

**VARIACIÓN EN LA CONCHA DE *Siphonaria gigas* (Sowerby, 1825)
COMO RESPUESTA AL EFECTO DE LA INTENSIDAD DE LAS OLAS**

**SHELL VARIATIONS OF *Siphonaria gigas* (Sowerby, 1825)
IN RESPONSE TO THE EFFECT OF WAVE INTENSITY**

Alan Giraldo-López*
Carolina Gómez-Schouben

Departamento de Biología, Sección Biología Marina
Facultad de Ciencias, Universidad del Valle
A. A. 25360, Cali, Colombia

* E-mail: alan@biología.univalle.edu.co

Recibido en septiembre de 1998; aceptado en marzo de 1999

RESUMEN

Se realizó un muestreo factorial para determinar el efecto de la intensidad del oleaje sobre la longitud, la altura y el grosor de la concha del gasterópodo *Siphonaria gigas* (Sowerby, 1835). El principal objetivo fue distinguir el efecto entre distintas intensidades de oleaje sobre cada una de las características de la concha. El muestreo se llevó a cabo en una playa rocosa protegida y una expuesta de la Ensenada de Utría, sobre la costa Pacífica de Colombia. Se encontró que la intensidad de las olas es un factor determinante ($P < 0.001$) en la variación de la concha, causando conchas gruesas y menos altas en la costa rocosa expuesta.

Palabras clave: patelas, exposición al oleaje, costa rocosa intermareal, *Siphonaria*.

ABSTRACT

A factorial sampling was conducted to determine the effect of wave intensity on shell length, height and thickness of the limpet *Siphonaria gigas* (Sowerby, 1835). The main objective was to distinguish between different wave intensity effects on each shell feature. The sampling was carried out at a sheltered and exposed rocky shore at Utría Cove, on the Pacific coast of Colombia. Wave intensity was found to be a determining factor ($P < 0.001$) in shell changes, producing short, thick shells on the exposed rocky shore.

Key words: limpet; wave exposure, intertidal rocky shore, *Siphonaria*.

INTRODUCCIÓN

La playa rocosa es un ambiente frecuente en la zona norte de la costa Pacífica colombiana y debe su origen principalmente a la erosión de los acantilados por factores físicos y biológicos. Adicionalmente, la baja pendiente del sustrato y

INTRODUCTION

The rocky shore is a frequent environment along the northern Pacific coast of Colombia, the result of cliff erosion due to biological and physical factors. Furthermore, the low-slope substrate and the large tidal range in this zone provide a

el rango de altura mareal generan la presencia de una amplia costa rocosa intermareal. Los gasterópodos que viven en este hábitat se ven afectados por factores biológicos y ambientales, como desecación, calentamiento, acción del oleaje, predación, competencia y disponibilidad de alimento, que afectan primordialmente su abundancia, patrones de zonación y tamaño de la concha (Underwood, 1979; Branch, 1981; Garrity y Levings, 1982; Doering y Phillips, 1983; Lowell, 1984; Chen y Richardson, 1987; Cushman, 1989).

Kitching (1976) revisó las diferencias en la longitud de la concha de *Thais* sp. entre localidades de costa rocosa intermareal protegidas y expuestas al oleaje. Para esta especie, la forma de la concha cambió de corta y ancha en la costa expuesta a alta y angosta en la costa protegida. Kitching (1976) considera que el cambio en la forma de la concha es el resultado del efecto mecánico de la acción de las olas, permitiéndoles un mejor poder adhesivo. Al igual que Kitching, muchos autores han documentado el efecto de la intensidad de la ola sobre la variación en la concha de gasterópodos intermareales (Ino, 1935; Shotwell, 1950; Giesel, 1969; Balaparameswara y Ganapati, 1971; Kitching y Lockwood, 1974; Vermeij, 1973, 1978; Zipzer y Vermeij, 1978; Cantera *et al.*, 1979; Branch, 1981; Spight, 1982; Denny *et al.*, 1985; Dudley, 1985; Brown y Quinn, 1988; Giraldo *et al.*, 1992; Giraldo, 1995; Rugh, 1997). Sin embargo, las respuestas de cada una de las especies al enfrentar este factor físico han sido diferentes, por lo que es imposible hacer una generalización.

Los gasterópodos patelados son habitantes típicos de las costas rocosas y tienen una amplia distribución sobre la zona intermareal, por lo que las patelas deberán tener algunas características morfológicas que faciliten su supervivencia bajo condiciones ambientales extremas, como una constitución dura, bordes aserrados y una amplia longitud de abertura (Balaparameswara y Ganapati, 1971; Funke y Stuetzel, 1983). Los gasterópodos patelados intermareales proveen un excelente modelo para examinar el efecto del oleaje sobre las características morfométricas de

wide intertidal area. The snails that live in this habitat are affected by environmental and biological factors, such as desiccation, heating, wave action, predation, competition and food source, which affect their abundance, zonation patterns and shell size (Underwood, 1979; Branch, 1981; Garrity and Levings, 1982; Doering and Phillips, 1983; Lowell, 1984; Chen and Richardson, 1987; Cushman, 1989).

Kitching (1976) reviewed the differences in shell length of *Thais* sp. between sheltered and exposed intertidal rocky-shore localities. For this species, the shell form changed from short and broad on the open coast to tall and narrow on sheltered beaches. Kitching (1976) considered that the changes in shell-shape are the result of the mechanical effect of waves, allowing an improved holding power. Like Kitching, many other authors have extensively documented the effect of wave intensity on the shell variation of intertidal gastropods (Ino, 1935; Shotwell, 1950; Giesel, 1969; Balaparameswara and Ganapati, 1971; Kitching and Lockwood, 1974; Vermeij, 1973, 1978; Zipzer and Vermeij, 1978; Cantera *et al.*, 1979; Branch, 1981; Spight, 1982; Denny *et al.*, 1985; Dudley, 1985; Brown and Quinn, 1988; Giraldo *et al.*, 1992; Giraldo, 1995; Rugh, 1997). However, the response of each species to this physical factor has been different, so it is impossible to make generalizations.

The limpet gastropods are typical inhabitants of rocky shores and have a widespread distribution in the intertidal zone. Therefore, limpets must have some morphological characteristics that facilitate their survival under drastic environmental conditions, such as a hard constitution, rugged border and big shell length (Balaparameswara and Ganapati, 1971; Funke and Stuetzel, 1983). Intertidal limpets provide a good model for the study of wave-action effect upon shell morphometrics. They are easily found and measured. Moreover, the shell of *Siphonaria gigas* (Sowerby, 1835) is the largest shell of its genus (Keen, 1971) and it is an abundant species in the intertidal rocky shore of the northern Pacific coast of Colombia (Giraldo, 1995).

la concha; éstas son fáciles de localizar y medir. Además, la concha de *Siphonaria gigas* (Sowerby, 1835) es la más grande de su género (Keen, 1971) y es una especie abundante en la costa rocosa intermareal de la zona norte del litoral Pacífico colombiano (Giraldo, 1995).

Para distinguir los cambios en la forma de la concha en localidades expuestas y protegidas, se realizaron una serie de mediciones para determinar el efecto de la acción del oleaje sobre la forma de la concha de individuos de *S. gigas*. Estos individuos fueron obtenidos de toda la zona intermareal rocosa bajo ambas condiciones de oleaje.

ORGANISMO Y SITIO DE ESTUDIO

Siphonaria gigas es una patela común en la región intermareal de la zona norte de la costa Pacífica colombiana (Giraldo, 1995). Su distribución sobre la costa Pacífica americana se extiende desde México hasta el Perú (Lindner, 1983). Se conocen tres sinónimos, que son mencionados en Keen (1971): *Siphonaria angulata* (Gray, 1825), *S. costata* (Sowerby, 1835) y *S. characteristic* (Reeve, 1856). La coloración externa de la concha es gris oscuro, mientras que el interior es negro brillante. Fuertes líneas radiales (costillas) se encuentran sobre la superficie de la concha, desarrollando un borde ondulado (Keen, 1971). *Siphonaria gigas* es un gasterópodo herbívoro; se alimenta de microalgas que son raspadas con el diente radular de la superficie de las rocas. Cada individuo de esta especie tiene un lugar fijo de habitación (*home-scar*) desde el cual ramonea (Garrity and Levings, 1982; Lindner, 1983).

El presente estudio se realizó en el Parque Nacional Ensenada de Utría (6.05°N y 78.33°W), sobre la costa Pacífica colombiana (fig. 1). En esta ensenada fueron seleccionados una costa rocosa orientada hacia mar abierto (Cocalito) y un sitio protegido (Isla de Salomón) para realizar el muestreo. La condición ambiental a lo largo de la zona norte de la costa Pacífica colombiana es similar a la que describen Menge y Lubchenco (1981) para Panamá, con una estación seca que se

To distinguish the changes in shell shape at sheltered and exposed localities, a series of measurements were performed in order to determine the effect of wave action on the shell shape in individuals of *S. gigas*. They were obtained from the rocky intertidal zone under both wave conditions.

ORGANISM AND STUDY SITES

Siphonaria gigas is a common limpet in the intertidal region on the northern Pacific coast of Colombia (Giraldo, 1995). Its distribution along the American Pacific coast ranges from Mexico to Peru (Lindner, 1983). Three synonyms are known, mentioned in Keen (1971): *Siphonaria angulata* (Gray, 1825), *S. costata* (Sowerby, 1835) and *S. characteristic* (Reeve, 1856). The external coloration of the shell is dark gray, while the interior is shiny black. Strong radial marks (shell ribs) were observed on the shell surface and in the margin scalloped by the ribs (Keen, 1971). *Siphonaria gigas* is herbivorous and feeds on microalgae, which are scraped from the rock surface using a toothed radula. Each individual of this species has a permanent home-scar from which it forages (Garrity and Levings, 1982; Lindner, 1983).

This study was conducted at Utría Cove National Park (6.05°N and 78.33°W), on the Pacific coast of Colombia (fig 1). In this cove, one exposed outer coast (Cocalito) and one sheltered site (Salomón Island) were selected to carry out the sampling. The physical environment along the northern Pacific coast of Colombia is similar to the one described by Menge and Lubchenco (1981) for Panama, with a dry season extending from December to April and a wet season from May to November. The extreme tidal range at this site is 4.00 m.

MATERIALS AND METHODS

In order to evaluate shell differences in length, height and thickness at different wave intensity at Utría Cove, two localities were chosen

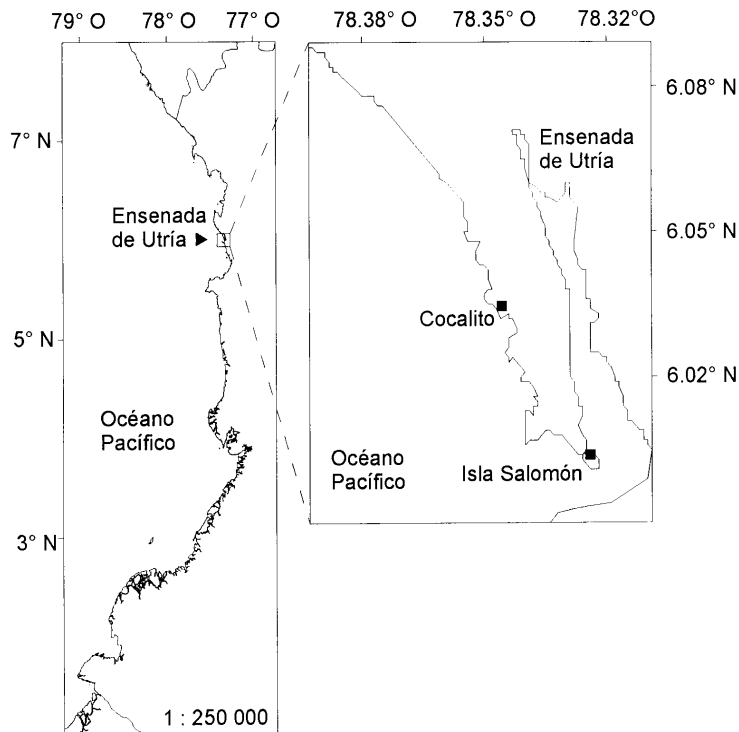


Figura 1. Sitio de estudio señalando la posición de las localidades de muestreo en la Ensenada de Utría, zona norte del litoral Pacífico colombiano.

Figure 1. Study area showing the position of the sampling localities in Utría Cove, northern portion of the Colombian Pacific coast.

extiende desde diciembre hasta abril y una estación húmeda que va de mayo a noviembre. El rango extremo mareal en este sitio es de 4.00 m.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para evaluar las diferencias en la longitud, altura y grosor de la concha a diferentes intensidades de oleaje, se seleccionó, en la Ensenada de Utría, una localidad expuesta directamente al embate de las olas (Cocalito) y una localidad protegida (Isla Salomón). Para probar la hipótesis de que la morfometría de la concha cambia con la intensidad del oleaje, se seleccionaron

and classified as exposed, closer to the ocean (Cocalito) and sheltered, closer to the shore (Salomón Island). To test the hypothesis that the limpet shell morphometry changes with wave intensity, three vertical transects were randomly chosen. They covered the entire vertical range of *S. gigas* within each area. The approximate tidal heights were determined by measuring the height above mean lower low water (MLLW) for several days and averaging the results. These transects, 1.0 m wide, were divided vertically into three intervals, establishing the low intertidal zone (less than 1.70 m above MLLW), middle intertidal zone (between 1.70 and 2.50 m above MLLW)

aleatoriamente tres transectos verticales; éstos cubrieron todo el rango de distribución de *S. gigas* en cada área. La altura intermareal aproximada fue establecida por mediciones hechas durante la marea baja, arriba del promedio de agua mínimo (MLLW), durante varios días y promediando los resultados. Estos transectos, de 1.0 m de ancho, fueron divididos verticalmente en tres intervalos de altura intermareal, definiendo la zona intermareal baja (por debajo de 1.70 m del MLLW), la zona intermareal media (entre 1.70 y 2.50 m del MLLW) y la zona intermareal alta (por arriba de 2.50 m del MLLW).

Durante marea baja, todos los individuos de *S. gigas* mayores que 20 mm fueron removidos de cada transecto con una lámina de acero inoxidable, para evitar daños en la concha durante la maniobra de obtención. Utilizando un calibrador vernier, se estimó la longitud mayor de abertura de la concha, la altura desde la base de la concha hasta el ápice y el grosor de la concha en la parte posterior, siendo reacomodado cada individuo en su lugar original. Se utilizó un análisis estadístico de varianza de dos vías (ANOVA) para determinar si el promedio de los valores morfométricos diferían en cada área. También se utilizó un análisis de regresión lineal (e.g., Edbling *et al.*, 1962) para determinar si el incremento en el tamaño de la concha (longitud de abertura, altura y grosor) estaba asociado con la intensidad de la ola y se presentan las líneas de regresión ajustadas. Todos los análisis estadísticos fueron desarrollados siguiendo los procedimientos presentes en Scheffler (1981), Ceballos (1982) y Zar (1996). Se utilizó el programa estadístico NCSS para los cálculos (Hintze, 1987).

RESULTADOS

En la Ensenada de Utría no se encontraron patelas arriba de 2.5 m del MLLW en ambas localidades. No se detectaron diferencias significativas en la longitud de abertura debido a la intensidad del oleaje (ANOVA, $P > 0.910$). Sin embargo, la altura de la concha presentó una

and high intertidal zone (more than 2.50 m above MLLW).

During low tides, all *S. gigas* limpets greater than 20 mm in length were removed from the rock surface zone in each transect with a stainless steel lamina, in order to avoid damages to the shell during the acquisition action. Maximum length, height from the shell base to the apex and back shell thickness were measured with a vernier calliper; all the individuals were returned to their original place. A two-way ANOVA was used to determine if the mean morphometric values differed in each area and the mean values were plotted. Also, a least-squares regression analysis (e.g., Edbling *et al.*, 1962) was used to determine if the increase in shell size (length, height and thickness) was associated with wave intensity and the fitted linear regression was plotted. The statistical analysis was carried out following the procedures reported by Scheffler (1981), Ceballos (1982) and Zar (1984). The NCSS statistical software (Hintze, 1987) was used.

RESULTS

At Utría Cove, no limpets over 2.5 m above MLLW were found in both localities. Limpet length size did not vary with wave intensity (ANOVA, $P > 0.910$). However, limpet height size varied suggestively (ANOVA, $P < 0.060$) and limpet thickness size varied significantly (ANOVA, $P < 0.001$) with wave intensity (table 1). Figure 2 shows the average shell length, height and thickness at the exposed and sheltered localities, with 95% confidence interval.

To accomplish the least-squares regression analysis, the shell length was taken as the independent variable and the other two parameters as the dependent variables (e.g., Edbling *et al.*, 1982). The association between shell length and height and shell length and thickness were significant at both localities (table 2); the shells at the exposed locality were shorter and thicker. Figure 3 presents the fitted regression lines for each association.

Tabla 1. Análisis de varianza (ANOVA) de la longitud de abertura, altura y grosor de la concha de *Siphonaria gigas* en una costa rocosa protegida y expuesta de la Ensenada de Utría. gl = grados de libertad, SC = suma de cuadrados, SCM = suma de cuadrados medios, F = estadístico, P = valor de probabilidad.

Table 1. Analysis of variance (ANOVA) of shell length, height and thickness for *Siphonaria gigas* from a sheltered and exposed rocky shore at Utría Cove. gl = degrees of freedom, SC = sum of squares, SCM = sum of mean squares, F = statistic, P = probability value.

Característica	Promedio		Error estándar		Fuente	gl	SC	SCM	F ₀	F _{0.05; 1, 80}	P
	Protegido	Expuesto	Protegido	Expuesto							
Abertura	37.26	37.07	1.45	1.22	Oleaje	1	0.75	0.75	0.01	3.96	0.9186
					Error	80	5722.09	71.53			
					Total	81	5722.85				
Altura	14.76	12.92	0.75	0.63	Oleaje	1	67.87	67.87	3.56	3.96	0.0630
					Error	80	1526.95	19.09			
					Total	81	1594.82				
Grosor	1.30	1.78	0.07	0.06	Oleaje	1	4.61	4.61	27.22	3.96	0.0001
					Error	80	13.54	0.17			
					Total	81	18.15				

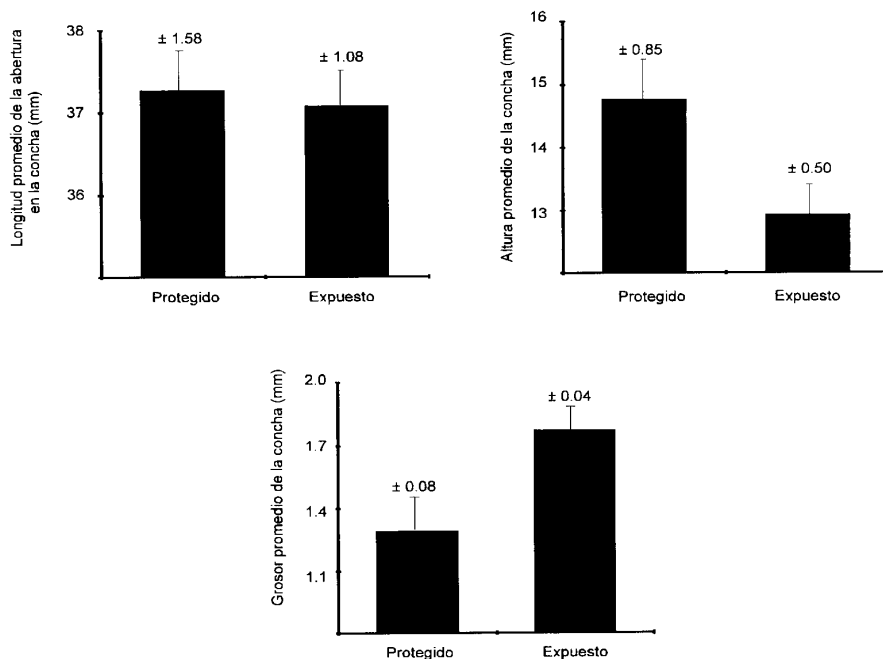


Figura 2. Valores promedio de la longitud de abertura, altura y grosor en la concha de *Siphonaria gigas* en una costa rocosa protegida y expuesta de la Ensenada de Utría.

Figure 2. Mean shell length, height and thickness of *Siphonaria gigas* from a sheltered and exposed rocky shore at Utría Cove.

variación estadísticamente sugerente (ANOVA, $P < 0.060$) y el grosor de la concha una variación estadísticamente significativa (ANOVA, $P < 0.001$), atribuible a la intensidad de las olas (tabla 1). La figura 2 muestra secuencialmente el promedio de la longitud de abertura, altura y grosor de la concha en la localidad expuesta y la protegida, con un intervalo de confianza del 95%.

Para realizar el análisis de regresión lineal, se seleccionó la longitud de abertura como variable independiente y los otros dos parámetros como las variables dependientes (e.g., Edbling *et al.*, 1962). La asociación entre la longitud de abertura y altura de la concha y la longitud de abertura y grosor de la concha fueron significativas en ambas

DISCUSSION

This study shows that changes in the shell size (height and thickness) of *S. gigas* are correlated with wave action. Previous studies on shell-size variation in other intertidal limpets have demonstrated that wave intensity has a strong effect on the morphological characteristics of the shell (Ino, 1935; Shotwell, 1950; Giesel, 1969; Branch, 1981; Giraldo *et al.*, 1992). Funke and Stuezel (1983) mentioned that intertidal gastropods generate some morphologic response in order to decrease the effect of drastic environmental conditions. At Utría Cove, there is no significant change in shell length of *S. gigas* with wave

Tabla 2. Análisis de regresión lineal entre la longitud de abertura vs altura de la concha y longitud de abertura vs grosor de la concha para *Siphonaria gigas* de una costa rocosa protegida y expuesta en la Ensenada de Utría. n = tamaño de la muestra, m = pendiente, b = intercepto, r = coeficiente de correlación, $\geq r \geq$ = intervalo de confianza para r , P = valor de probabilidad (nivel de significancia: $r > 0.80$ y $P < 0.05$).

Table 2. Linear regression of shell length vs shell height and shell length vs shell thickness for *Siphonaria gigas* from a sheltered and exposed rocky shore at Utría Cove. n = size of the sample, m = slope, b = intercept, r = correlation coefficient, $\geq r \geq$ = confidence interval for r , P = probability value (significance level: $r > 0.80$ and $P < 0.05$).

Variable independiente: Longitud de abertura Variable dependiente: Altura de la concha						
Intensidad de olas	n	m	b	r	$\geq r \geq$	$P <$
Protegido	34	0.496	-3.70	0.92	$0.96 \geq r \geq 0.89$	0.001
Expuesto	48	0.425	-2.85	0.86	$0.92 \geq r \geq 0.77$	0.001

Variable independiente: Longitud de abertura Variable dependiente: Grosor de la concha						
Intensidad de olas	n	m	b	r	$\geq r \geq$	$P <$
Protegido	34	0.037	-0.08	0.72	$0.85 \geq r \geq 0.51$	0.001
Expuesto	48	0.036	0.44	0.80	$0.89 \geq r \geq 0.67$	0.001

localidades (tabla 2), siendo las conchas en la localidad expuesta menos altas y más gruesas. En la figura 3 se presentan las líneas de regresión ajustadas para cada una de estas asociaciones.

DISCUSIÓN

En este estudio, se demuestra que cambios en el tamaño de la concha (altura y grosor) de *S. gigas* están correlacionados directamente con la intensidad de las olas. Estudios anteriores de variación en el tamaño de la concha en otras patelas han demostrado que la intensidad de las olas tienen un fuerte efecto sobre las características morfológicas de la concha. (Ino, 1935; Shotwell, 1950; Giesel, 1969; Branch, 1981; Giraldo 1994). Igualmente, Funke y Stuezel (1983) mencionan que los gasterópodos intermareales generan algún tipo de respuesta morfológica para disminuir el efecto de las condiciones ambientales extremas.

intensity; however, shell height increased suggestively at the sheltered locality and shell thickness increased significantly at the exposed locality (fig. 2).

Similar to what was established in this study, Hodbay (1995) reported that the shell length of *Lottia digitalis* did not change between exposed and sheltered sites; however, this author found that shell length increased with tidal height at exposed sites and attributed larger shell length at high levels to migration across the exposure gradient and lower desiccation risk. The response of shell length with tidal height in *S. gigas* is not the scope of this study, but could be the issue for future research. We believe that a large and flexible foot, typical of this species, will mean greater grab power, which reduces the risk of being dragged off by waves.

At the exposed area, where the shore is impacted directly by the waves, the blow force

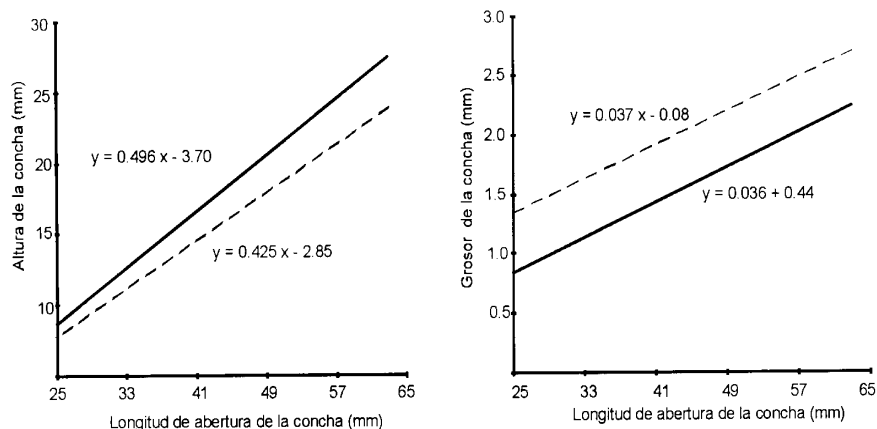


Figura 3. Regresión lineal ajustada entre la longitud de abertura vs altura de la concha y longitud de abertura vs grosor de la concha para *Siphonaria gigas* en la costa rocosa de la Ensenada de Utría. (–) Isla Salomón, (–) Cocalito.

Figure 3. Fitted linear regressions of shell length vs shell height and shell length vs thickness for *Siphonaria gigas* from a rocky shore of Utría Cove. (–) Salomón Island, (–) Cocalito.

En la Ensenada de Utría no hay un cambio significativo en la longitud de abertura de la concha en *S. gigas* con la intensidad de las olas; sin embargo, la altura de la concha incrementó sugerentemente en la localidad protegida y el grosor de la concha incrementó significativamente en la localidad expuesta (fig. 2).

Similar a lo establecido en este estudio, Hobday (1995) informó que la longitud de abertura en la concha de *Lottia digitalis* no cambió entre sitios expuestos y protegidos; sin embargo, encontró un incremento de esta característica morfológica en la zona intermareal alta de sitios expuestos y atribuyó esta variación a la migración a lo largo del gradiente de rocío y al bajo riesgo de desecación. La respuesta de la longitud de abertura con la variación en la altura intermareal para *S. gigas* no se encuentra dentro del objetivo de este estudio; sin embargo, puede ser tema para un próximo trabajo. Nosotros creemos que un pie largo y flexible, típico en esta especie, puede significar un gran poder de adhesión a la roca, lo cual disminuye el riesgo de ser arrastrados por las olas.

and a cyclic corrosive process due to erosion by solid particles affect the limpets' shells (Branch, 1984; Weihaupt, 1984). Furthermore, the drag effect by wave suction is greater than at the sheltered site (Garrity, 1984; Denny, 1989), therefore limpets with higher shells are less common at exposed sites. Also, according to patterns found in this study, we estimated that they will be thicker at exposed sites.

Branch (1984) reports that the shell shape determines the amount of resistance a gastropod provides to water movement. Taller shells obviously exert more frontal drag and thick shells obviously exert more protection to soft tissue inside. However, the variation of the shell height and thickness with wave action are typical for each species.

Brown and Quinn (1988) found that the shells of three species of intertidal gastropods, *Collisela digitalis*, *Collisela scabra* and *Nucella (Thais) emarginata* are, on average, smaller at exposed sites, and they suggest that wave action may play a role, limiting the time available for feeding and, therefore, the energy available for growth.

En la zona expuesta, donde la costa es impactada directamente por las olas, la fuerza del golpe y el proceso cíclico de corrosión debido a la erosión por las partículas sólidas afecta la concha de las patelas (Branch, 1984; Weihaupt, 1984). Además, el efecto de arrastre por la succión de la ola se incrementa (Garrity, 1984; Denny, 1989), por lo que patelas con conchas altas son poco comunes en la zona expuesta. Por otra parte, se estimó, de acuerdo con los patrones establecidos en este estudio, que las conchas son más gruesas en la zona expuesta.

Branch (1984) estableció que la forma de la concha determina la cantidad de resistencia que un gasterópodo puede hacer contra el movimiento del agua. Obviamente conchas altas presentarán una mayor área de arrastre frontal y conchas gruesas proporcionarán una mejor protección a los delicados tejidos internos y contra la predación. Sin embargo, la variación de la altura y el grosor de la concha debido a la acción de las olas son específicas para cada especie.

Brown y Quinn (1988) encontraron que la concha de tres especies de gasterópodos intermareales, *Collisela digitalis*, *Collisela scabra* y *Nucella (Thais) emarginata*, son en promedio más pequeñas en sitios expuestos, sugiriendo estos autores que la acción de las olas puede jugar un importante papel al limitar el tiempo disponible para alimentarse y, por consiguiente, la energía disponible para crecer. Similarmente, Vermeij (1973) reportó que mientras la altura relativa de la concha en zonas protegidas de *Acmaea postulata* es mayor que la de *A. jamaicensis* y *A. antillarum* en sitios expuestos, todavía sigue siendo significativamente menor que la altura de la concha de *A. leucopleura* de costas expuestas a las olas.

Para *S. gigas*, se estableció que a una misma longitud de abertura, individuos que habitan en costas expuestas tendrán una concha más gruesa y menos alta que los individuos que habitan en costas protegidas.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue realizada con financiamiento parcial por parte de la Vicerectoría de

Likewise Vermeij (1973) reported that while the relative shell height of sheltered-shore *Acmaea postulata* is greater than that of the more wave-exposed *A. jamaicensis* and *A. antillarum*, it is still significantly less higher than that of *A. leucopleura* on wave-exposed shores.

For *S. gigas*, it was established that at the same shell length, limpets inhabiting exposed sites had thicker and lower shells than the limpets at sheltered sites.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was partially financed by Valle University, Research Vice-rectory. F. Zapata clarified ours ideas and gave advice on the data analysis. J. Orejuela and G. Yuras made considerable improvements to the manuscript. The Colombian Ministry of the Environment, Administrative Unit of the National Park System, provided permits and accommodations at Utría Cove National Park. Three anonymous reviewers made suggestions that greatly improved the manuscript.

English translation by the authors.

Investigaciones, Universidad del Valle. F. Zapata clarificó nuestras ideas y proporcionó sugerencias para el análisis de los datos. J. Orejuela y G. Yuras hicieron considerables mejoramientos al manuscrito. La Unidad Administradora del Sistema Nacional de Parques, Ministerio Colombiano del Medio Ambiente, permitió la entrada y el alojamiento en el Parque Nacional Ensenada de Utría. Tres revisores anónimos hicieron sugerencias que mejoraron notablemente la calidad del trabajo.

REFERENCIAS

- Balaparameswara, M. and Ganapati, P.N. (1971). Ecological studies on a tropical limpet, *Cellana radiata*: structural variations in the shell in relation to distribution. Mar. Biol, 10: 236–243.
- Branch, G. (1981). The biology of limpets: Physical factors, energy flow and ecological interactions. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev., 19: 235–380.

- Branch, G. (1984). Limpets: Evolution and Adaptation. In: E.R. Thrueman and M.R. Clarke (eds.), *The Mollusca*. Vol. 10. Evolution. Academic Press, pp. 187–220.
- Brown, M.K. and Quinn, J.F. (1988). The effect of wave action on growth in three species of intertidal gastropods. *Oecologia*, 75: 420–425.
- Cantera, R., Rubio, E.A., Borrero, F.I., Contreras, R., Zapata, F. y Buttkus, E. (1979). Taxonomía y distribución de los moluscos litorales en la Isla de Gorgona. En: *Isla Gorgona*. Futura Grupo Ed., Bogotá, Colombia, pp.142–167.
- Ceballos, R.A. (1982). *Estadística Descriptiva: Un Enfoque Didáctico*. Ed. Universitarias, Univ. de San Buenaventura, Cali, Colombia, 167 pp.
- Chen, Y.S. and Richardson, A.M.M. (1987). Factors affecting the size structure of two populations of the intertidal periwinkle, *Nodilittorina unifasciata* (Gray 1839), in the Derwent River, Tasmania. *J. Moll. Stud.*, 53: 69–78.
- Cushman, J.H. (1989). Vertical size gradients and migratory patterns of two *Nerita* species in the northern Gulf of California. *Veliger*, 32: 147–151.
- Denny, M.W. (1989). A limpet shell shape that reduces drag: Laboratory demonstration of a hydrodynamic mechanism and an exploration of its effectiveness in nature. *J. Can. Zool.*, 67: 2098–2106.
- Denny, M.W., Daniel, T.L. and Kochl, M.A.R. (1985). Mechanical limits to size in wave swept organisms. *Ecol. Monogr.*, 55: 69–102.
- Doering, P.H. and Phillips, D.W. (1983). Maintenance of the shore-level size gradient in the marine snail *Tegula funebris* (A. Adams): Importance of behavioral responses to light and the sea star predation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 67: 159–173.
- Dudley, R. (1985). Fluid-dynamic drag of limpet shell. *Veliger*, 28: 6–13.
- Edbling, F.J., Sloang, J.F. and Davies, H.M. (1962). The ecology of long line. XII. The distribution and characteristics of *Patella* species. *J. Anim. Ecol.*, 31: 457–470.
- Funke, W. and Stuetzel, R. (1983). Limpets in the tidal zone: Environmental adaptations (13 Annual Meeting Bremen 1983). *Jahrestagung Bremen 1983, 1985, Verh. Ges. Oekol.*, 13: 593–604.
- Garity, D.S. (1984). Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropics rocky shore. *Ecology*, 65: 559–574.
- Garity, D.S. and Levings, S.C. (1982). Homing to scars as a defense against predators in pulmonate limpet *Siphonaria gigas*. *Mar. Biol.*, 72: 319–324.
- Giesel, J.T. (1969). Patterns influencing the growth and relative growth of *Acmaea digitalis*, a limpet. *Ecology*, 50: 1086–1087.
- Giraldo, A. (1994). Variaciones morfológicas en la concha de *Siphonaria maura* Sowerby, 1835 (Basommatophora: Siphonariidae) en la Bahía de Málaga, Pacífico colombiano. *Rev. Inv. Cient. Ser. Cien. Mar. UABCS (No. Esp. COLACMAR 1)*, 5: 17–22.
- Giraldo, A. (1995). Variaciones morfológicas de algunas especies de gasterópodos patelados en tres localidades del Pacífico colombiano. Tesis de grado, Universidad del Valle, Cali, Colombia, 193 pp.
- Giraldo, A., Gómez, C. y Zapata, F. (1992). Variaciones morfológicas de algunos gasterópodos en playas rocosas de alta y baja energía en Bahía de Málaga. Congreso Centroamericano y del Caribe de Ciencias del Mar. Tomo II. Comisión Colombiana de Oceanografía, Santa Marta, Colombia, 600 pp.
- Hintze, J. (1987). *Number Cruncher Statistical System*. Version 5.0 2/87. Manual. Kaysville, Utah, 304 pp.
- Hobday, A. (1995). Body-size variation exhibited by an intertidal limpet: Influence of wave exposure, tidal height and migratory behavior. *J. Exp. Mar. Biol.*, 189: 29–45.
- Ino, T. (1935). Shell variations of *Cellana toreuma* (Reeve) in relation to the environments. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish*, 4: 31–36.
- Keen, A.M. (1971). *Seashells of Tropical West America*. 2nd ed. Stanford Univ. Press, Stanford, California, 1064 pp.
- Kitching, J.A. (1976). The distribution and changes in shell form of *Thais* sp. (Gastropod) near Bamfield, B.C. *J. Exp. Mar. Biol.*, 23: 109–126.
- Kitching, J.A. and Lockwood, J. (1974). Observations on shell form and its ecological significance in thaidis gastropods of the genus *Lepsiella* in New Zealand. *Mar. Biol.*, 28: 131–144.
- Lindner, G. (1983). *Moluscos y Caracoles de los Mares del Mundo*. 2da ed. Barcelona, 255 pp.
- Lowell, B.R. (1984). Desiccation of intertidal limpets: Effects of shell size, fit to substratum and shape. *J. Exp. Mar. Biol.*, 77: 197–207.
- Menge, B.A. and Lubchenco, J. (1981). Community organization in temperate and tropical rocky intertidal habitats: Prey refuges in relation to consumer pressure gradients. *Ecol. Mongr.*, 51: 429–450.

- Rugh, S.N. (1997). Differences in shell morphology between the sibling species *Littorina sculata* and *Littorina plena* (Gastropoda: Prosobranchia). *Veliger*, 40: 350–357.
- Scheffler, W. (1981). *Bioestadística*. Fondo Educativo Interamericano, México, DF, 267 pp.
- Shotwell, J.A. (1950). The vertical zonation of *Acmaea*, the limpet. *Ecology*, 31: 647–649.
- Spight, M.T. (1982). Risk, reward and the duration of feeding excursions by a marine snail. *Veliger*, 24: 251–258.
- Underwood, A.J. (1979). The ecology of the intertidal gastropods. *Adv. Mar. Biol.*, 16: 11–210.
- Vermeij, G.J. (1973). Morphological patterns in high intertidal gastropods: adaptative strategies and their limitations. *Mar. Biol.*, 20: 319–346.
- Vermeij, G.J. (1978). *Biogeography and adaptation, patterns of marine life*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 332 pp.
- Weihaupt, J. (1984). *Exploración de los Océanos: Introducción a la Oceanografía*. Com. Edit. Continental, México, DF, 640 pp.
- Zar, J.H. (1996). *Biostatistical Analysis*. 3rd ed. Prentice Hall, New Jersey, 692 pp.
- Zipzer, E. and Vermeij, G.J. (1978). Crushing behavior of tropical and temperate crabs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 31: 155–172.