; Pérez-Sánchez y Moreno, 1991) y el Archipiélago Chinijo. Sus distribuciones también abarcan otros archipiélagos de la región macaronésica como Madeira, las Islas Salvajes y Cabo Verde para *O. atrata* (Núñez, 1995; Hawkins *et al.*, 2000) y Madeira y las Islas Salvajes para *O. sauciatus* (Hawkins *et al.*, 2000). Estas especies muestran morfologías distintas. *Osilinus atrata* es de color verde-oliváceo con manchas oscuras repartidas de forma irregular, presenta mayor anchura (abertura) que altura, una concha lisa y paredes gruesas (Núñez, 1995; Pérez-Sánchez y Moreno, 1991). *Osilinus sauciatus* es de coloración pardo-violácea, es más alta que ancha (o con una relación próxima a 1:1), y sus paredes son más gruesas (Núñez, 1995; Pérez-Sánchez y Moreno, 1991) y rugosas que las de *O. atrata*.

Las diferencias morfológicas entre ambas especies y de distribución horizontal a lo largo del Archipiélago Canario parecen apuntar a una evolución divergente en el pasado. Así, parámetros poblacionales como la abundancia, talla y distribución en el eje vertical deberían reflejar patrones dispares. De este modo, el objetivo general del presente trabajo fue establecer si existe una segregación espacial en el eje vertical y horizontal en las dos especies de *Osilinus*, burgado hembra (*O. atrata*) y burgado macho (*O. sauciatus*), presentes en las Islas Canarias; es decir, identificar los patrones de abundancia y estructura de tallas de las poblaciones de ambas especies en diferentes escalas espaciales estructuradas jerárquicamente. La descripción de los patrones de zonación vertical y horizontal nos permitirá conocer la variabilidad inherente a las

## Introduction

The intertidal zone is subject to extreme conditions that influence the colonization of diverse species and their spatial distribution. In a few meters along the vertical axis, the environmental conditions (e.g., temperature, salinity, wave action and irradiation) vary from a completely aquatic medium to a completely terrestrial one, causing steep gradients (Bertness, 1999; Harley and Helmuth, 2003) and creating a heterogeneous habitat. Thus, the intertidal distribution of organisms shows zonation (Stephenson and Stephenson, 1949), which by itself cannot explain the variability in the spatial distribution models of populations (Underwood and Chapman, 1996; Menconi *et al.*, 1999; Benedetti-Cecchi, 2001).

Of the most abundant groups of organisms in the intertidal zone, the gastropods are the best represented. Several species of the genus *Patella* (Navarro *et al.*, 2005), *Osilinus* spp. and *Stramonita haemastoma* have been recorded for the Canary Islands. The few studies on *Osilinus* spp. in the archipelago are not specific or limited to one island (Núñez, 1995). The species that have been reported for the Canary Archipelago are *Osilinus atrata* (Wood, 1828) and *Osilinus sauciatus* (Koch, 1845) (Moro *et al.*, 2003). The former has been recorded for all the islands, whereas the latter only occurs at Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria, Tenerife (Núñez, 1995; Pérez-Sánchez and Moreno, 1991) and the Chinijo Archipelago. Their distribution extends to other archipelagos of the Macaronesia ecoregion, including Madeira, the Savage Isles and Cape Verde for *O. atrata* (Núñez, 1995; Hawkins *et al.*, 2000), and Madeira and the Savage Isles for *O. sauciatus* (Hawkins *et al.*, 2000). These species have distinct morphologies. *Osilinus atrata* has an olive-green colour with dark irregularly-distributed spots, its width is greater than its height, and it has a smooth shell and thick walls (Núñez, 1995; Pérez-Sánchez and Moreno, 1991). *Osilinus sauciatus* is purplish-brown in colour, its height is greater than its width (or a roughly 1:1 ratio), and its walls are thicker (Núñez, 1995; Pérez-Sánchez and Moreno, 1991) and more rugose than those of *O. atrata*.

The different morphologies and horizontal distribution of these species throughout the Canary Archipelago indicate a divergent evolution. Hence, population parameters such as abundance, size and vertical distribution should reflect dissimilar patterns. This study therefore aims to determine whether spatial segregation occurs along the vertical and horizontal axes of these two species of *Osilinus*, female *O. atrata* and male *O. sauciatus*, at the Canary Islands; that is, to identify the patterns of abundance and size structure of the populations of both species in relation to diverse hierarchically-structured spatial scales. The description of the vertical and horizontal zonation patterns will allow us to determine the inherent variability of the natural populations of these species and the importance of the different sources of the spatial heterogeneity (Menconi *et al.*, 1999; Benedetti-Cecchi, 2001), as well as to establish hypotheses regarding the ecological mechanisms that govern these organisms.

poblaciones naturales de estas especies y la importancia de las distintas fuentes de heterogeneidad espacial en las mismas (Menconi *et al.*, 1999; Benedetti-Cecchi, 2001), así como establecer hipótesis sobre los mecanismos ecológicos que gobiernan sobre estos organismos.

## Material y métodos

El presente estudio se realizó en las plataformas rocosas del medio intermareal de las Islas Canarias (noroeste del continente africano; 27–30° N, 13–19° W) durante marzo de 2003 (fig. 1), incluyendo un conjunto de islotes al norte de Lanzarote conocido como Archipiélago Chinijo (a partir de ahora, A. Chinijo). En general, el intermareal rocoso del Archipiélago Canario presenta un patrón de zonación bien definido (Navarro *et al.*, 2005) siguiendo los esquemas de zonación clásicos (Stephenson y Stephenson, 1949). Se estructura en tres bandas: intermareal alto o superior, intermareal intermedio e intermareal bajo o inferior. La banda superior se caracteriza por la existencia de cianofíceas, mientras que en la banda intermedia el crustáceo cirrípedo *Chthamalus stellatus* es el organismo prominente. La banda inferior está dominada por macroalgas corticadas erectas. Las zonas intermareales examinadas mostraron diferencias en cuanto a su longitud (medida perpendicular a la costa e incluyendo las tres bandas), de manera que éstas mostraron mayor amplitud en las islas orientales ( $64.66 \pm 6.32$  m, media  $\pm$  EE) que en las islas occidentales ( $45.16 \pm 8.51$  m, media  $\pm$  EE).

### Diseño muestral

El muestreo se realizó en base a un diseño jerárquico con cuatro escalas espaciales: tres escalas de variabilidad horizontal y una vertical (Underwood, 1997; Kingsford y Battershill, 1998; Menconi *et al.*, 1999). La perspectiva del estudio, utilizando escalas espaciales múltiples organizadas jerárquicamente para el estudio de poblaciones del medio intermareal, permite obtener una mejor interpretación de los patrones de distribución espacial de los organismos (Benedetti-Cecchi, 2001).

En cada una de las islas, separadas entre sí por decenas a centenas de kilómetros, se escogieron al azar tres localidades de sustrato rocoso separadas entre ellas entre 1 y 30 km. En cada localidad se seleccionaron aleatoriamente tres sitios separados por decenas de metros. En cada sitio se estimaron las abundancias de *O. atrata* y *O. sauciatus* mediante cuadrados de  $50 \times 50$  cm ( $0.25$  m<sup>2</sup>) distribuidos al azar en cada una de las tres bandas ( $n = 10$ ). En cada cuadrado se contaron todos los individuos presentes y se midió su talla mediante el uso de vernieres de 0.1 mm de precisión.

### Análisis estadístico

Los datos obtenidos se analizaron mediante análisis de la varianza (ANOVA). Se intentó determinar si las dos especies

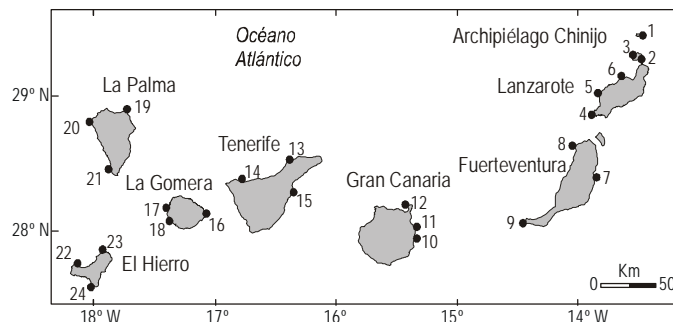
## Material and methods

This study was conducted during March 2003 in the rocky intertidal zone of the Canary Islands (northwest of the African continent; 27–30° N, 13–19° W), including the group of islands to the north of Lanzarote known as the Chinijo Archipelago (fig. 1). In general, the intertidal zone presents a well-defined zonation pattern in the Canary Archipelago (Navarro *et al.*, 2005), according to the classic zonation schemes (Stephenson and Stephenson, 1949). It is divided into three intertidal bands: high or upper, middle and low. The high band is dominated by cyanophyceans and the low band by erect macroalgae. The predominant organism in the middle band is the cirriped crustacean *Chthamalus stellatus*. The intertidal zones studied differed in length (measured perpendicular to the coast, including the three bands), the eastern islands showing greater amplitude ( $64.66 \pm 6.32$  m, mean  $\pm$  SE) than the western islands ( $45.16 \pm 8.51$  m, mean  $\pm$  SE).

### Sampling design

Sampling was based on a hierarchical design with four spatial scales: three scales of horizontal and one of vertical variability (Underwood, 1997; Kingsford and Battershill, 1998; Menconi *et al.*, 1999). The perspective of this study, using hierarchically-organized multiple spatial scales to study intertidal populations, allows for a better interpretation of the spatial distribution patterns of organisms (Benedetti-Cecchi, 2001).

At each island, separated by tens to hundreds of kilometers, three localities with rocky substrate, spaced between 1 and 30 km apart, were randomly chosen. At each locality, three sites, separated by tens of meters, were selected at random. At each site, the abundances of *O. atrata* and *O. sauciatus* were



**Figura 1.** Mapa del Archipiélago Canario con la ubicación de las 24 localidades estudiadas (tres por isla).

**Figure 1.** Map of the Canary Archipelago showing the 24 localities studied (three per island).

1. Punta de los Abades, 2. El Corral, 3. Caleta de Sebo, 4. Pechiguera, 5. El Cochino, 6. La Santa, 7. Puerto del Rosario, 8. El Coto, 9. Pta. Jandía, 10. El Cabrón, 11. Taliarte, 12. La Isleta, 13. Punta Hidalgo, 14. Caleta de Interián, 15. Malpais de Guimar, 16. Puntallana, 17. Alojera, 18. Valle Gran Rey, 19. Punta Cumplida, 20. Punta Gorda, 21. Punta Larga, 22. Arenas Blancas, 23. Charco Manso, 24. La Restinga.

de *Osilinus* mantienen abundancias diferentes en las bandas del intermareal siguiendo un patrón determinado para las escalas espaciales del estudio. Se consideraron (1) el factor "Isla" como fijo (ocho niveles correspondientes a las ocho islas); (2) el factor "Banda" como fijo, ortogonal al anterior, y con tres niveles correspondientes a las tres bandas del intermareal (alto, medio y bajo); (3) el factor "Localidad" (aleatorio y anidado en la interacción "Isla × Banda"), y finalmente (4) el factor "Sitio" (aleatorio y anidado en la interacción "Localidad (Isla × Banda)") (Underwood, 1997). El modelo de las fuentes de variabilidad responde, consecuentemente, a la siguiente fórmula:  $X = \mu + \text{Isla} + \text{Banda} + \text{Isla} \times \text{Banda} + \text{Localidad (Isla} \times \text{Banda)} + \text{Sitio (Localidad (Isla} \times \text{Banda))} + \text{Residual}$ .

Mediante la prueba de Cochran se detectó una fuerte heterogeneidad de varianzas incluso transformando los datos, por lo que se realizó el análisis empleando un nivel de significancia  $\alpha = 0.01$ , en vez de 0.05 (Underwood, 1981). En contrastes que disponen de un volumen de datos considerables, debido a la robustez del ANOVA, las probabilidades asociadas al estadístico  $F$  no resultan muy afectadas por la heterogeneidad de varianzas, resultando suficiente elegir un  $\alpha$  más pequeño y conservador (Underwood, 1997). Cuando se encontraron diferencias significativas para el factor "Isla" o "Banda" (como interacción o efecto principal), se realizó un contraste *a posteriori* mediante la prueba de Student-Newman-Keuls (SNK).

Para definir la estructura poblacional de cada especie se obtuvo un diagrama de frecuencias de tallas para la totalidad de los individuos registrados. Contrastamos las diferencias para la talla mediante intervalos de confianza al 95% ( $\alpha = 0.05$ ) (Underwood, 1997).

## Resultados

### *Osilinus atrata*

Esta especie fue la más abundante de las dos, con un total de 2556 individuos censados. La abundancia media para la totalidad del estudio fue de  $4.93 \pm 0.41 \text{ ind m}^{-2}$  (media  $\pm$  EE). Los valores mínimos se registraron en la banda inferior ( $0 \text{ ind m}^{-2}$ , en diversas localidades), mientras que los máximos se registraron en la banda intermedia ( $70.40 \pm 8.59 \text{ ind m}^{-2} \pm \text{EE}$  y  $43.73 \pm 5.68 \text{ ind m}^{-2} \pm \text{EE}$ , en Pechiguera y La Santa, respectivamente) de Lanzarote (tabla 1).

Esta especie presentó diferencias significativas para la interacción "Isla × Banda" ( $F = 4.62$ ,  $P < 0.001$ ; tabla 2), lo que supone diferencias en abundancia entre islas y, a su vez, una distribución heterogénea entre las bandas de una isla a otra (tabla 1). Las pruebas SNK mostraron que Lanzarote presentaba mayor abundancia que el resto de islas, con diferencias significativas entre las tres bandas estudiadas (tabla 1). Por otro lado, La Gomera y El Hierro no presentaron diferencias entre sí, pero si sus bandas, siendo la banda inferior diferente a la intermedia y superior en ambas islas. El A. Chinijo, Fuerteventura, Gran Canaria, Tenerife y La Palma no presentaron diferencias significativas entre ellas, al igual que las bandas

estimadas using  $50 \times 50 \text{ cm}$  ( $0.25 \text{ m}^2$ ) squares randomly distributed in each intertidal band ( $n = 10$ ). All individuals in each square were counted and their mean size was measured using vernier calipers of 0.1 mm precision.

### Statistical analysis

The data obtained were analyzed using analysis of variance (ANOVA). In order to determine whether the two species of *Osilinus* had different abundances in the intertidal bands, with a specific pattern for the spatial scales of the study, the following four factors were considered: (1) "Island" (fixed, with eight levels corresponding to the eight islands); (2) "Band" (fixed, orthogonal to the previous one, with three levels corresponding to the high, middle and low intertidal bands); (3) "Locality" (random and nested in the "Island × Band" interaction); and (4) "Site" (random and nested in the "Locality (Island × Band)" interaction) (Underwood, 1997). The model of the sources of variability therefore responds to the following formula:  $X = \mu + \text{Island} + \text{Band} + \text{Island} \times \text{Band} + \text{Locality (Island} \times \text{Band)} + \text{Site (Locality (Island} \times \text{Band))} + \text{Residual}$ .

A Cochran test revealed a strong heterogeneity of variances that even transformed the data, so it was applied using a significance level ( $\alpha$ ) of 0.01, instead of 0.05 (Underwood, 1981). In contrasts with a considerable volume of data, owing to the robustness of ANOVA, the probabilities associated with the  $F$  statistic were not greatly affected by the heterogeneity of variances, and it was enough to select a smaller and more conservative  $\alpha$  (Underwood, 1997). When significant differences were found for the "Island" or "Band" factors (like interaction or main effect), an *a posteriori* contrast was applied using the Student-Newman-Keuls (SNK) test.

To define the population structure of each species, a size frequency diagram was obtained for the total of individuals recorded. Size differences were distinguished using 95% confidence intervals ( $\alpha = 0.05$ ) (Underwood, 1997).

## Results

### *Osilinus atrata*

This species was the most abundant of the two. A total of 2556 individuals were counted. The mean abundance for all the survey was  $4.93 \pm 0.41 \text{ ind m}^{-2}$  (mean  $\pm$  SE). The lowest values were recorded in the low band ( $0 \text{ ind m}^{-2}$  at diverse localities), while the highest were recorded in the middle band ( $70.40 \pm 8.59 \text{ ind m}^{-2} \pm \text{SE}$  and  $43.73 \pm 5.68 \text{ ind m}^{-2} \pm \text{SE}$  at Pechiguera and La Santa, respectively) of Lanzarote (table 1).

This species showed significant differences for the "Island × Band" interaction ( $F = 4.62$ ,  $P < 0.001$ ; table 2), indicating differences in abundance among islands and, in turn, a heterogeneous distribution between bands from one island to another (table 1). The SNK tests revealed a greater abundance for Lanzarote than for the rest of the islands, with significant differences among the three intertidal bands (table 1).

**Tabla 1.** Abundancia media (ind m<sup>-2</sup> ± EE) de *Osilinus atrata* y *O. sauciatus* para las bandas y localidades estudiadas en cada isla. Se indica el número total de individuos hallados en cada isla (no se encontró ningún ejemplar de *O. sauciatus* en las islas occidentales). Ambas especies presentaron las menores abundancias en la banda inferior, mientras que las máximas se encontraron en la banda intermedia (*O. atrata*) y banda superior (*O. sauciatus*).

**Table 1.** Mean abundance (ind m<sup>-2</sup> ± SE) of *Osilinus atrata* and *O. sauciatus* for the low, middle and high intertidal bands in the localities studied at each island. The total number of individuals recorded for each island is indicated in parentheses (specimens of *O. sauciatus* were not found at the western islands). Both species showed lower abundances in the low band, while maximum abundances were recorded in the middle (*O. atrata*) and high (*O. sauciatus*) bands.

| Localidades                    | <i>Osilinus atrata</i> |              |               | <i>Osilinus sauciatus</i> |            |              |
|--------------------------------|------------------------|--------------|---------------|---------------------------|------------|--------------|
|                                | Inferior               | Intermedia   | Superior      | Inferior                  | Intermedia | Superior     |
| Archipiélago Chinijo (160/210) |                        | 3.78 ± 0.82  | 3.24 ± 0.77   | 0.31 ± 0.23               |            | 8.98 ± 2.15  |
| Punta de los Abades            |                        | 7.07 ± 1.82  | 0.67 ± 0.43   |                           |            |              |
| El Corral                      |                        | 2.40 ± 1.04  | 6.27 ± 1.53   | 0.13 ± 0.13               |            | 13.73 ± 4.86 |
| Caleta de Sebo                 |                        | 1.87 ± 1.12  | 2.80 ± 1.54   | 0.80 ± 0.68               |            | 13.20 ± 3.82 |
| Lanzarote (1086/2)             |                        | 42.53 ± 4.75 | 6.40 ± 1.49   |                           |            | 0.09 ± 0.06  |
| Pechiguera                     |                        | 70.40 ± 8.59 | 9.47 ± 3.50   |                           |            |              |
| El Cochino                     |                        | 13.47 ± 6.81 | 4.80 ± 2.42   |                           |            | 0.27 ± 0.19  |
| La Santa                       |                        | 43.73 ± 5.68 | 4.93 ± 1.43   |                           |            |              |
| Fuerteventura (163/72)         | 1.24 ± 1.08            | 3.87 ± 1.00  | 2.09 ± 0.79   | 0.80 ± 0.39               |            | 2.58 ± 1.21  |
| Puerto del Rosario             |                        | 2.00 ± 1.35  | 0.13 ± 0.13   | 1.20 ± 0.70               |            | 0.13 ± 0.13  |
| El Cotillo                     | 3.73 ± 3.23            | 6.53 ± 1.79  | 5.87 ± 2.23   | 1.20 ± 0.94               |            | 7.60 ± 3.50  |
| Pta. Jandía                    |                        | 3.07 ± 1.96  | 0.27 ± 0.19   |                           |            |              |
| Gran Canaria (129/5)           | 0.36 ± 0.16            | 5.78 ± 1.65  | 1.42 ± 0.64   | 0.22 ± 0.16               |            | 0.13 ± 0.13  |
| El Cabrón                      |                        | 8.40 ± 4.35  | 0.67 ± 0.34   | 0.40 ± 0.40               |            |              |
| Taliarte                       | 1.07 ± 0.47            | 7.20 ± 2.16  |               | 0.27 ± 0.27               |            | 0.40 ± 0.40  |
| La Isleta                      |                        | 1.73 ± 0.89  | 3.60 ± 1.86   |                           |            |              |
| Tenerife (151/0)               | 0.49 ± 0.26            | 4.49 ± 0.75  | 0.71 ± 0.32   |                           |            |              |
| Punta del Hidalgo              | 0.27 ± 0.27            | 2.27 ± 0.66  | 1.87 ± 0.90   |                           |            |              |
| Caleta de Interián             | 0.93 ± 0.68            | 6.40 ± 1.66  |               |                           |            |              |
| Malpaís de Guimar              | 0.27 ± 0.27            | 4.80 ± 1.32  | 0.27 ± 0.27   |                           |            |              |
| La Gomera (432/0)              | 0.93 ± 0.40            | 1.87 ± 0.47  | 19.60 ± 5.96  |                           |            |              |
| Puntallana                     | 0.67 ± 0.67            |              | 57.60 ± 15.89 |                           |            |              |
| Alojera                        |                        | 5.60 ± 1.13  | 0.13 ± 0.13   |                           |            |              |
| Valle Gran Rey                 | 2.13 ± 0.97            |              | 1.07 ± 0.94   |                           |            |              |
| La Palma (92/0)                | 0.09 ± 0.09            | 3.07 ± 0.87  | 1.07 ± 0.37   |                           |            |              |
| Punta Cumplida                 | 0.27 ± 0.27            | 3.33 ± 1.10  | 1.60 ± 0.89   |                           |            |              |
| Punta Gorda                    |                        | 0.80 ± 0.49  |               |                           |            |              |
| Punta Larga                    |                        | 5.07 ± 2.30  | 1.60 ± 0.63   |                           |            |              |
| El Hierro (343/0)              | 0.04 ± 0.04            | 13.87 ± 2.19 | 1.38 ± 0.35   |                           |            |              |
| Arenas Blancas                 |                        | 29.47 ± 4.78 | 2.13 ± 0.74   |                           |            |              |
| Charco Manso                   | 0.13 ± 0.13            | 0.93 ± 0.37  | 1.87 ± 0.71   |                           |            |              |
| La Restinga                    |                        | 11.20 ± 2.66 | 0.13 ± 0.13   |                           |            |              |
| Total estudio (2556/289)       | 0.39 ± 0.15            | 9.91 ± 0.86  | 4.49 ± 0.82   | 0.17 ± 0.06               |            | 1.47 ± 0.33  |

**Tabla 2.** ANOVA. Efecto de las "Islas" (factor fijo), "Bandas" (factor fijo y ortogonal al anterior), "Localidades" (aleatorio y anidado en la interacción "I x B") y "Sitios" (aleatorio y anidado en la interacción "Lo (I x B)") en las abundancias medias de los moluscos gasterópodos *Osilinus atrata* y *O. sauciatus*.

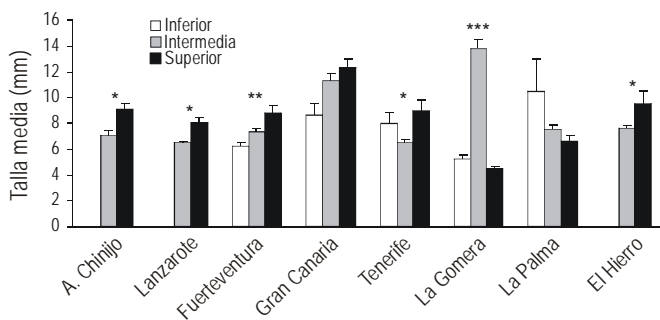
**Table 2.** ANOVA. Effect of "Islands" (fixed factor), "Bands" (fixed factor and orthogonal to the previous one), "Localities" (random and nested in the "I x B" interaction) and "Sites" (random and nested in the "Lo (I x B)" interaction) on the mean abundance of the gastropod molluscs *Osilinus atrata* and *O. sauciatus*.

| Fuente de variación | g.l. | <i>Osilinus atrata</i> |           | <i>Osilinus sauciatus</i> |           |
|---------------------|------|------------------------|-----------|---------------------------|-----------|
|                     |      | MS                     | F         | MS                        | F         |
| Isla = I            | 7    | 425.55                 | 13.77**   | 20.44                     | 3.85*     |
| Banda = B           | 2    | 382.71                 | 12.38**   | 9.38                      | 1.77 (ns) |
| Lo (I x B) = L      | 48   | 30.91                  | 0.27 (ns) | 5.31                      | 0.75 (ns) |
| Si (I x B x L)      | 144  | 116.44                 | 9.29**    | 7.06                      | 6.53**    |
| I x B               | 14   | 142.85                 | 4.62**    | 6.45                      | 1.22 (ns) |
| Residual            | 1944 | 12.53                  |           | 1.22                      |           |

ns: no significativo, \*  $P < 0.01$ , \*\*  $P < 0.001$ .

dentro de cada una de estas islas. Además, *O. atrata* mostró una importante variabilidad espacial a pequeña escala, con diferencias significativas entre sitios ( $F_{(I \times B \times L)} = 9.29$ ,  $P < 0.001$ ; tabla 2).

La talla media de *O. atrata* para el Archipiélago Canario fue de  $6.88 \pm 0.07$  mm (media  $\pm$  EE), mientras que su talla máxima fue de 30 mm. Los intervalos de confianza obtenidos mostraron las siguientes diferencias y similitudes para las tallas medias: La Gomera  $\approx$  El Hierro  $<$  Lanzarote  $\approx$  Tenerife  $\approx$  La Palma  $\approx$  Fuerteventura  $\approx$  A. Chinijo  $<$  Gran Canaria. Por otro lado, en cuatro de las islas (A. Chinijo, Lanzarote, Tenerife y El Hierro) la talla media fue mayor en la banda intermareal superior (fig. 2). Igualmente sucedió en Fuerteventura, pero en ella la banda superior no se diferenció de la banda intermedia. La Gomera presentó su mayor talla media en la banda intermedia, mientras que Gran Canaria y La Palma no presentaron diferencias de tallas entre bandas (fig. 2). El diagrama de frecuencias de tallas presenta una clara asimetría positiva (fig. 3), mostrando una cola prolongada en donde se sitúan los individuos de mayor talla, que son los menos abundantes.

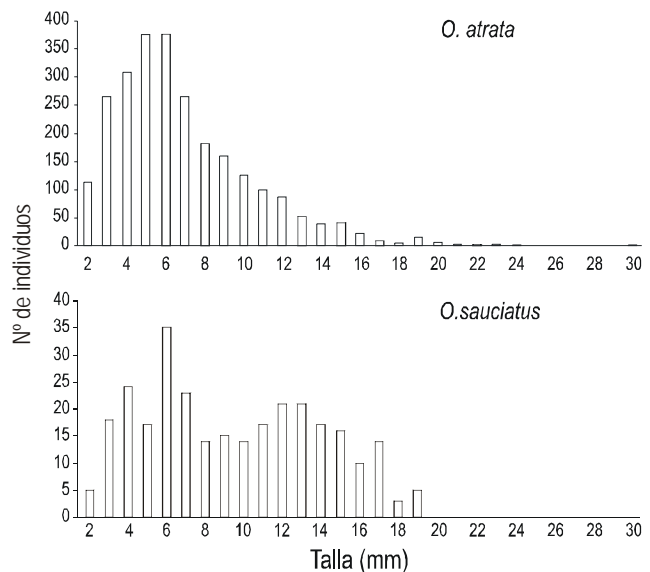


**Figura 2.** Talla media (mm  $\pm$  EE) de *Osilinus atrata* para las bandas intermareales de cada isla. Diferencias de talla media entre bandas (IC 95%): media-superior\*, inferior-superior\*\*, inferior-media-superior\*\*\*.

**Figure 2.** Mean size (mm  $\pm$  SE) of *Osilinus atrata* for the intertidal bands at each island. Differences in mean size between bands (95% confidence interval): middle-high\*, low-high\*\* and low-middle-high\*\*\*.

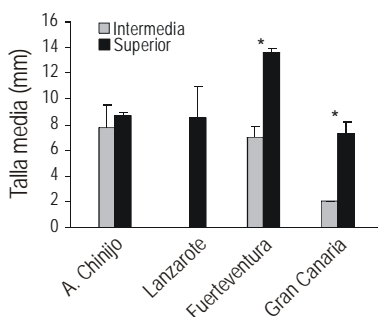
Differences were not found between La Gomera and El Hierro, except among the bands, the low one being different to the middle and high bands at both islands. The Chinijo Archipelago, Fuerteventura, Gran Canaria, Tenerife and La Palma did not show significant differences among themselves or among the bands at each one of these islands. *Osilinus atrata* showed important small-scale spatial variability, with significant differences among sites ( $F_{(I \times B \times L)} = 9.29$ ,  $P < 0.001$ ; table 2).

The mean size of *O. atrata* for the Canary Archipelago was  $6.88 \pm 0.07$  mm (mean  $\pm$  SE) and the maximum size was 30 mm. The confidence intervals obtained showed the following differences and similarities for the mean sizes:



**Figura 3.** Diagrama de frecuencias de tallas para las especies *Osilinus atrata* ( $n = 2556$ ) y *O. sauciatus* ( $n = 289$ ) a lo largo del Archipiélago Canario.

**Figure 3.** Size frequency diagram for *Osilinus atrata* ( $n = 2556$ ) and *O. sauciatus* ( $n = 289$ ) throughout the Canary Archipelago.



**Figura 4.** Talla media (mm  $\pm$  EE) de *Osilinus sauciatus* para las bandas e islas en las que fue hallada. Los IC (95%) mostraron diferencias entre las bandas media-superior\* de las islas de Fuerteventura y Gran Canaria.

**Figure 4.** Mean size (mm  $\pm$  SE) of *Osilinus sauciatus* for the intertidal bands and islands where it was found. The confidence intervals (95%) showed differences between the middle-high\* bands of the islands of Fuerteventura and Gran Canaria.

### *Osilinus sauciatus*

Esta especie fue menos abundante, habiéndose censando un total de 289 individuos, con un valor medio de abundancia para el conjunto del archipiélago de  $0.55 \pm 0.11$  ind  $m^{-2}$  (media  $\pm$  EE). Únicamente se encontró en las islas orientales (A. Chinijo, Lanzarote, Fuerteventura y Gran Canaria), en donde alcanzó valores máximos en la banda superior del A. Chinijo ( $13.73 \pm 4.86$  ind  $m^{-2}$ , El Corral) (tabla 1). Se detectaron diferencias significativas entre islas ( $F_{(1)} = 3.85$ ,  $P < 0.01$ ; tabla 2), siendo el A. Chinijo la isla con mayor abundancia y diferente al resto, las cuales no difirieron significativamente entre sí (prueba SNK,  $P > 0.01$ ). No se hallaron diferencias significativas entre bandas ( $F_{(1 \times B \times L)} = 1.77$ ; tabla 2); aun así, la distribución de *O. sauciatus* varió enormemente entre la banda inferior (no se encontró ningún individuo) y la banda superior, donde se hallaron el 91.35% del total de individuos censados (tabla 1). Se detectó, al igual que ocurrió con *O. atrata*, una fuerte variabilidad a pequeña escala; es decir, diferencias entre sitios separados por decenas de metros ( $F_{(1 \times B \times L)} = 6.53$ ,  $P < 0.001$ ; tabla 2).

Esta especie presentó una talla media superior a la de *O. atrata* para todo el estudio de  $9.72 \pm 0.25$  mm (media  $\pm$  EE), pero una menor talla máxima (20 mm). Fuerteventura presentó una talla media superior que el A. Chinijo y Gran Canaria. A su vez, en Fuerteventura y Gran Canaria la mayor talla media se halló en la banda superior (fig. 4). Debido al escaso número de individuos registrados en Lanzarote, lo que supone intervalos de confianza demasiado amplios, no se encontraron diferencias entre bandas. Además, esta especie presentó una distribución de frecuencias de tallas distinta a la anterior (*O. atrata*), mostrando una población estructurada en torno a dos clases de tallas (= 2 modas, fig. 3). La primera moda se sitúa entre 5 y 6 mm, al igual que ocurría con *O. atrata*, y la segunda moda se aprecia sobre 12 mm (fig. 3).

La Gomera  $\approx$  El Hierro  $<$  Lanzarote  $\approx$  Tenerife  $\approx$  La Palma  $\approx$  Fuerteventura  $\approx$  Chinijo Archipiélago  $<$  Gran Canaria. At four of the islands (Chinijo, Lanzarote, Tenerife and El Hierro), the mean size was greater in the high band (fig. 2). This also occurred at Fuerteventura, but here, the high and middle bands were not distinguished. At La Gomera the highest mean size occurred in the middle band, whereas Gran Canaria and La Palma did not present size differences among bands (fig. 2). The size frequency diagram clearly indicates a positive asymmetry (fig. 3), showing an extended tail where the larger, and least abundant, individuals are situated.

### *Osilinus sauciatus*

This species was less abundant and it was only found on the eastern islands (Chinijo Archipiélago, Lanzarote, Fuerteventura and Gran Canaria). A total of 289 individuals were counted and the mean abundance for the entire archipelago was  $0.55 \pm 0.11$  ind  $m^{-2}$  (mean  $\pm$  SE). Maximum values were recorded in the high band of the Chinijo Archipiélago ( $13.73 \pm 4.86$  ind  $m^{-2}$  at El Corral) (table 1). Significant differences were detected among islands ( $F_{(1)} = 3.85$ ,  $P < 0.01$ ; table 2), the Chinijo Archipiélago showing greater abundance and differences than the rest, which did not differ significantly amongst themselves (SNK test,  $P > 0.01$ ). Significant differences were not found between bands ( $F_{(1 \times B \times L)} = 1.77$ ; table 2), but the distribution of *O. sauciatus* varied considerably between the low band, where no individuals were found, and the high band, where 91.35% of the total of individuals counted occurred (table 1). Similar to *O. atrata*, strong small-scale variability was observed; that is, differences among sites separated by tens of meters ( $F_{(1 \times B \times L)} = 6.53$ ,  $P < 0.001$ ; table 2).

The mean size of this species for the entire survey was  $9.72 \pm 0.25$  mm (mean  $\pm$  SE), greater than that of *O. atrata*, but the maximum size of 20 mm was smaller. Fuerteventura had a greater mean size than the Chinijo Archipiélago and Gran Canaria. The greatest mean size was recorded in the high band at both Fuerteventura and Gran Canaria (fig. 4). Owing to the small number of individuals recorded at Lanzarote, suggesting extremely wide confidence intervals, differences were not found among the bands. The size frequency distribution of *O. sauciatus* was different than that of *O. atrata*, showing a population structured around two size classes (= two modes, fig. 3). The first mode is situated between 5 and 6 mm (as occurred with *O. atrata*) and the second around 12 mm (fig. 3).

### Discussion

This study detected differences in the patterns of distribution, abundance and size structure of the two gastropod molluscs of the genus *Osilinus* found in the rocky intertidal zone of the Canary Islands. These differences are more evident on a small scale (sites separated by tens of meters) and in the intertidal bands (vertical variability, *sensu* Benedetti-Cecchi, 2001), than on a large scale (horizontal variability: differences

## Discusión

Nuestro estudio detectó diferencias en los patrones de distribución, abundancia y estructura de tallas de las dos especies de gasterópodos del género *Osilinus* presentes en el medio intermareal rocoso de las Islas Canarias. Estas diferencias son más patentes a escalas pequeñas (sitios separados por decenas de metros) y entre bandas (variabilidad vertical, *sensu* Benedetti-Cecchi, 2001), que a escalas mayores (variabilidad horizontal a gran escala: diferencias entre islas y localidades dentro de cada isla). Consecuentemente, nuestras observaciones revelaron una importante variabilidad espacial, tal y como registraron Menconi *et al.* (1999) para la especie *Osilinus turbinatus* en el Mediterráneo y Underwood y Chapman (1996), Benedetti-Cecchi (2001) y Navarro *et al.* (2005) para otras especies de invertebrados gasterópodos del intermareal rocoso de costas de mares templados. Para explicar estos cambios espaciales hay que entender el efecto de multitud de procesos y factores que afectan a los organismos presentes en el medio intermareal (Thompson *et al.*, 2002).

Los resultados hallados muestran que *O. atrata* fue más abundante a lo largo del intermareal rocoso del Archipiélago Canario que *O. sauciatus*, tal y como Núñez (1995) observó en la isla de Fuerteventura. Esta especie presentó mayor abundancia en la banda intermedia, mientras que *O. sauciatus* se centró mayoritariamente en la banda superior, si bien para esta última especie no encontramos diferencias significativas. Respecto a la talla, *O. sauciatus* fue mayor que *O. atrata*, aunque ambas especies mostraron una tendencia hacia tallas mayores en la banda superior. Estas diferencias encontradas en el patrón vertical podrían explicarse en base a la arquitectura del hábitat, la orientación del sustrato, incidencia del oleaje, etc., que influyen sobre la distribución de organismos intermareales forzando una importante variabilidad a esta escala espacial (Dayton, 1971; Todgham *et al.*, 1997; Menconi *et al.*, 1999; Chapman, 2000; Benedetti-Cecchi, 2001; Rilov *et al.*, 2005). En el caso particular del efecto del oleaje, se sabe que los gasterópodos intermareales de zonas expuestas tienen conchas más delgadas y lisas con amplias aberturas (mayor anchura) que los presentes en zonas protegidas (Boulding, 1990). En nuestro caso, esto coincide con las morfologías diferenciadas de ambas especies de burgados, lo que unido a sus distribuciones en las diferentes bandas y tallas obtenidas, podrían reflejar el efecto del oleaje a lo largo del eje vertical. *Osilinus atrata*, debido a su menor talla, podría refugiarse en grietas y huecos y ser menos vulnerable al desalojo por el oleaje. A su vez, y gracias a su mayor abertura oral, dispone de un mayor pie con el que se adherirse al sustrato. Por otro lado, *O. sauciatus*, de mayor altura, se vería más afectado por el oleaje, dificultándole su introducción en grietas. Esta morfología le permitiría, sin embargo, retener más agua evitando la pérdida con su menor abertura y soportando así mejor la desecación durante los largos periodos de emersión (Bertness, 1999).

Se han observado diferencias importantes en el ámbito regional (diferencias entre islas), como es la distribución

between island and localities at each island). Our observations have therefore revealed important spatial variability, similar to that reported by Menconi *et al.* (1999) for *Osilinus turbinatus* in the Mediterranean and by Underwood and Chapman (1996), Benedetti-Cecchi (2001) and Navarro *et al.* (2005) for other species of gastropods in the rocky intertidal zone of temperate seas. To explain these spatial changes it is necessary to understand the effect of numerous processes and factors on the organisms inhabiting intertidal environments (Thompson *et al.*, 2002).

The results obtained show that of the two species, *O. atrata* was more abundant along the rocky intertidal zone of the Canary Archipelago, similar to that observed by Núñez (1995) at Fuerteventura. This species was more abundant in the middle intertidal band, while *O. sauciatus* primarily occurred in the high band, even though significant differences were not found for the latter. The mean size recorded for *O. sauciatus* was greater than that for *O. atrata*, though both species tended towards larger sizes in the high band. The differences observed in the vertical pattern can be explained based on the habitat's architecture, orientation of the substrate, wave action, etc., which influence the distribution of intertidal organisms, generating significant variability at this spatial scale (Dayton, 1971; Todgham *et al.*, 1997; Menconi *et al.*, 1999; Chapman, 2000; Benedetti-Cecchi, 2001; Rilov *et al.*, 2005). In the particular case of wave action, intertidal gastropods from exposed areas are known to have thinner and smoother shells with wide apertures (greater width) than those from sheltered areas (Boulding, 1990). The different morphologies of the two species studied herein, together with the different distribution in the bands and sizes obtained, could reflect the effect of wave action along the vertical axis. *Osilinus atrata*, because of its smaller size, can find refuge in cracks and crevices and is thus less vulnerable to wave action. Likewise, because of its greater aperture, it has a larger foot with which to adhere to the substrate. On the other hand, *O. sauciatus* is more affected by wave action because its greater height hinders its entry into crevices. This morphology, however, allows it to retain more water, preventing loss because of its smaller aperture, and it is thus able to better withstand desiccation during the long periods of emersion (Bertness, 1999).

Significant differences were observed among islands, similar to the restricted distribution reported by Pérez-Sánchez and Moreno (1991) and Núñez (1995) for *O. sauciatus* at the eastern islands. The species presented maximum abundances in the Chinijo Archipelago (*O. sauciatus*) and Lanzarote (*O. atrata*), the easternmost islands. Two potential factors that could explain this difference in the distribution and abundance of the *Osilinus* species are the greater productivity of the waters around the eastern islands (Llinás *et al.*, 1994; Davenport *et al.*, 2002), allowing increased availability of food and nutrients (*sensu* Menge, 2000), and the greater antiquity of the eastern islands relative to the western ones (Afonso, 1988). The presence of more extensive intertidal shelves along the eastern islands (as observed) favours the dissipation of wave energy



restringida de *O. sauciatus* en las islas orientales citada previamente por Pérez-Sánchez y Moreno (1991) y Núñez (1995). Además, ambas especies presentaron sus máximas abundancias en las islas más orientales del A. Chinijo (*O. sauciatus*) y Lanzarote (*O. atrata*). Como factores potenciales que podrían explicar esta diferencia en distribución y abundancia de las especies de *Osilinus* podríamos citar (1) la superior productividad de las aguas de las islas orientales (Llinás *et al.*, 1994; Davenport *et al.*, 2002), que permitiría un aumento de la disponibilidad de alimento y recursos nutritivos (*sensu* Menge, 2000), y (2) la mayor antigüedad de las islas orientales respecto a las occidentales (Afonso, 1988). La presencia de plataformas intermareales más extensas en las islas orientales (tal y como apreciamos) favorecería la disipación de la energía del oleaje y un mayor espacio para el asentamiento de larvas y desarrollo de ambas especies.

Finalmente, y respecto a la estructura demográfica, se observan modelos dispares para ambas especies. Así, *O. atrata* presenta un claro desplazamiento de la curva hacia las tallas de menor tamaño. Considerando que las especies de *Osilinus* han sido consumidas desde la antigüedad (Batista, 2001) hasta la actualidad (Aguilera *et al.*, 1994; Núñez, 1995), que en la mayoría de las islas los individuos de mayor talla se sitúan en la banda superior (más accesible al marisqueo) y, observando lo que sucede con otras especies de gasterópodos intermareales de la zona (Navarro *et al.*, 2005), detectamos un considerable efecto de la recolección (marisqueo) sobre la estructura poblacional de *O. atrata*. Este efecto no es observable en *O. sauciatus* debido, suponemos, a su menor abundancia y distribución más restringida en el Archipiélago Canario.

## Agradecimientos

Este estudio se realizó dentro del proyecto “Canarias, por una Costa Viva” del Ministerio de Medio Ambiente (Secretaría General de Costas) y la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria (<http://www.canariaporunacostaviva.org>). Los autores agradecen la participación de todos los colaboradores y voluntarios que han intervenido en las campañas de investigación. También queremos agradecer a los dos revisores anónimos de la revista por sus contribuciones para la mejora del presente artículo.

## Referencias

- Afonso, L. (ed.) (1988). Geografía de Canarias. Interinsular, Santa Cruz de Tenerife.
- Aguilera, F., Brito, A., Castilla, C., Díaz, A., Rodríguez, A., Sabaté, F. y Sánchez, J. (1994). Canarias: Economía, Ecología y Medio Ambiente. Francisco Lemus Editor, Islas Canarias, 361 pp.
- Batista, C. (2001). El marisqueo en la prehistoria de Gran Canaria. Vector Plus, 18: 67–76.
- Benedetti-Cecchi, L. (2001). Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. Mar. Ecol. Prog. Ser., 215: 79–92.
- Bertness, M.D. (1999). The Ecology of Atlantic Shorelines. Sinauer Associates, 417 pp.

and more space for larval settlement and the development of both species.

Finally, different models were obtained for the demographic structure of both species. *Osilinus atrata* shows a clear displacement from the curve to smaller sizes. Considering that *Osilinus* species have been consumed since antiquity (Batista, 2001) to date (Aguilera *et al.*, 1994; Núñez, 1995), that at most islands the larger-sized individuals occur in the upper intertidal band (more accessible for collecting), and what is happening to other species of intertidal gastropods in the region (Navarro *et al.*, 2005), we detect a considerable effect of collection on the population structure of *O. atrata*. This effect is not observable for *O. sauciatus* probably because of its lower abundance and more restricted distribution in the Canary Archipelago.

## Acknowledgements

This study forms part of the project “Canarias, por una Costa Viva” (<http://www.canariaporunacostaviva.org>) of the Ministry for Environment and University of Las Palmas de Gran Canaria. The authors thank all those who collaborated in the surveys and the two anonymous reviewers whose comments helped to improve the article.

English translation by Christine Harris.

- Boulding, E.G. (1990). Are the opposing selection pressures on exposed and protected shores sufficient to maintain genetic differentiation between gastropod populations with high intermigration rates? Hydrobiologia, 193: 41–52.
- Chapman, M.G. (2000). A comparative study of differences among species and patches of habitat on movements of three species of intertidal gastropods. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 244: 181–201.
- Davenport, R., Never, S., Helmke, P., Pérez-Moreno, J. and Llinás, O. (2002). Primary productivity in the northern Canary Islands region as inferred from Seawifs imagery. Deep-Sea Res. II, 49: 3481–3496.
- Dayton, P.K. (1971). Competition, disturbance and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. Ecol. Monogr., 41: 351–389.
- Hawkins, S.J., Corte-Real, H.B.S.M., Pannacciulli, F.G., Weber, L.C. and Bishop, J.D.D. (2000). Thoughts on the ecology and evolution of the intertidal biota of the Azores and other Atlantic islands. Hydrobiologia, 440: 3–17.
- Harley, C. and Helmuth, B. (2003). Local- and regional-scale effects of wave exposure, thermal stress and absolute versus effective shore level on patterns of intertidal zonation. Limnol. Oceanogr., 48: 1498–1508.
- Kingsford, M. and Battershill, C. (1998). Studying Marine Temperate Environments: A Handbook for Ecologists. Canterbury Univ. Press, Christchurch, New Zealand, 335 pp.
- Llinás, O., Rueda, M.J. y Pérez-Martell, E. (1994). Características termohalinas y nutrientes en aguas de las plataformas insulares canarias a finales de primavera. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 10(2): 177–189.
- Menconi, M., Benedetti-Cecchi, L. and Cinelli, F. (1999). Spatial and temporal variability in the distribution of algae and invertebrates on rocky shores in the northwest Mediterranean. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 233: 1–23.

- Menge, B.A. (2000). Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250: 257–289.
- Moro, L., Martín, J.L., Garrido, M.J. y Izquierdo, I. (eds). (2003). *Lista de Especies Marinas de Canarias (Algas, Hongos, Plantas y Animales)*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, 248 pp.
- Navarro, P.G., Ramírez, R., Tuya, F., Fernández-Gil, C., Sánchez-Jerez, P. and Haroun, R.J. (2005). Hierarchical analysis of spatial distribution patterns of patellid limpets in the Canary Islands. *J. Molluscan Stud.*, 71: 67–73.
- Núñez, J. (1995). *Estudio Ecológico del Mejillón y Otros Moluscos en la Isla de Fuerteventura*. Departamento de Biología, Universidad de La Laguna, 150 pp.
- Pérez-Sánchez, J.M. y Moreno, E. (1991). *Invertebrados Marinos de Canarias*. Cabildo Insular de Gran Canaria, 335 pp.
- Rilov, G., Gasith, A. and Benayahu, Y. (2005). Effect of disturbance on foraging: Whelk activity in wave-exposed rocky shores with minimal tidal range. *Mar. Biol.*, 147: 421–428.
- Stephenson, T.A. and Stephenson, A. (1949). The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *J. Ecol.*, 37: 289–305.
- Thompson, R.C., Crowe, T.P. and Hawkins, S.J. (2002). Rocky intertidal communities: Past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years. *Environ. Conserv.*, 29: 168–191.
- Todgham, A., Boulding, E. and Megill, W.M. (1997). Wave exposure effects on the density, habitat selection and size distribution of intertidal limpets species of the Pacific coast of British Columbia. In: W.M. Megill (ed.), *Annual Scientific Report of the Coastal Ecosystems Research Foundation*. 1997. <<http://cerf.bc.ca/pubs/asr97>>.
- Underwood, A.J. (1981). Techniques of análisis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 19: 513-60.
- Underwood, A.J. (1997). *Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Underwood, A.J. and Chapman, M.G. (1996). Scales of spatial patterns of distribution on intertidal invertebrates. *Oecologia*, 107: 212–224.