



UNIVERSIDAD PERUANA
CAYETANO HEREDIA
ESCUELA DE POSGRADO

COMPOSICIÓN COMPARATIVA DE LA
MALACOFUNA LITORAL ENTRE EL
INTERGLACIAL MIS 5e Y EL ACTUAL:
IMPLICACIONES
PALEOCEANOGRÁFICAS EN LA COSTA
NORTE DEL PERÚ

TESIS PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR

BACH. ADELINA MAXIMINA CASTILLO

MORALES

LIMA-PERÚ

2018

Asesor

José Macharé Ordoñez

Doctor en Ciencias de la Tierra

Dedicatoria

A Luc Ortlieb.

Jurado evaluador

Dr. Matthieu Carré (Presidente)

Dra. Diana Ochoa (Vocal)

M.SC. Ernesto Fernandez Johnston (Secretario)

AGRADECIMIENTOS

La presente tesis fue ejecutada gracias al fondo de financiamiento de la beca para estudios de post-grado otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONCYTEC) del Ministerio de Educación del Perú en el marco de la Cátedra CONCYTEC en Ciencias del Mar. Así mismo a la Universidad Peruana Cayetano Heredia por las facilidades brindadas.

Un especial agradecimiento para mis asesores y mentores, Luc Ortlieb quien propuso el tema de investigación de esta tesis y José Macharé quien tomó el reto de culminarla ante el deceso de Luc. Con el mismo sentir agradecer a Dimitri Gutierrez, coordinador de la maestría, por amortiguar y asistir cada desavenencia que se presentó durante el desarrollo de la tesis.

Agradecer a Rubén Guzmán y Aldo Indacochea por sus aportes respecto a la taxonomía de moluscos. A Marcelo Rivadeneira y Aldo Pacheco por asesorar la parte estadística de la investigación.

Gracias a Gery Herbozo y Katy Córdova por su aporte con la parte geográfica. A los compañeros con los que compartí este trayecto y docentes que compartieron más que conocimientos. Por supuesto, agradecer a la vida que muestra una vez que, cuando nada es seguro, todo es posible.

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN.....	3
2.1. Planteamiento del problema.....	3
2.2. Marco teórico.....	5
2.2.1. Geocronología del Cuaternario tardío.....	5
2.2.2. Geología y geomorfología de la costa norte del Perú.....	7
2.2.3. Marco geográfico y biogeográfico regional.....	11
2.2.4. Conocimiento actual de la malacofauna en la región Norte.....	14
2.2.5. Alcances sobre malacofauna subfósil del último Interglacial.....	15
2.3. Justificación.....	17
2.4. Objetivos.....	19
2.4.1. Objetivo general.....	19
2.4.2. Objetivos específicos.....	19
2.5. Hipótesis.....	20
3. METODOLOGÍA.....	20
3.1. Área de estudio.....	20
3.2. Establecimiento de sitios de muestreo.....	21
3.2.1. Sitios con malacofauna actual.....	23
3.2.2. Sitios con malacofauna atribuida al MIS 5e.....	24
3.3. Método de muestreo por sitio.....	26

3.4. Determinación taxonómica.....	27
4. ANÁLISIS DE DATOS.....	28
5. RESULTADOS.....	31
5.1. Comparación de la composición taxonómica de especies.....	31
5.2. Comparación de la composición estructural en base a especies.....	40
5.3. Comparación de la composición estructural en base a datos de abundancias de individuos por especie.....	42
6. DISCUSIÓN.....	45
7. CONCLUSIONES.....	55
8. REFERENCIAS.....	56
9. ANEXOS.....	63

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Curva de isótopo de oxígeno marino para los últimos 430 ka. Datos de: Lisiecki y Raymo (2005). Autor: Mark Ruddy (2017).....7
- Figura 2.** Diagrama que muestra cómo la cubierta sedimentaria de una terraza marina puede preservar los depósitos de los trectos de sistemas transgresivos (TST), subidas (HST) y caídas (FSST). Las flechas de la izquierda indican un levantamiento continuo, las flechas de la derecha indican la dirección y la amplitud de la variación del nivel del mar. A) Boceto que representa el tiempo de máximo inundación. B) Boceto que representa un tiempo durante la caída relativa del nivel del mar. C) Boceto que representa un tiempo durante la siguiente transgresión: una nueva plataforma de erosión se corta en una elevación más baja y los depósitos de la terraza más antigua se exponen a lo largo del acantilado. Tomado de Nalin et al. (2007).....8
- Figura 3.** Alturas de las terrazas marinas a lo largo del Arco de Talara. Números romanos: Marco geodinámico y secuencias de terrazas marinas en el Arco de Talara. Ecuador: I Costa Norte: Río Verde y Galera Point, II Costa central: Península de Manta y Isla de la Plata III Golfo de Guayaquil: Península de Santa Elena y Isla Puná. Perú: IV Cancas, V Mancora: Los Órganos, Lobitos, Talara, VI Península de Paita, VII Península de Illescas y Bahía de Bayovar. Tomado de Pedoja (2006).....10
- Figura 4.** Propuesta de bio-regionalización para el litoral norte y centro del Perú basada en el análisis cuantitativo de la estructura comunitaria del intermareal rocoso: a) unidad biogeográfica afín a la Provincia Panámica, b) unidad biogeográfica afín a la zona transicional, c) unidad biogeográfica afín a la Provincia Peruana. Modificación estacional de la temperatura frente a la costa norte A) otoño, B) invierno, C) primavera y D) verano. Modificado de Ibañez (2016).....12

Figura 5. Series de temperatura superficial del mar (TSM). A) Variación mensual de la TSM frente al puerto de Paita según la base de datos de ERSSTv3b (1854-2018), AVHRR (1981-2017) y OSTIA (2006-2017). B) Variación mensual de la TSM más detallada entre los años 1980-2017 para los tres modelos. C. Promediado multianual de TSM para los años 2006-2017, frente a Paita según base de datos de OSTIA. Elaborado por Daniel Quispe, IMARPE (2018).....14

Figura 6. Puntos de muestreo en la región norte del Perú. Extensión abarca entre los 3.7° y 5.8°S. Nombres de estaciones en letra color blanco: áreas de orilla de playa. Nombres en fondo negro: áreas de terrazas marinas. Elaborado por Gery Herbozo y Adelina Castillo.....22

Figura 7. Especies representativas en el interglacial actual a) *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819), b) *Bostrycapulus aculeatus* (Gmelin, 1791), c) *Crucibulum scutellatum* (Madera, 1828), d) *Stramonita biserialis* (Blainville, 1832), e) *Donax obesulus* (Reeve, 1854) y f) *Trachycardium procerum* (GB Sowerby I, 1833). Las fotos se encuentran a escala de 1cm a menos que señalen lo contrario.....33

Figura 8. Especies más registradas para el MIS 5e. a) *Polinices uber* (Valenciennes, 1832), b) *Conus fergusonii* (GB Sowerby II, 1873), c) *Argopecten ventricosus* (G.B. SowerbyII, 1842), d) *Americoliva polpasta* (Duclos, 1833), e) *Leptopecten tumbezensis* (d'Orbigny, 1846) y f) *Cyclinella subquadrata* (Hanley, 1845). Las fotos se encuentran a escala de 1cm a menos que señalen lo contrario.....34

Figura 9. Abundancia expresada en número de especies por familia. En barras de color negro: familias correspondientes al interglacial actual. En barras color gris: las familias atribuidas al interglacial MIS 5e.....35

Figura 10. Abundancia expresada en número de ejemplares por familia. En barras de color negro: familias correspondientes al interglacial actual. En barras color gris: las familias atribuidas al interglacial MIS 5e.....	36
Figura 11. Índice Chao 2 versus número de sitios muestreados (7 para el actual y 10 para MIS 5e). Los intervalos de confianza al 97.5% se muestran en líneas cortadas para cada periodo.....	37
Figura 12. Embudo de confianza (línea discontinua representa la media y la línea continua los intervalos de confianza al 95%. A) Índice de distinción taxonómica promedio (Delta+) y B) Variación de la distinción taxonómica (Lambda+).....	39
Figura 13. Gráfico nMDS por sitios para la composición de la estructura basado en presencia/ ausencia de especies. Cada periodo está representado en código de color (mostaza: MIS 5e, celeste: Actual). Los sitios más cercanos entre sí expresan una mayor similitud entre ellos. Latitudes de cada sitio se incluyen como referencia.....	42
Figura 14. Gráfico nMDS por sitios para la composición de la estructura basado en datos de abundancia de individuos. Cada periodo está representado en código de color (mostaza: MIS 5e, celeste: Actual). Los sitios más cercanos entre sí expresan una mayor similitud entre ellos. Latitudes de cada sitio se incluyen como referencia.....	44
Figura 15. Resumen de las principales particularidades en la distribución de especies entre el Actual y el MIS 5e en relación a las condiciones paleoceanográficas de la región norte.....	52

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Datos referenciales de los sitios de colecta.....	27
Tabla 2. Composición comparativa por clase y nivel taxonómico para el interglacial actual y el MIS 5e.....	32
Tabla 3. Similitud de Jaccard en escala de 0 a 100, entre sitios para ambos periodos...	41
Tabla 4. Similitud de Bray Curtis entre sitios en escala de 0 a 100 para ambos periodos.	

RESUMEN

En general, se considera que el último interglacial (~128 000 ka) presentó características comparables al periodo actual en términos de temperatura, aunque se mantienen posiciones distintas en las diferentes regiones del mundo. En la costa Norte del Perú, estudios ulteriores sugieren condiciones tan o más cálidas que las actuales para la región con mínimas excepciones a nivel local. En ese contexto, se planteó determinar diferencias o semejanzas en las condiciones paleo-oceanográficas (y en particular las paleo-temperaturas del mar) a partir del estudio comparativo de la composición de moluscos litorales del último máximo interglacial (MIS 5e) respecto del actual. Se realizó un muestreo superficial de 17 sitios, 10 en terrazas marinas atribuidas a este periodo y 7 en sitios actuales ubicados entre el distrito de Canoas de Punta Sal, Tumbes (~3.7°S) y Sechura, Piura (~5.8°S). Se consideró además características geológicas, estado de conservación de las conchas y la mayor representatividad cualitativa de especies por sitio. El material fue procesado e identificado taxonómicamente, a partir del cual se generó una lista con el número total de individuos registrado por especie. El análisis comparativo general entre periodos basado en la distribución de especies en provincias biogeográficas, exhibe un solapamiento de especies que se consideran actualmente están limitadas a la provincia Peruana tales como *Prisogaster niger*, *Thaisella chocolate* y *Choromytilus chorus*, con especies endémicas de manglar tales como *Anadara tuberculosa*, *Melongena patula*, *Cancellaria solida*, *Pusula solandri* y *Cassostrea columbiensis* y especies propias de la provincia Panameña como *Chione tumens*, *Nodipecten subdonosus*, *Hybolophus gibbosus* y *Arca pacifica* para el último interglacial. Si bien lo obtenido sugiere condiciones cálidas y hasta tropicales para esta región, amplios periodos de condiciones frías parecen haber predominado en las

temperaturas promedio del último interglacial. Variaciones en el sistema de corrientes oceánicas distinta a la actual podría responder al comportamiento que exhiben las especies encontradas.

Palabras clave: moluscos, paleoceanografía, MIS5e, terrazas marinas.

ABSTRACT

In general, it is considered that the last interglacial (~ 128,000 ka) presented characteristics comparable to the current period in terms of temperature, although different positions are maintained in different regions of the world. On the northern coast of Peru, subsequent studies suggest conditions as warm or warmer than those of the current region with minimal exceptions at the local level. In this context, it was proposed to determine differences or similarities in the paleo-oceanographic conditions (and in particular the paleo-sea temperatures) from the comparative study of the composition of littoral mollusks of the last interglacial maximum (MIS 5e) with respect to the current one. A surface sampling of 17 sites was performed, 10 in marine terraces attributed to this period and 7 in current sites located between the Canoa s district of Punta Sal, Tumbes

(~ 3.7 ° S) and Sechura, Piura (~ 5.8 ° S). It was also considered geological characteristics, conservation status of the shells and the highest qualitative representation of species per site. The material was processed and identified taxonomically, from which a list was generated with the total number of individuals registered by species. The general comparative analysis between periods based on the distribution of species in biogeographical provinces, shows an overlap of species that are currently considered to be limited to the Peruvian province such as *Prisogaster niger*, *Thaisella chocolata* and *Choromytilus chorus*, with endemic mangrove species such as *Anadara tuberculosa*, *Melongena patula*, *Cancellaria solida*, *Pusula solandri* and *Cassostrea columbiensis* and species typical of the Panamanian province such as *Chione tumens*, *Nodipecten subdonosus*, *Hybolophus gibbosus* and *Arca pacifica* for the last interglacial. Although the results suggest warm and even tropical conditions for this region, long periods of cold conditions seem to have predominated in the average

temperatures of the last interglacial. Variations in the system of ocean currents different from the current one could respond to the behavior exhibited by the species found.

Keywords: molluscs, paleoceanography, MIS5e, marine terraces.

1. INTRODUCCIÓN

El litoral norte del Perú es una zona con alta variabilidad oceanográfica y atmosférica. En esta franja costera, confluyen masas de aguas tropicales de la Corriente Ecuatorial provenientes del Norte y de aguas frías del sistema de Humboldt provenientes del Sur, ambas opuestas en términos de temperatura y salinidad (Schrodl & Hooker, 2014). En su encuentro, se forma una zona intermedia, entre los 4° y 6° de latitud Sur, denominada zona de transición. La climatología de la región es variable latitudinalmente a escala estacional, conservando un patrón anual muy similar. Esta estabilidad dinámica, es afectada con cierta frecuencia por eventos ENOS (El Niño Oscilación del Sur), que conllevan a anomalías de calentamiento o enfriamiento de diferente intensidad (DeVries, 1987, Tarazona et al. 2003). En este sistema, ha prosperado una amplia diversidad de especies marinas, que se distribuyen a lo largo y ancho del litoral costero. El Filo Mollusca es considerado uno de los grupos más interesantes ya que se distribuye generalmente de acuerdo a factores abióticos de temperatura y salinidad, no obstante, su establecimiento está determinado por las corrientes marinas, disponibilidad de sustrato, entre otros. El conocimiento científico generado sobre la taxonomía, diversidad y distribución de los moluscos en esta región es aún bastante general y da lugar a estudios de mayor detalle como el presentado en el presente trabajo. Investigaciones previas han rescatado su importancia como especies indicadoras de anomalías de temperatura, tales como las que ocurren durante los eventos ENOS (Ortlieb et al. 1989; Diaz y Ortlieb, 1993; Roy et al. 1995; Paredes et al. 1998). Como respuesta, se producen desplazamientos

latitudinales de especies que conforman agrupaciones no usuales para el sector donde se encuentran y son denominadas TAMA (Asociación térmicamente anómala de moluscos) (Guzmán et al. 2001). Otras especies como *Anadara tuberculosa*, *Iliochione subrugosa*, *Trachycardium procerum* y *Donax obesulus* han sido usados como proxies de la temperatura superficial del mar (TSM) (Rollins et al., 1987; Houk, 2001, 2003; Andrus, 2005). La composición calcárea de la concha, que recubre el cuerpo blando de las clases Bivalvia y Gasterópoda, facilita su uso como archivos de cambios oceanográficos asociados al clima del pasado. Estudios en base a archivos paleoceanográficos y modelamiento del último máximo Interglacial (~128 000 ka) mantienen posiciones distintas respecto a las condiciones de TSM que se presentaron en diferentes regiones del mundo (Montoya et al. 1988; Aguirre et al. 2003; Capron et al. 2014; Martín et al., 2016; Martínez et al., 2016). Para la costa Norte del Perú, el estudio de Ortlieb y Díaz (1991) en terrazas del Pleistoceno superior, sugiere condiciones tan o más cálidas que las actuales para la región. En general, se considera que el subestadio MIS 5e presentó características comparables al interglacial actual en términos de temperatura (Lambeck, et al. 2011, Martínez et al. 2016, Tofalo et al. 2017). Terrazas marinas emergidas atribuidas a este periodo conservan en su sedimento restos de fauna coetánea que la habitó, en su gran mayoría conchas de moluscos (Kidwell & Bosence, 1991; DeVries y Wells, 1990; Ortlieb y Díaz, 1991). El presente estudio de carácter comparativo, pretende determinar diferencias o semejanzas entre la composición de moluscos actuales y las del último máximo interglacial. Dilucidar sus relaciones con las condiciones oceanográficas en las que se

desarrollan hoy significa un aporte al mejor entendimiento de las condiciones reinantes, al menos localmente, durante el último interglacial.

2. PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN

2.1. Planteamiento del problema

Entender la dinámica de los eventos climáticos es uno de los retos más grandes propuestos en las últimas décadas, en un escenario de cambio climático donde se busca definir periodicidad de eventos y las respuestas reflejadas. Seguir buscando respuestas en el pasado significa un importante aporte si la finalidad es predecir eventos futuros. La reconstrucción paleoceanográfica y el modelamiento del clima requieren de fuentes de validación, si bien se busca detectar y entender la variabilidad climática, ésta significa también la principal causa de incertidumbre y error en las interpretaciones realizadas a partir de proxies paleoclimáticos (Carré et al. 2012).

Trabajos anteriores comparativos entre el Pleistoceno y la época actual se han realizado a fin de determinar cuáles fueron las condiciones paleoceanográficas y especialmente de temperatura que predominaron para cierta región. Ejemplos más cercanos los encontramos en las costas de Chile (Rivadeneira y Carmona, 2008, Gordillo et al. 2008, Gordillo e Isla, 2011), Argentina (Aguirre et al. 2005, 2006, 2011, 2013; Tófaló, 2010) Brazil (Tomazelli, 2007). Cada investigación ha propuesto condiciones de temperatura distintas. Gran parte de la información se ha obtenido del

estudio de ensambles de moluscos preservados en terrazas marinas como archivos naturales de las condiciones paleoceanográficas. Si bien su análisis descriptivo no conlleva a conclusiones definitivas, muestra ser una buena fuente más de información para contrastar y reforzar condiciones propuestas a partir de otros archivos paleoceanográficos. Estudios más profundos incluyen análisis de isótopos de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) y de carbono del carbonato de calcio ($\delta^{13}\text{C}$) de las conchas, arrojando datos individuales más certeros para fines de reconstrucción de temperatura o salinidad, por ejemplo (Rollins et al., 1987; Houk, 2001, 2003; Andrus, 2005; Carré et al. 2013).

Se propone entonces, un análisis comparativo de los ensambles de malacofauna del último interglacial respecto a los actuales, a fin de proponer interpretaciones sobre las condiciones paleoceanográficas imperantes durante el último interglacial y profundizar en las premisas sugeridas anteriormente por Ortlieb y Diaz (1991) de que: i) ambos periodos fueron en promedio aparentemente similares (en términos de temperatura) y que ii) en términos generales la malacofauna sigue siendo la misma entre ambos periodos. Para dar un mayor aporte y acompañar gráficamente los resultados obtenidos, se hizo uso de herramientas estadísticas que permitieron visualizar mejor las interpretaciones aquí propuestas.

2.2. Marco teórico

2.2.1. Geocronología del Cuaternario tardío

La geocronología cuaternaria está construida sobre la datación de fluctuaciones paleoclimáticas glaciario-interglaciario registradas por diversos archivos continuos, entre ellos polen de sedimentos continentales, anillado de árboles, corales de arrecifes y sedimentos de fondos oceánicos (con su contenido microfaunístico). Un estudio de Broecker et al. (1968) en corales de Barbados permitió el registro de variaciones en isótopos de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) poniendo en relación entre la alta insolación en verano en latitudes altas y el aumento en los niveles del mar, aunque esta relación no es estrictamente lineal (Shackleton, 1987). Estudios efectuados con varios métodos (U-series, $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) mostraron para el último Interglaciario, hace aproximadamente 122 000 ka, condiciones más cálidas y con menor volumen de hielo que actualmente (CLIMAP, 1984). Se propone que, para esa época, los niveles del mar fueron de hasta 6.6 m por encima a los de hoy, con la mayor contribución de hasta 3.8 m del derretimiento de las capas de hielo en la Antártida (Chapell y Shackleton 1986; Kopp et al. 2009; Stone et al. 2013).

La cronología de estas variaciones en las fases interglaciares está correlacionada con estadios y sub-estadios isotópicos marinos de oxígeno denominados como MIS (Marine Isotopic stages) y se los identifica por números impares (5, 7, 9...). Dentro de un mismo periodo Interglaciario se dieron fluctuaciones menores del nivel de mar, denominadas MISS (Marine isotopic substages) las que fueron identificadas por letras minúsculas (a, b, c,...). Así, se ha definido que el Pleistoceno superior se inició

con el último Interglacial hace aproximadamente 128,000 años y que tuvo 5 subestadios, 3 cálidos (a, c, e) y dos fríos (b y d); el más cálido de ellos corresponde al MIS5e que marca el máximo interglacial o también denominado Eemiense (Shakleton y Opdyke 1973). El trabajo de Pedoja et al. 2008 determina que durante el último Interglacial el nivel eustático del mar fue de 5 ± 1 metros para el Norte del Perú con tasas de levantamiento de entre 0.10 ± 0.02 a 0.21 ± 0.01 m/ka.

El periodo cálido y de alto nivel del mar anterior al que vivimos actualmente (Holoceno, últimos ~12 000 años) se extendió entre aproximadamente 128 000 y 116 000 años durante el Pleistoceno (Último Interglacial, MISS 5e, Lisiecki & Raymo 2005, Pedoja et al., 2011) y se considera que presentó temperaturas medias similares a las registradas en el presente.

En términos de temperatura superficial del mar, la reconstrucción de las mismas para el MIS 5e a los 3.5°S , oscilaron entre 23.6°C en invierno y 27.5°C durante el verano de acuerdo a la reconstrucción de CLIMAP (1984), éstos valores estuvieron en $+2.0$ y $+2.9^{\circ}\text{C}$ por encima de los promedios registrados en esas estaciones para el Holoceno.

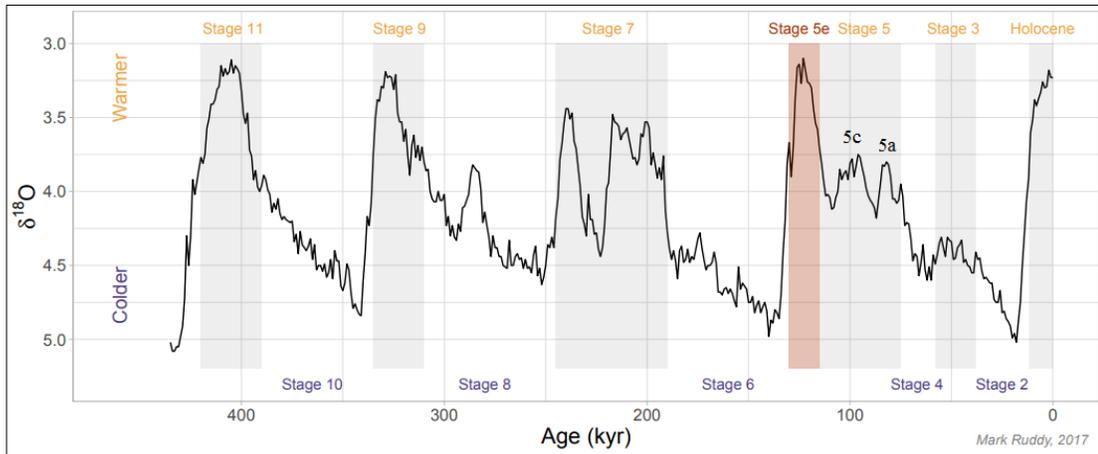


Figura 1. Curva de isótopo de oxígeno marino para los últimos 430 ka. Datos de: Lisiecki y Raymo (2005). Autor: Mark Ruddy (2017).

2.2.2. Geología y geomorfología de la costa norte del Perú

La costa norte del Perú es una región de relieve mayormente llano que se ubica entre la línea de costa y las estribaciones de los Andes. Geológicamente, se ubica en el antearco, zona definida entre el arco magmático (a más de 3 000 m de altitud, en la alta cordillera andina) y la fosa Perú-Chile a más de 5 000 m de profundidad bajo el océano. En la topografía de la costa, destacan algunos cerros de rocas duras y antiguas (paleozoicas y mesozoicas) separando planicies bajo las cuales se han desarrollado cuencas sedimentarias de antearco en el Cenozoico (Talara y Sechura). En el sector occidental, cerca al litoral, se presentan grandes depresiones y amplias extensiones de terrazas marinas ahora emergidas, que fueron labradas durante periodos “cálidos” de alto nivel del mar (Ortlieb y Macharé, 1989, Higley, 2004). La formación de los sistemas de terrazas escalonadas se debe principalmente a la interacción entre un proceso tectónico de levantamiento y a la glacioeustaticidad del

nivel del mar (Bull, 1985; Ota, 1986; Anderson et al., 1999, Nalin et al., 2007). Durante épocas interglaciales el alto nivel del mar va labrando la plataforma sobre la que descansa, al ocurrir la regresión del mar durante un periodo glacial, esta plataforma queda expuesta con todas las facies depositadas en ella. La plataforma mientras tanto se sigue levantando a una velocidad que difiere para cada región. Cuando un nuevo periodo cálido se desarrolla, el nivel del mar aumenta sin poder rebasar la altura de la plataforma inicial por lo que una nueva plataforma de abrasión comienza a crearse (Fig. 2).

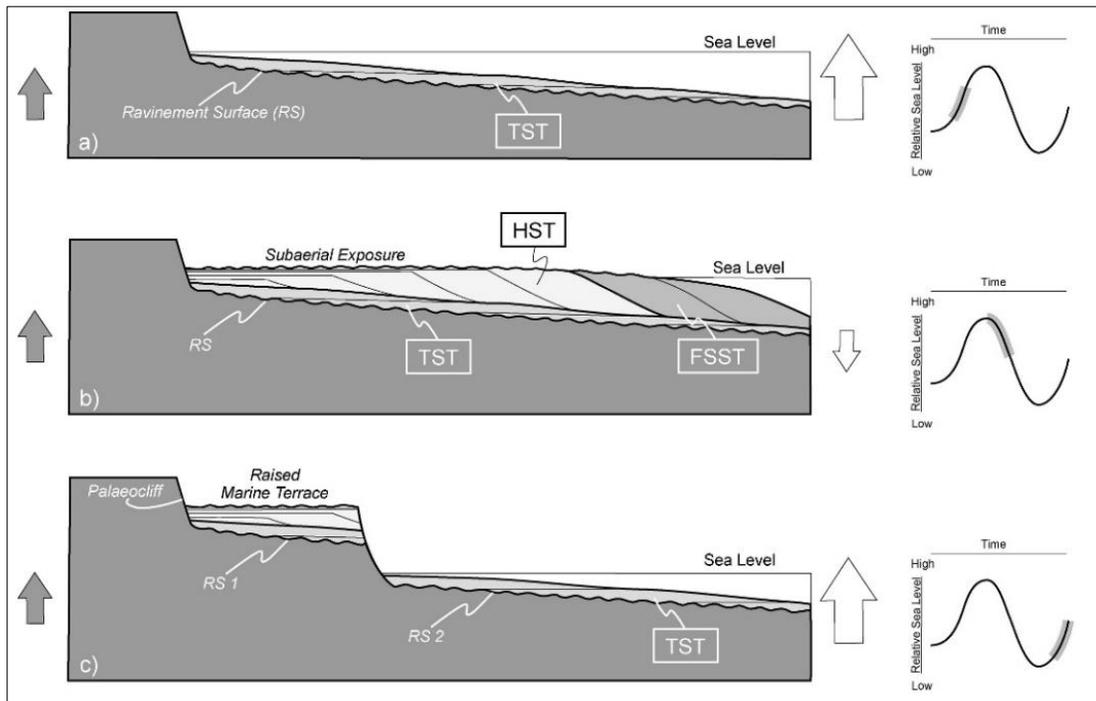


Figura 2. Diagrama que muestra cómo la cubierta sedimentaria de una terraza marina puede preservar los depósitos de los trectos de sistemas transgresivos (TST), subidas (HST) y caídas (FSST). Las flechas de la izquierda indican un levantamiento continuo, las flechas de la derecha indican la dirección y la amplitud de la variación del nivel del mar. A) Boceto que representa el tiempo de máximo inundación. B) Boceto que representa un tiempo durante la caída relativa del nivel del mar. C) Boceto que representa un tiempo durante la siguiente transgresión: una nueva plataforma de erosión se corta en una elevación más baja y los depósitos de la terraza más antigua se exponen a lo largo del acantilado. Tomado de Nalin et al. (2007).

En la región norte del Perú, entre los 3.5°S y 6.5°S, estudios previos identificaron la presencia de una serie de terrazas marinas cubriendo una superficie de más de 20 000 km². Estas terrazas, denominadas regionalmente “tablazos” se escalonan a distintas alturas entre el nivel del mar y unos 300 m de altura y están separadas entre ellas por paleo-acantilados. Su nomenclatura inicial fue propuesta por Bosworth (1922) como tablazos Talara, Lobitos y Máncora y fue seguida por los trabajos posteriores (DeVries 1984,1986; CERESIS 1985,; Macharé & Ortlieb 1994, Pedoja 2006).

Para este estudio, se consideró que las terrazas evaluadas corresponden al último interglacial MIS 5e, que de acuerdo a la descripción de Pedoja et al. 2006, se ubican entre los 18 ± 3 y 30 ± 5 m de altitud al ángulo de la costa en las secuencias de terrazas de Cancas, Los Órganos, Lobitos y la Bahía de Bayovar (Fig. 3). Se atribuye esta edad debido a que para la región no es viable distinguir terrazas formadas durante los ulteriores periodos interstadiales MIS 5c y MIS 5a, que se caracterizaron por niveles de mar muy por debajo del MIS 5e que se asume estuvo 5 ± 1 respecto al presente. Los bajos niveles por tanto llevan a hipotetizar que, si es que se formaron, las terrazas correspondientes a estos periodos podrían yacer por debajo del nivel del mar actual (Thompson & Goldstein, 2005). Esta deducción se refuerza tomando en cuenta de que las tasas de levantamiento en esta región son muy bajas (~ 0.1 mm/a) en comparación a las descritas para la región sur (~ 0.7 mm/a), en donde si es posible distinguir las terrazas MIS 5c y MIS 5a (Machare and Ortlieb, 1992; Pedoja et al., 2006, 2011).

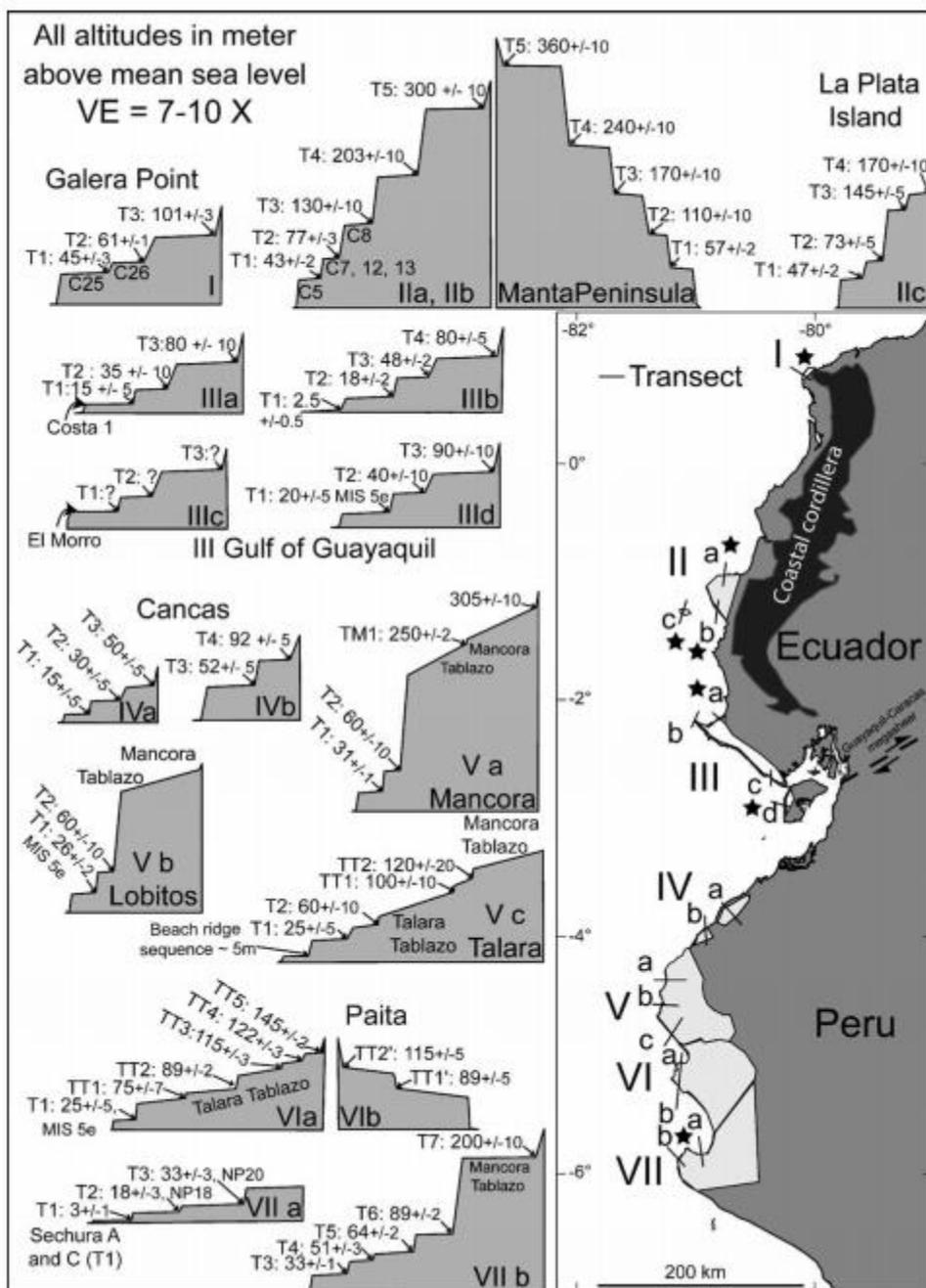


Figura 3. Alturas de las terrazas marinas a lo largo del Arco de Talara. Números romanos: Marco geodinámico y secuencias de terrazas marinas en el Arco de Talara. Ecuador: **I** Costa Norte: Río Verde y Galera Point, **II** Costa central: Península de Manta y Isla de la Plata **III** Golfo de Guayaquil: Península de Santa Elena y Isla Puná. Perú: **IV** Cancas, **V** Máncora: Los Órganos, Lobitos, Talara, **VI** Península de Paita, **VII** Península de Illescas y Bahía de Bayovar. Tomado de Pedoja (2006).

2.2.3. Marco geográfico y biogeográfico regional

La zona de este estudio está ubicada geográficamente en la región entre la península de Illescas y el límite con Ecuador, que es considerada ambientalmente vulnerable debido a factores tectónicos y climáticos (Ortlieb y Macharé, 1989; Zúñiga-Rivero, 2001; Debra, 2004). En su extensión convergen las corrientes superficiales costera Peruana que se la relaciona biogeográficamente con la Provincia Peruana (al sur de 6°S), caracterizada por un sistema de aguas frías y la corriente costera Ecuador-Perú (al Norte de 4°S) relacionada a la Provincia Panameña, con aguas cálidas y que corresponde a una rama de la Contracorriente Ecuatorial que se desplaza con dirección hacia el sur a lo largo de las costas de Ecuador y del norte del Perú (Cucalón, 1987; Strub et al. 1988; Ramirez et al., 2003; Chaigneau et al., 2013; Schrodler & Hooker, 2014). Esta convergencia forma una zona de mezcla debido a la gradiente de TSM y salinidad (Flores et al., 2013), denominada inicialmente como Paita Buffer Zone y ubicada aproximadamente entre los 3-4.2°S y 6-7°S (Olsson, 1961; DeVries, 1987). En la actualidad se le conoce como zona de transición, pero este sistema aún no sido incluido en el Sistema de Ecorregiones Marinas del Mundo (Paredes et al. 1998; Spalding et al. 2007, Siefert et al. 2010, Hooker et al. 2013). Estudios recientes de Ibáñez (2016) y Tejada (2016) sobre la biogeografía de la región en base a datos cuantitativos y factores abióticos para especies del intermareal rocoso, proponen límites latitudinales más precisos de estas tres unidades biogeográficas ubicándolas entre los 3.5-4.5°S (P. Panameña), 4.5-5.5°S (Zona de transición) y 5.5-13.5°S (P. Peruana) (Fig. 4).

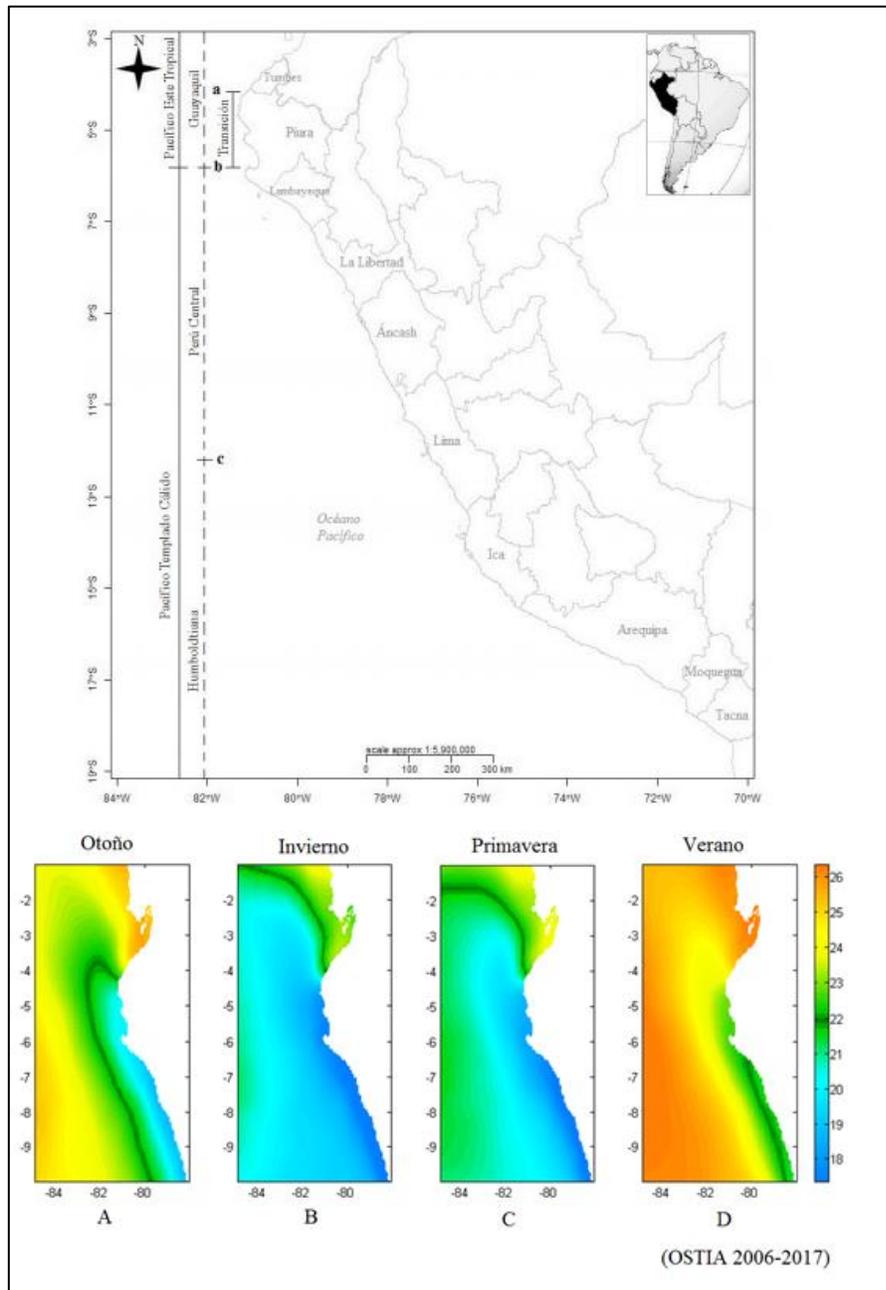


Figura 4. Propuesta de bio-regionalización para el litoral norte y centro del Perú basada en el análisis cuantitativo de la estructura comunitaria del intermareal rocoso: a) unidad biogeográfica afín a la Provincia Panámica, b) unidad biogeográfica afín a la zona transicional, c) unidad biogeográfica afín a la Provincia Peruana. Modificación estacional de la temperatura frente a la costa norte A) otoño, B) invierno, C) primavera y D) verano. Modificado de Ibañez (2016).

En este sistema se observan variaciones importantes a escala estacional (Fig. 4), durante el verano-otoño prevalecen las condiciones cálidas de la Provincia Panameña y durante los meses de invierno-primavera las condiciones frías de la corriente de Humbolt (Flores et al., 2013). De la misma forma es afectada latitudinalmente como respuesta a cambios oceanográficos tales como eventos ENOS que ocasiona anomalías en la TSM que pueden ser de calentamiento (El Niño), desplazando hacia el sur las aguas tropicales superficiales (ubicadas normalmente al norte de los 4°S, $TSM > 25^{\circ}\text{C}$) hasta los 6°S, y las aguas ecuatoriales superficiales (ubicadas normalmente al norte de los 6°S, $19^{\circ}\text{C} < TSM < 25^{\circ}\text{C}$) usualmente hasta los 8°S (Zuta & Guillén, 1970). O anomalías de enfriamiento (La Niña) que se asocia a un repliegue hacia el norte de las aguas ecuatoriales superficiales y a una surgencia de aguas frías (Philander, 1985; Morón, 2000).

Desde el registro instrumental se han establecido curvas promedio de la TSM en zonas estratégicas del litoral peruano. Uno de estos se ubica frente al puerto de Paita, Piura en la región norte del país. Las temperaturas muestran oscilar entre los 17°C y 28°C, pudiendo alcanzar picos mayores durante periodos de anomalía y manteniendo promedios anuales de aproximadamente 20°C.

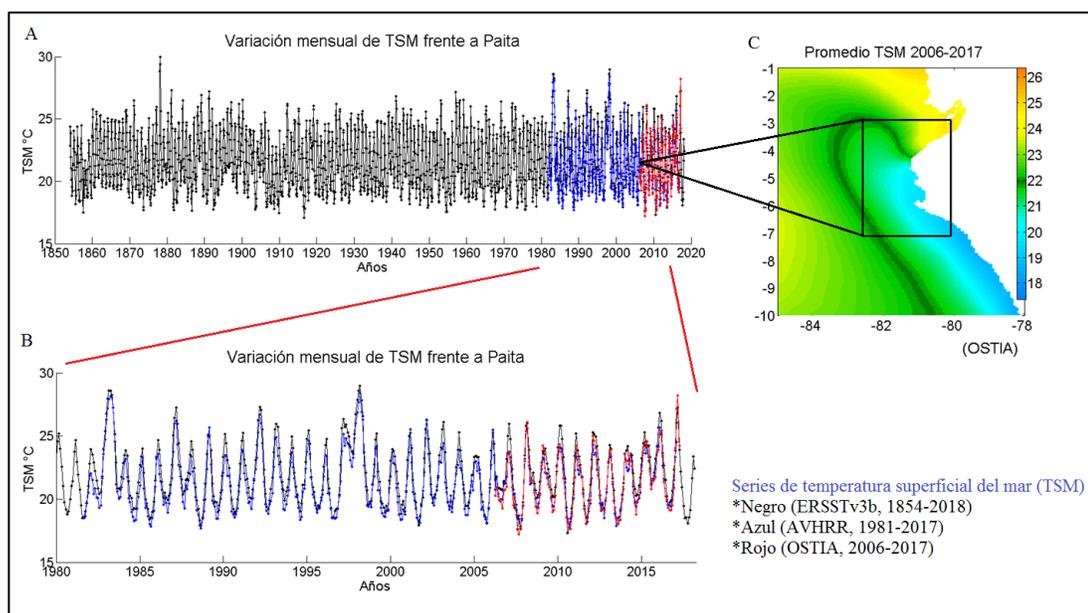


Figura 5. Series de temperatura superficial del mar (TSM). A) Variación mensual de la TSM frente al puerto de Paita según la base de datos de ERSSTv3b (1854-2018), AVHRR (1981-2017) y OSTIA (2006-2017). B) Variación mensual de la TSM más detallada entre los años 1980-2017 para los tres modelos. C. Promediado multianual de TSM para los años 2006-2017, frente a Paita según base de datos de OSTIA. Elaborado por Daniel Quispe, IMARPE (2018).

2.2.4. Conocimiento actual de la malacofauna en la región Norte

Actualmente Perú cuenta con aproximadamente 1018 especies de moluscos marinos identificados (Healey, 1909; Alamo y Valdivieso 1997; Paredes et al. 1999; Ramírez et al. 2003). La mayor diversidad se distribuye en las aguas tropicales de la Provincia Panameña al Norte de los $05^{\circ} 40'S$ (~572 especies), disminuyendo la diversidad en la Provincia Peruana (~107 especies), 205 especies se encuentran entre ambas provincias, de acuerdo a Ramírez et al. 2003. De acuerdo a Tarazona et al. para el 2003, se contaba con 573 spp. de la clase Gastropoda y 373 spp. de la clase Bivalvia. En los últimos años, se han hecho importantes contribuciones al registro de nuevas especies tanto de gastrópodos (Paredes y Cardoso, 1998; 2003; Paredes et al., 2008;

Cardoso et al. 2016) como bivalvos cuya lista actual cuenta con un total de 401 especies (Paredes et al., 2016). En cuanto a los ecosistemas de mangles del Norte, se reportó 84 spp. de la clase Gastropoda y 72 spp. de la clase Bivalvia (Tarazona et al., 2003). Las poblaciones de estas especies muestran diferencias en su patrón geográfico de distribución latitudinal, cambiando de acuerdo a la distancia geográfica o migrando entre provincias en respuesta a las alteraciones en la TSM (Paredes et al., 1998; Paredes et al., 2004) o la ocurrencia de eventos climáticos tales como “El Niño” (Ortlieb et al., 1989; Devries y Wells, 1990; Díaz y Ortlieb, 1991; Díaz y Ortlieb, 1993; Roy, 1998; Ibáñez, 2016; Barahona, 2017) debido a que este parámetro físico determina el ciclo vital de estas especies.

2.2.5. Alcances sobre malacofauna subfósil del último Interglacial

Las primeras caracterizaciones paleoecológicas con lista de especies de moluscos para la región norte del país fueron publicadas por DeVries en 1986, trabajo en el que se estudia la distribución estratigráfica de moluscos determinada por factores geográficos y ambientales del Plioceno y Pleistoceno (describe 17 ensambles de moluscos para este periodo) resaltando la viabilidad de su uso para aproximaciones paleoceanográficas e interpretaciones del paleoclima para estas épocas. Por ejemplo, pone en relieve la concurrencia de especies de aguas frías y cálidas relacionado con cambios en la circulación oceánica; también manifiesta la importancia, ventajas y desventajas del estudio de estos ensambles subfósiles y fósiles, la determinación de

su autoctonía en los diferentes litotipos y las interpretaciones a nivel de ensambles a partir de abundancias cualitativas para cada especie.

Un siguiente estudio de Ortlieb *et al.* de 1990 evaluó la ocurrencia de *Chione broggi* en depósitos litorales del Norte del Perú durante el Pleistoceno tardío resaltando la importancia de los denominados “TAMA” (asociaciones térmicamente anómalas de moluscos), aquí resalta que estos cambios pudieron haber respondido a eventos oceanográficos anómalos de duración corta tales como El Niño, además hace un comparativo entre la distribución latitudinal de la especie para el Pleistoceno y el Holoceno, sugiriendo que las temperaturas podrían haber sido similares a las actuales, sin poder confirmar que fueron superiores. Respecto a estas asociaciones térmicamente anómalas, en el mismo año, DeVries y Wells (1990) realizaron un estudio para mediados del Holoceno en el que determinan que la presencia de estos ensambles respondía a cambios en la paleogeografía costera local y no a un cambio climático en sí.

En una investigación posterior, Ortlieb y Díaz (1991) realizaron el primer listado extensivo de fauna malacológica de la región norte del Perú, registrando 112 especies de bivalvos y 101 gastrópodos atribuidos al Pleistoceno superior (MIS 5a, 5c y 5e) comparándolo con lo registrado hasta ese año. En base a las especies más abundantes, encontraron que predominaban las mismas especies para ambos periodos, es el caso de *Anomia peruviana*, *Argopecten purpuratus*, *Crepidula aculeada*, entre otros. En base a ello propuso que las condiciones paleoceanográficas imperantes son similares a las de hoy. Detectaron también cambios en la distribución geográfica, con especies

que viven actualmente más al Norte tal como *Chione tumens*, *Chione mariaae* y *Eucrassatella gibbosa*. Resaltan además, la presencia de especies propias de la provincia peruana como *Thais chocolata*, *Argopecten purpuratus*, *Semimytilus algosus* y *Choromytilus chorus*, que son escasas o están ausentes en la actualidad. A partir de esto último, sugirieron que al menos para algunas localidades, la TSM podría haber sido menos cálida que la actual.

2.3. Justificación

El estudio de la paleoceanografía en el Perú se ha enfocado en las épocas del Plioceno y la transición al Pleistoceno temprano para la región norte (Tablazos) y sur del país (Cuenca de Pisco) (Muizon & DeVries, 1985; DeVries, 1985, 1986, 1987^a, 1987^b, 1988, 1990) y más recientemente en el Holoceno (hace ~11.5 mil años al presente) con especial interés en el sistema de afloramiento de costero (Sandweiss, 2003; Gutierrez et al, 2011; Gosselin et al, 2013; Salvatecci et al, 2014; Manay, 2018). Las investigaciones se han realizado en terrazas marinas formadas durante estos periodos de alto nivel del mar. Estas geoformas, así como sus sedimentos asociados y fauna contenida, representan una fuente potencial de registro geomorfológico sobre las fluctuaciones del nivel del mar en el Cuaternario (Pedoja et al. 2006). Por otro lado las facies depositadas en ellas que están compuestas en su mayoría por conchas de moluscos que vivieron durante ese periodo, ofrecen información sobre las condiciones paleocológicas bajo las que se desarrollaron.

La distribución geográfica de la malacofauna está determinada en mayor parte por la factores abióticos del agua, por ello se considera en general a taxones del Filo Mollusca como buenos indicadores de condiciones ambientales. Los datos de su taxonomía y distribución han sido usados para establecer regiones biogeográficas (Carcelles & Williamson, 1951; Stuardo, 1964). Sin embargo, su ecología y patrones de distribución biogeográfico implican una combinación de factores tales como: tolerancia específica a un régimen ambiental, disponibilidad de nichos ecológicos para su establecimiento, exclusión competitiva entre especies y efectividad de barreras bióticas a la migración (Bernard et al., 1991). Las especies por tanto se distribuyen en diferentes zonas geográficas, asociándose a otras que caracterizan cierto tipo de condiciones formando conjuntos faunísticos o ensambles. Los estudios sobre la ecología de moluscos de la clase Bivalvia y Gastropoda se ha enfocado en unas pocas especies de interés económico, tales como *Argopecten purpuratus*, *Concholepas concholepas*, *Ensis macha*, *Anadara tuberculosa*, *Anadara similis*, *Donax obesulus*, *Mesodesma donacium*, *Thaisella chocolata*, *Pteria sterna*, *Gari solida*, *Concholepas concholepas*, *Aulacomya ater* y *Fissurella latimarginata* (IMARPE).

Para la ciencia del clima, estudios retrospectivos sobre climas pasados en base a archivos paleoceanográficos son de importancia para la comprensión del clima actual y el modelamiento del clima futuro. Éstos ofrecen información sobre los forzantes que modulan el clima y los mecanismos de retroalimentación, constituyendo una fuente de validación (Braconnot et al., 2006; Braconnot et al., 2012; Schmidt et al.,

2013; Bradley & Bradley, 2015; Harrison et al., 2015; Manay, 2018). Desde el punto de vista ecológico, la reconstrucción paleoceanográfica, representa el conocimiento de cómo la dinámica océano-atmósfera del pasado y la interacción de variables ambientales determina el desarrollo de comunidades biológicas sensibles en el presente (Helmuth et al., 2002; Martino & Able, 2003; Muñoz et al., 2005; Blanchette et al., 2008).

Partiendo de especies capaces de registrar respuestas en su morfología y preservarse en el tiempo (como lo constituyen la clase Bivalvia y Gastropoda), pretender un acercamiento a las condiciones paleoceanográficas del último interglacial a partir de su estudio es relevante.

2.4. Objetivos

2.4.1. Objetivo general

Evaluar comparativamente la composición de moluscos del último interglacial MIS 5e respecto al actual en la Costa Norte del Perú (~3° y 6°S).

2.4.2. Objetivos específicos

- . Determinar taxonómicamente y elaborar una lista de referencia de los ejemplares de moluscos colectados en terrazas marinas y orillas de playa, del área de trabajo, en la costa norte del Perú.

- . Analizar e interpretar los datos en términos de riqueza y abundancia de especies para cada sitio y periodo.
- . Realizar el análisis estadístico comparativo entre la malacofauna subfósil y la actual.
- . Proponer interpretaciones paleoceanográficas para la región norte del Perú a partir de los resultados obtenidos.

2.5. Hipótesis

Semejanzas y/o diferencias en la composición de especies de moluscos entre el último interglacial MIS 5e y el actual, se relacionan a condiciones paleoceanográficas dadas en la costa norte del Perú.

3. METODOLOGÍA

3.1. Área de estudio

El área de investigación se estableció en la región norte del país, entre el distrito de Canoas de Punta Sal, Tumbes (~3.7°S) y Sechura, Piura (~5.8 °S). El muestreo se realizó entre los días 14 y 18 de Julio del 2014 (Fig. 6). A fin de relacionar los resultados obtenidos con el clima de la región, se consideró tomar como referencia parámetros de temperatura promedio para el mes. En el departamento Tumbes, la TSM promedio fue de 27,4 °C con una anomalía promedio de +2,3 °C. En el caso de

Piura, la TSM promedio en el puerto de Paita fue de 18,2 °C (IMARPE), con una anomalía de +0,7 °C. Los vientos se vieron intensificados y la nubosidad estratiforme se fue extendiendo sobre el departamento de Piura (Senamhi, 2014).

El día más caluroso de verano de ese año (05/03/14), presentó temperatura superficial del mar promedio de 24°C. El día más frío de invierno (25/07/14), la temperatura promedio bajó hasta los 18°C (IMARPE).

Se inició por el reconocimiento previo del área a evaluar. El objetivo fue determinar con exactitud la ubicación de las terrazas marinas atribuidas al último interglacial MIS 5e. Se tomó como referencia para este fin, ubicación geográfica y alturas de las terrazas documentadas por Pedoja et al. (2006), exploraciones anteriores realizadas por Ortlieb y Macharé (comunicación personal) y un trabajo de investigación ulterior sobre distribución de moluscos litorales durante el Pleistoceno tardío, para la región (Ortlieb y Diaz, 1991).

3.2. Establecimiento de sitios de muestreo

Se establecieron 17 estaciones, 10 puntos correspondieron a malacofauna del MIS 5e y los 7 restantes, a moluscos del interglacial actual. Estos sitios fueron codificados del N1 al N17 (en donde, N=Norte y 1-17=número de sitio). Se avanzó en dirección sur, intercalando entre sitios de litoral y terrazas marinas (N1 → N17).

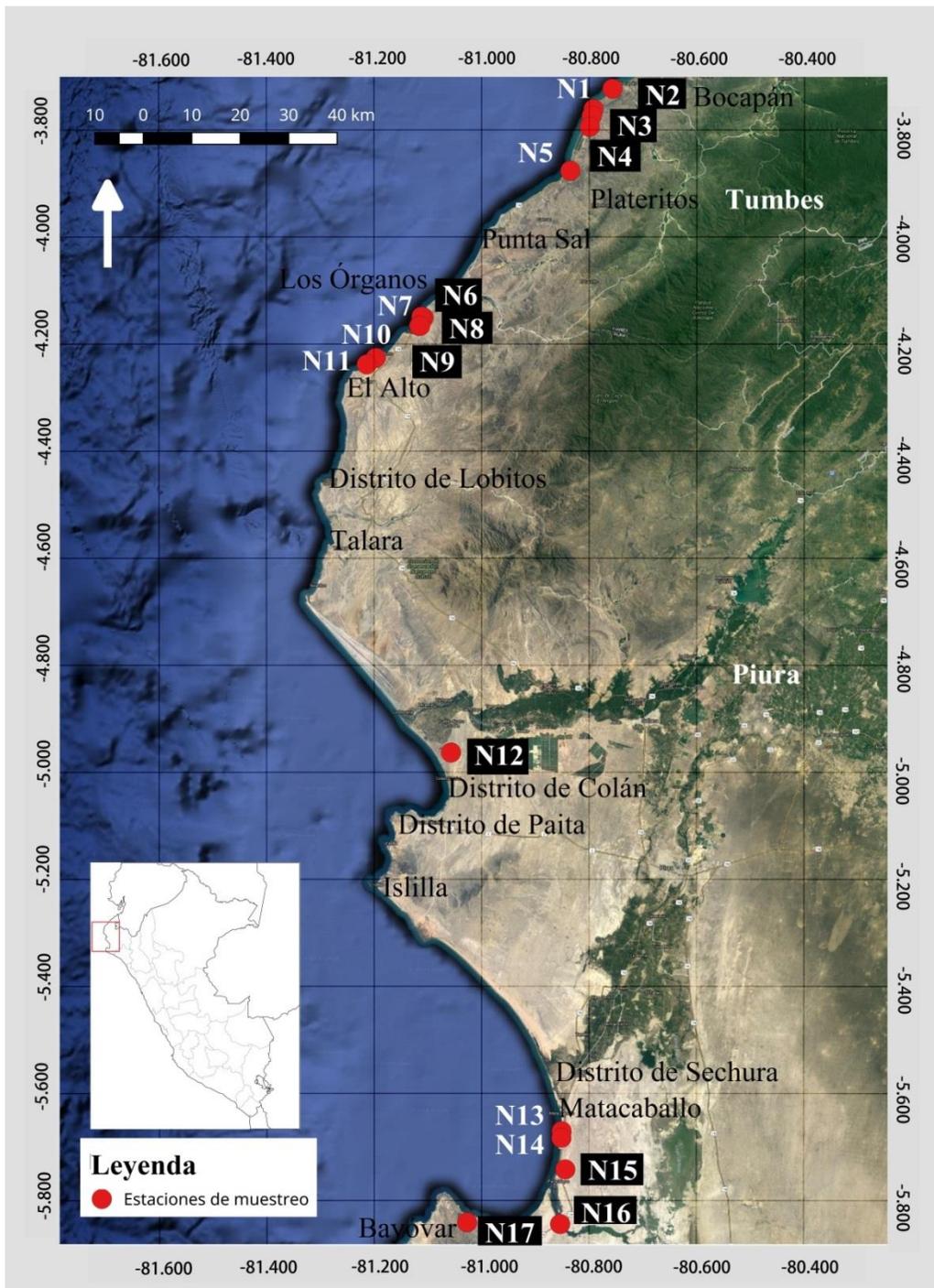


Figura 6. Puntos de muestreo en la región norte del Perú. Extensión abarca entre los 3.7° y 5.8°S. Nombres de estaciones en letra color blanco; áreas de orilla de playa. Nombres en fondo negro: áreas de terrazas marinas. Elaborado por Gery Herbozo y Adelina Castillo.

3.2.1. Sitios con malacofauna actual

El primer sitio de nuestro N1 se estableció en Canoas de Punta Sal, Tumbes a la altura de la playa “El Bravo”, aquí se halló un depósito con una antigüedad aproximada de entre 2 a 5 años con varios individuos de *Stramonita biserialis* (Blainville, 1832). Las conchas presentaban decoloración y desgaste, pero estaban enteras en su mayoría. A la altura de la Quebrada Plateritos, se definió el sitio N5, las conchas aquí encontradas mostraban buen estado de conservación y correspondieron en su mayoría a ejemplares de *Hexaplex radix* (Gmelin, 1791). Frente a la Playa Vichayito, cerca a un cordón de dunas, se tomó la muestra N7, aquí se notó una mayor variedad de especies, aunque fragmentadas en su mayoría, la más representativa fue *Donax obesulus* (Reeve, 1854). Medio kilómetro antes de llegar a la estación “El Ñuro” se muestreó el sitio N10, este sitio presentó la mayor variedad de especies observada respecto a todos los sitios actuales. La mayoría en buen estado de conservación y con muchos ejemplares de *Donax obesulus* (Reeve, 1854). A más de un kilómetro hacia el Sur en la misma localidad de Los Órganos, se estableció el sitio N11, ésta orilla de playa se diferenció del resto por presentar fuerte influencia de energía eólica, la mayor parte de ejemplares correspondieron también a *Donax obesulus* (Reeve, 1854). Llegando a la localidad de Sechura (al norte de la Playa “Constante”), se fijó el sitio N13, se trató de una playa arenosa sin presencia de conglomerados con muchas conchas fragmentadas, pero de reconocimiento viable, la mayor parte de ejemplares fueron de *Crepidula excavata* (Broderip, 1834). Una situación similar se observó 1 km más al sur de la misma localidad, donde se tomó la

muestra N14 encontrando muchos individuos de *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819). El estado de conservación en la que se encontraron algunas conchas, puede deberse a efecto de abrasión marina, energía eólica y efecto antropico. Cabe indicar además que todas las playas presentan en común gran cantidad de materia orgánica y desperdicios, así como la presencia de plantas del género *Aptenia*.

3.2.2. Sitios con malacofauna atribuida al MIS 5e

La primera terraza en ser muestreada (N2) se ubicó a la altura de la Playa “Cancas”, Canoas de Punta Sal, Tumbes, la parte superior de la terraza formada por conglomerados, la mayor parte de conchas de Gastrópodos se encontraron fragmentadas en comparación de los Bivalvos, la mayoría de ejemplares fueron de la especie *Leukoma columbiensis* (G. B. Sowerby I, 1835). Al noreste de Palo Santo en la localidad de Zorritos, fue tomada la muestra N3, se caracterizó por sedimento marino arenoso con pocos cantos cubierto por arenas amarillas de origen continental, la mayor parte de individuos fueron de la especie *Leptopecten tumbezensis* (D'Orbigny, 1846). Al sur de Cancas, se estableció el sitio N4, éste presentó sedimentos de tipo arenoso de origen marino con pocos cantos rodados cubiertos por arenas amarillas de origen continental, los ejemplares más abundantes también correspondieron a la especie *Leptopecten tumbezensis* (D'Orbigny, 1846). En el distrito “Los Órganos”, Piura se fijó el punto N6, se trató de una terraza con sedimento de arenisca con conglomerados. Presentó la mayor diversidad de especies observada entre todos los sitios de muestreo, la mayoría bien preservadas y de la

Argopecten ventricosus (G.B. Sowerby II, 1842). Se observó además, varios bancos de moluscos y moldes internos de bivalvos, pero que estaban constituidos de un tipo de sedimento muy diferente al de la zona muestreada. El siguiente sitio N8 se estableció a la altura de la playa “Los Órganos”, se trató de una terraza que se encontraba habitada y había sido cortada por un talud de carretera. Pese a ello, el sedimento de arenisca con conglomerados lucía bien preservado, así como el material subfósil mezclado en él, la mayoría de ejemplares eran también de *Argopecten ventricosus* (G.B. Sowerby II, 1842). Aquí se hizo el hallazgo de una valva entera de *Panopea globosa* cuya presencia se discutirá más adelante. A la altura de la playa “Lobitos” se estableció el sitio N9, se trató de una terraza de sedimentos amarillo verdosos en donde puede distinguirse los cantos de conglomerados de base, la malacofauna en este sitio es poca y gran parte de las conchas presentan bastante erosión, la mayor abundancia observada fue de *Trachycardium procerum* (GB Sowerby I, 1833). En la localidad de Colán se estableció el punto N12 cerca a uno de los cordones del mismo nombre, el lugar no presenta conglomerados de base excepto en algunas secciones, éstos se ubican por encima de sedimentos viejos de origen continental, se hallaron varios moldes internos que muestran la disolución que sufrieron algunas especies, la especie más representativa fue *Undulostrea megodon* (Hanley, 1846). El N15 se ubicó al este de la playa “Las Delicias”, correspondió a sedimento infralitoral del tablazo Lobitos, *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) tuvo el mayor número de ejemplares. Se observó que gran parte de las conchas estaban prácticamente disueltas. Se halló además una valva de *Choromytilus chorus* (Molina, 1782), cuya importancia será descrita

posteriormente. Camino a la localidad de Bayovar, a la altura del Pte. Virrilá se tomó la muestra N16, correspondió a sedimentos del depósito Lobitos, aquí la malacofauna mostraba buen estado de preservación, la mayoría de ejemplares correspondieron a *Axinactis delessertii* (Reeve, 1843). Siguiendo la misma ruta, antes de llegar al Puerto de Bayovar, se estableció el último punto N17, sólo se pudo distinguir 3 especies de las cuales la mayoría de ejemplares eran de *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819). La terraza se encontraba bastante deteriorada, gran parte del sedimento estaba mezclado con material de concreto. Esto causó incertidumbre sobre su antigüedad, que fue despejada durante el procesamiento.

3.3. Método de muestreo por sitio

El muestreo se realizó en un área aproximada de 10m². Se caminó aleatoriamente por la superficie de la terraza, procurando abarcar la mayor área posible. Todo el material subfósil encontrado en ese trayecto se colectó en bolsas de polietileno, sin discriminar su estado de preservación. El mismo proceso se repitió en el litoral a no más de 10m de la orilla de playa.

Cada bolsa fue rotulada con el código designado. Las características relevantes del área, así como la ubicación geográfica, alturas, fueron anotadas en una libreta de campo. Un registro fotográfico se hizo a la par a fin de ser usado como referencia.

El resumen de parte de esta información, se detalla en la siguiente tabla:

Tabla 1. Datos referenciales de los sitios de colecta.

Código	Área	Altura~ (m)	Referencia	Latitud	Total Especies
N1	Actual	10	Playa "El Bravo"	-3.7230	8
N2	MIS 5e	30	Playa "Cancas"	-3.7612	22
N3	MIS 5e	30	Noreste Pte. Palo Santo	-3.7735	5
N4	MIS 5e	35	Al Sur de Cancas	-3.7941	36
N5	Actual	10	Quebrada Plateritos	-3.8762	8
N6	MIS 5e	30	Playa "Vichayito"/ Tablazo "Lobitos"	-4.1508	69
N7	Actual	10	Playa "Vichayito"	-4.1488	33
N8	MIS 5e	30	Playa "Los órganos"	-4.1662	35
N9	MIS 5e	30	Playa "Lobitos"	-4.1660	28
N10	Actual	10	A 500 m de la estación Ñuro	-4.2258	42
N11	Actual	10	A 1500 m de la carretera al Ñuro	-4.2378	31
N12	MIS 5e	30	Balneario de Colán	-4.9632	9
N13	Actual	5	A 1km al Norte de Playa "Constante"	-5.6705	38
N14	Actual	10	A 1km al Sur de Playa "Constante"	-5.6832	39
N15	MIS 5e	20	Al Este de la Playa "Las Delicias"	-5.7420	5
N16	MIS 5e	20	Altura Puente "Virrilá"	-5.8441	18
N17	MIS 5e	35	Carretera camino a Bayovar	-5.8409	4

3.4. Determinación taxonómica

Tanto el material subfósil como el actual fueron limpiados antes de iniciar la determinación. Se buscó en primera instancia las características morfológicas relevantes para cada clase, tales como: tipo de ápice, espira, canal sifonal, y abertura en el caso de gastrópodos y charnela, impresión muscular, seno y línea paleal y líneas de crecimiento en el caso de bivalvos. Seguidamente, se separó a los ejemplares por orden, familia, género y especie a fin de lograr una clasificación Linneana de cinco

categorías. Para los ejemplares más pequeños, fue necesario el uso de una lupa geológica de aumento 20x.

Para la determinación taxonómica de ejemplares actuales se usó claves de identificación, descritas en: “El reporte de una colección de moluscos de Perú” (Healey, 1909), el libro “Moluscos tropicales del este de América” (Keen, 1971), la “Lista sistemática de moluscos del Perú” (Álamo y Valdivieso, 1997). Se usó también, los diferentes trabajos sobre moluscos bivalvos y gastrópodos realizados en el Perú (Paredes y Cardoso, 1998; 2003; Ramírez et al., 2003; Paredes et al., 2008; Cardoso et al., 2016; Paredes et al., 2016, Ibañez, 2016, Tejada, 2016). Para la malacofauna del MIS 5e, este mismo material fue útil, pero además, se tomó como referencia la lista de especies identificadas en estudios anteriores (Ortlieb y Díaz, 1991).

En ambos casos, se complementó la información registrada con la base de datos mundial de especies marinas World Register of Marine Species (WORMS), actualizada al 2018. En el caso de algunas especies, se realizó consulta particular a conocedores sobre la taxonomía de malacofauna como Aldo Indacochea y Rubén Guzmán.

4. ANÁLISIS DE DATOS

Se llevó a cabo un análisis descriptivo y comparativo de las especies encontradas, para cada periodo. Este estudio semi-cuantitativo fue acompañado de un análisis

estadístico que permitiera enriquecer la discusión de los datos observados de una manera gráfica, por lo que lo obtenido a partir de ella no cuenta con la rigurosidad necesaria para realizar inferencias a nivel estadístico.

En primer lugar, se elaboró una matriz madre de cinco categorías taxonómicas: clase, orden, familia, género y especie (Anexo 1). Con ello se estimó el índice de Distinción taxonómica Promedio (Δ^+ , Δ^+) y su variación (Λ^+ , Λ^+). El análisis permite representar las relaciones taxonómicas de los individuos de todas las especies, los valores generan una distribución de probabilidad en forma de embudo (funnel shape distribution), con una media y contornos de confianza al 95%. Este índice posee la ventaja de tener respuesta monótonica y ser independiente del tipo de hábitat, tamaño de muestra y presencia de especies raras. Para ello se aplicó la subrutina TAXDEST (Clarke & Gorley, 2006) del software PRIMER 7.

Para determinar el esfuerzo de muestreo, se aplicó el índice de Chao 2 (Fig. 2) con intervalos de confianza al 97.5%, los resultados fueron obtenidos y graficados usando el paquete Vegan del software R 3.3.1. (Anexo 2).

Se registró las abundancias relativas de especies y número de individuos por sitio, en categoría de familia (Anexo 3). Esto permitió visualizar la mayor contribución presentada por las diferentes familias para cada periodo. Las gráficas se generaron con el Software Graphpad Prism[®] versión 7.

Respecto a la composición de los ensambles de cada sitio, se generó una matriz (1) en la que se registró datos de presencia/ausencia de especies (Anexo 4). A estos datos se les aplicó el índice de similitud de Jaccard (Clarke et al., 2014).

Una segunda matriz (2) fue generada con datos de número de individuos registrados por especie. Se transformó los datos a raíz cuadrada para disminuir el efecto de las especies más abundantes en el análisis en comparación con aquellas que presentaron una única observación (Anexo 5). A estos datos se les aplicó el Índice de similitud de Bray-Curtis. Además, se evaluó la diversidad alfa (H') Shannon & Weaver (1949) para determinar la uniformidad de las especies representadas en términos de abundancias, su valor referencial oscila entre 0.5 y 5.

A ambas matrices (1 y 2), se les realizó un análisis nMDS (escalamiento no métrico multidimensional). Esto permitió una mejor visualización de la disimilitud y dispersión de los ensambles, dentro de un plano de dos dimensiones (Kruskal & Wish, 1978). A fin de probar la significancia en la disimilitud, se aplicó el análisis de similitud (ANOSIM) que arroja un valor de R que oscila entre valores cercanos a “0” (distribución uniforme) y “1” (disimilitud entre los grupos). Para examinar si la dispersión dentro de los grupos en el set de datos era la misma, se aplicó el test de homogeneidad de dispersiones multivariadas (PERMDISP) con 999 permutaciones (Anderson et al. 2008), éste arroja valores significativos cuando el estadístico $p < 0.05$ (Clarke et al. 2014).

Los análisis de similitud, diversidad y NMDS, fueron procesados con el software PRIMER 7 (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research), PRIMER PERMANOVA+.

5. RESULTADOS

5.1. Comparación de la composición taxonómica de especies

La determinación de las conchas colectadas permitió el reconocimiento de un total de 156 especies, 68 de la clase Bivalvia y 88 de la clase Gastropoda. Más detalle por cada categoría taxonómica, se resume en la Tabla 2. El listado completo en base a 5 categorías taxonómicas puede visualizarse en el Anexo 1.

A nivel de especies, el MIS 5e presentó el mayor número con 117 especies. Respecto a individuos, el mayor estuvo representado por: *Argopecten ventricosus* (129), *Cyclinella subquadrata* (74), *Leptopecten tumbezensis* (67), *Americoliva polpasta* (46), *Polinices uber* (36) y *Conus fergusonii* (33) (Fig. 7). El actual, registró un total de 98 especies, el mayor aporte de individuos fue dado por *Donax obesulus* (54), *Trachycardium procerum* (33), *Argopecten purpuratus* (29), *Crucibulum scutellatum* (39), *Stramonita biserialis* (32) y *Bostrycapulus aculeatus* (29) (Fig. 8).

En categoría de familias para el MIS 5e, la familia más representativa fue Pectinidae (4 sps, 245 ind.) con el 18.7% (Fig. 9 y 10) y en el actual, la familia Calyptraeidae (7sps, 134 ind.) aportó el 17.2% de la abundancia relativa total.

Tabla 2. Composición comparativa por clase y nivel taxonómico para el interglacial actual y el MIS 5e.

Clase	Categoría	Actual	MIS 5e
Bivalvia	Orden	11	9
	Familia	20	17
	Género	43	38
	Especie	50	49
Gastropoda	Orden	5	6
	Familia	16	24
	Género	32	44
	Especie	48	68

En cuanto a diversidad, el índice de Shannon & Weaver para el periodo MIS 5e, muestra que el sitio N6 ($H'=4.1$), ubicado a los 4.15°S , tiene la mayor variedad de especies. Para el actual, el sitio más representativo fue N10 ($H'=3.6$) ubicado a los 4.23°S . Ambos sitios se encuentran dentro de la misma unidad biogeográfica (Provincia Panameña).



Figura 7. Especies representativas en el interglacial actual a) *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819), b) *Bostrycapulus aculeatus* (Gmelin, 1791), c) *Crucibulum scutellatum* (Madera, 1828), d) *Stramonita biserialis* (Blainville, 1832), e) *Donax obesulus* (Reeve, 1854) y f) *Trachycardium procerum* (GB Sowerby I, 1833). Las fotos se encuentran a escala de 1cm a menos que señalen lo contrario.

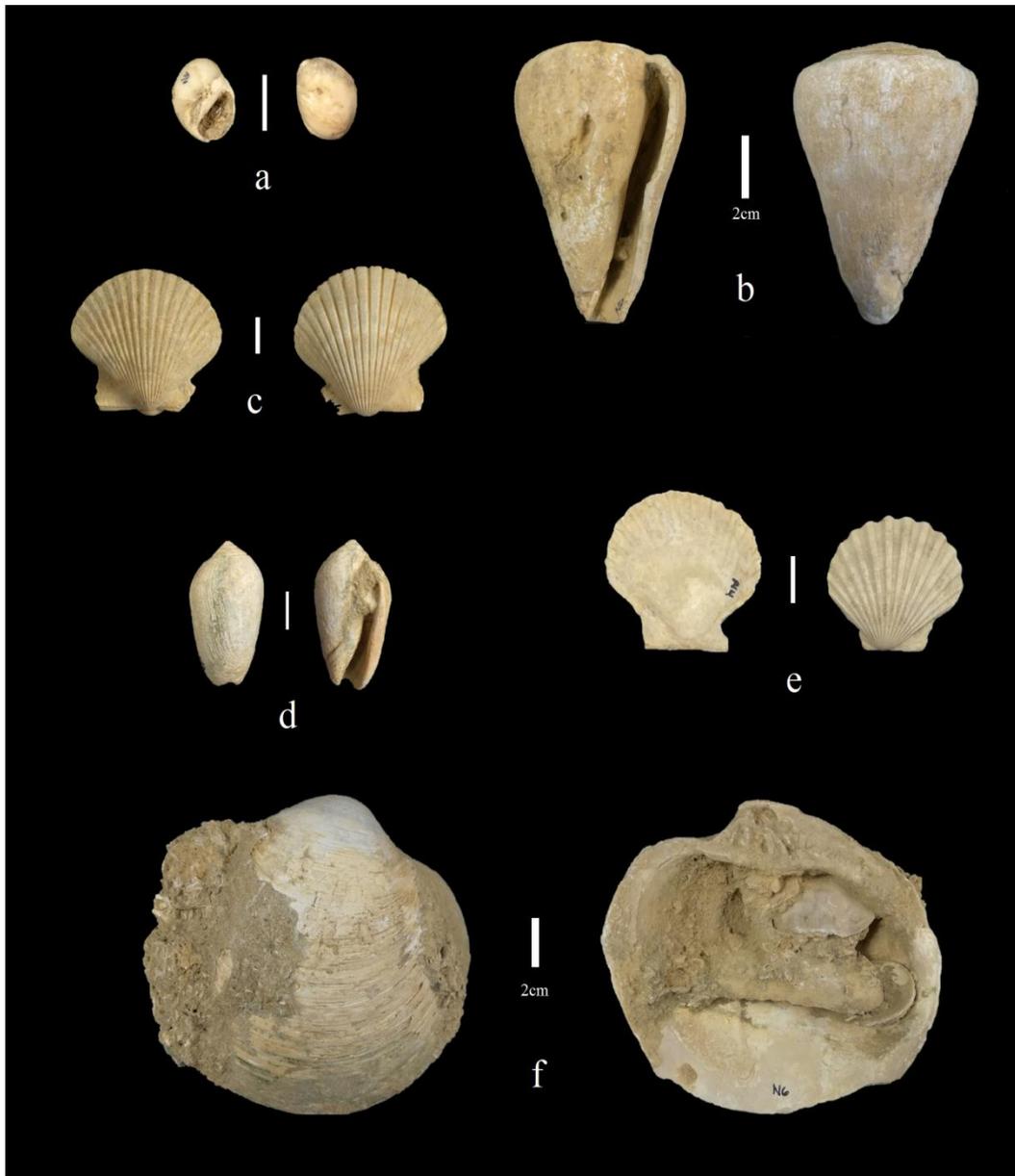


Figura 8. Especies más registradas para el MIS 5e. a) *Polinices uber* (Valenciennes, 1832), b) *Conus fergusonii* (GB Sowerby II, 1873), c) *Argopecten ventricosus* (G.B. SowerbyII, 1842), d) *Americoliva polpasta* (Duclos, 1833), e) *Leptopecten tumbezensis* (d'Orbigny, 1846) y f) *Cyclinella subquadrata* (Hanley, 1845). Las fotos se encuentran a escala de 1cm a menos que señalen lo contrario.

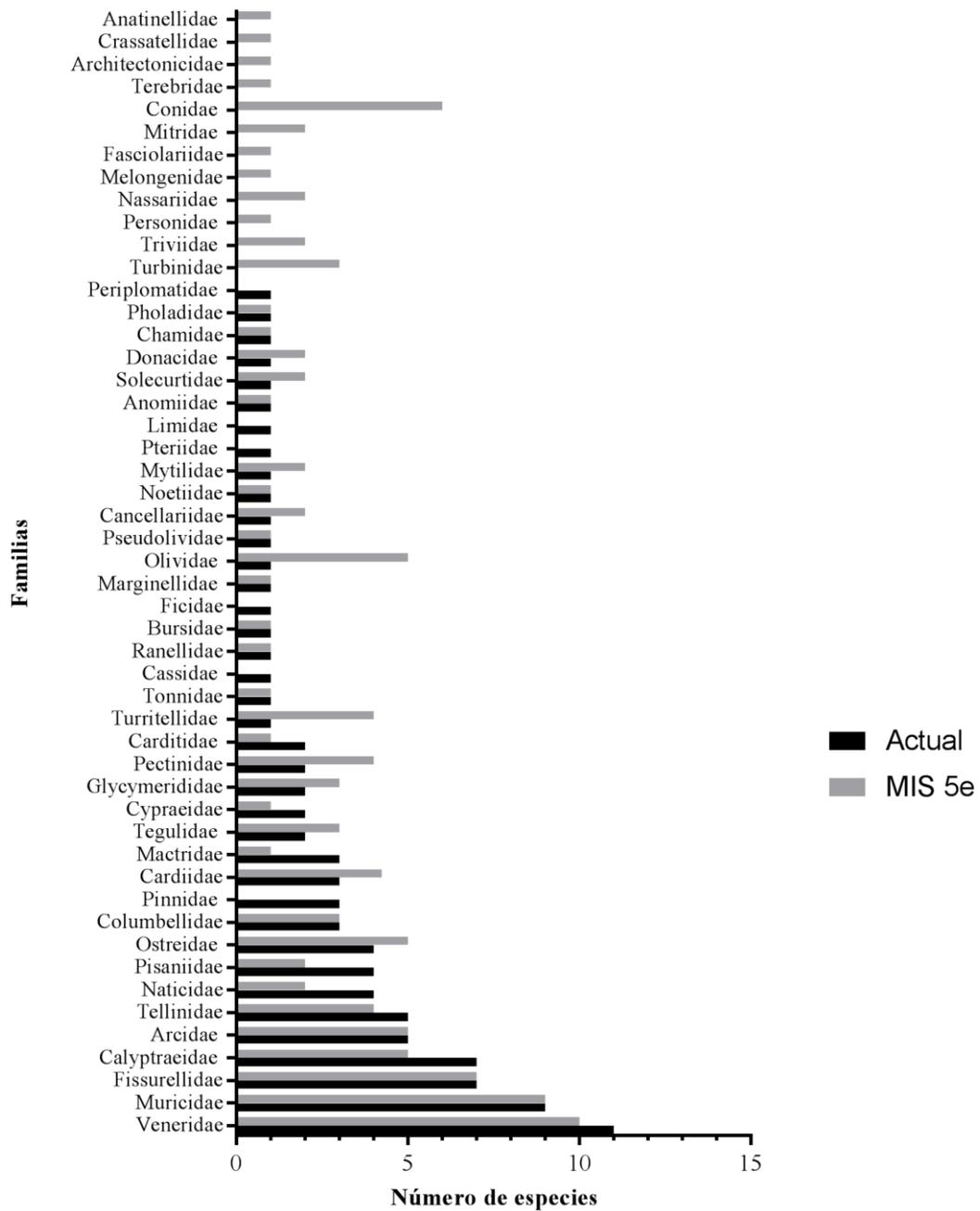


Figura 9. Abundancia expresada en número de especies por familia. En barras de color negro: familias correspondientes al interglacial actual. En barras color gris: las familias atribuidas al interglacial MIS 5e.

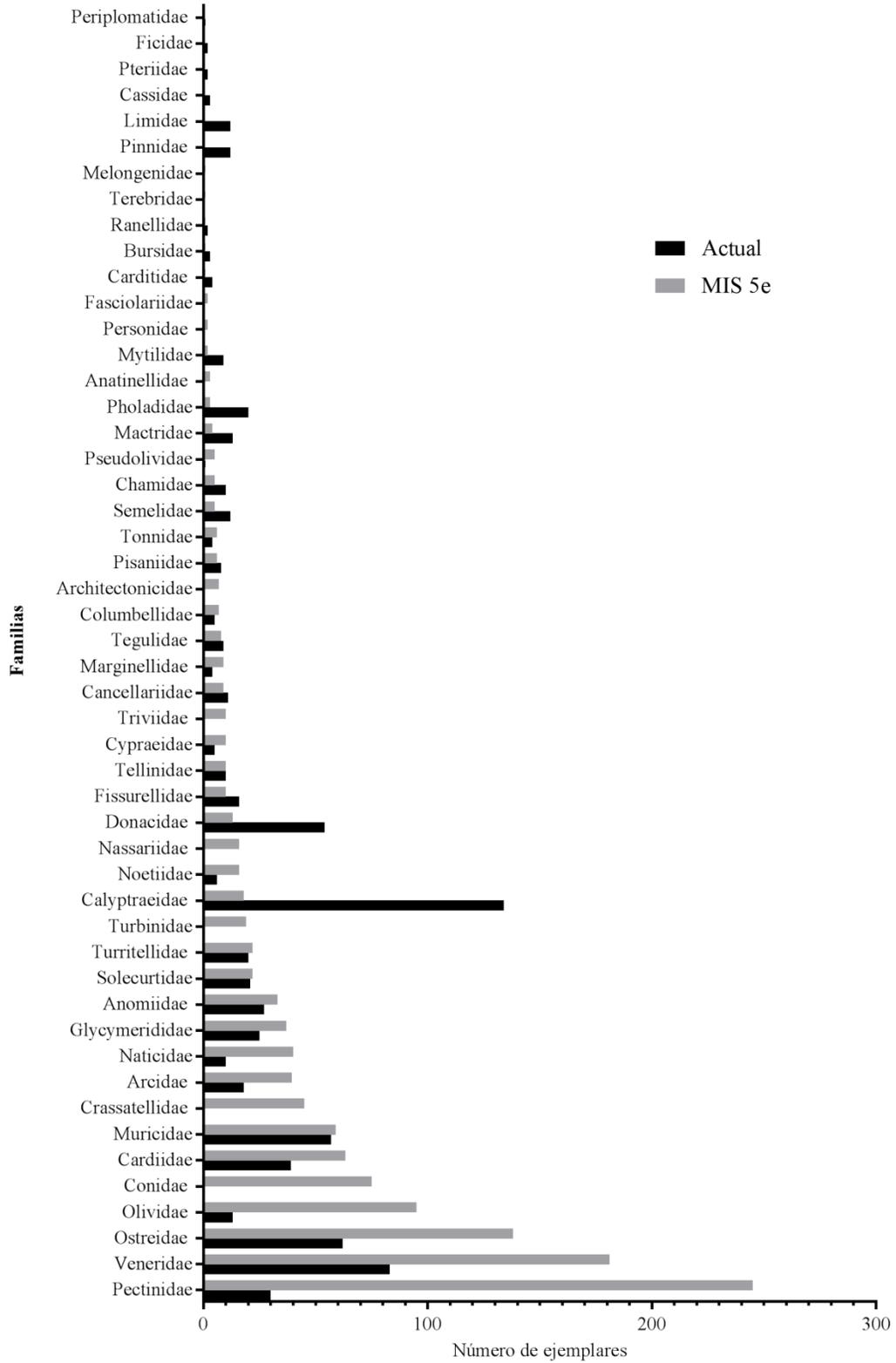


Figura 10. Abundancia expresada en número de ejemplares por familia. En barras de color negro: familias correspondientes al interglacial actual. En barras color gris: las familias atribuidas al interglacial MIS 5e.

Para estandarizar la estimación de riqueza obtenida en los diferentes sitios, se elaboró una curva de acumulación de especies (rarefacción) (Fig. 11). El esfuerzo de muestreo para un mismo sitio en diferente periodo muestra que para el MIS 5e la riqueza obtenida es levemente superior al actual, por ejemplo el valor estimado para 7 sitios es de 111 especies para el actual, mientras que para el MIS 5e el valor estimado se encuentra por encima del intervalo de confianza para esos 7 sitios.

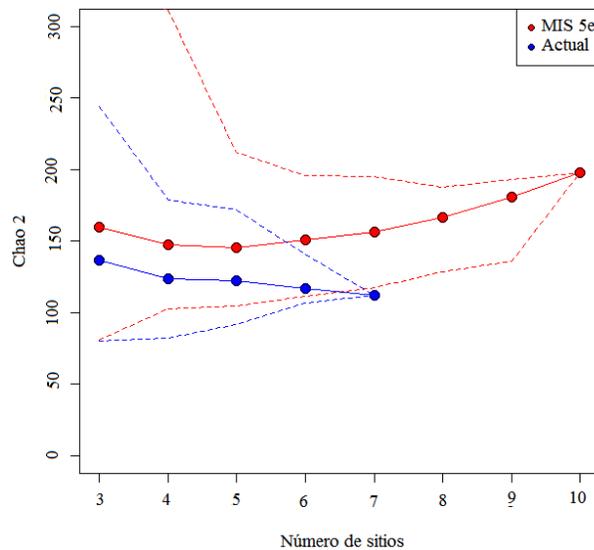


Figura 11. Índice Chao 2 versus número de sitios muestreados (7 para el actual y 10 para MIS 5e). Los intervalos de confianza al 97.5% se muestran en líneas cortadas para cada periodo.

En cuanto a la distinción taxonómica, el valor promedio esperado para ambos periodos fue de $\Delta^+ = 85.34$, con límites de confianza del 95% entre 0.2 y 100 (Fig. 12). El valor promedio de la variación de la distinción taxonómica $\Lambda^+ = 287$. En general,

la mayoría de sitios se ubican dentro del embudo de distribución esperado para ambos periodos, por encima o debajo, pero muy cerca a la media.

El valor para MIS 5e se encuentra por encima de la media ($\Delta+=86.34$) y su variabilidad por debajo del valor promedio ($\Lambda+ =267.4$), sin embargo estas diferencias no fueron significativas ($P>0.05$). Estos valores reflejan una estructura comunitaria más estable en términos de diversidad y una riqueza ligeramente más alta para este periodo. El único sitio que sale ligeramente de los límites de confianza con diferencias significativas ($P\leq 0.05$), es el N6, con un índice de $\Delta+=85.9$ y una variación $\Lambda+ =285.38$, probablemente por ser el sitio con mayor número de especies registrado y presentar más de una especie que pareciera haber sido favorecida por la condiciones ambientales (manifestado como abundancias mucho mayores respecto a las demás especies), tales como *Argopecten ventricosus* (G. B. Sowerby II, 1842) y *Cyclinella subquadrata* (Hanley, 1845).

Para el actual el índice estuvo por debajo de la media ($\Delta+=83.9$) y la variación por encima de la misma ($\Lambda+ =315$), pero estas diferencias tampoco fueron significativas ($P>0.05$), reflejando una estructura de especies también bastante estable. La excepción fue el sitio N1, que presenta valor muy por debajo de la media ($\Delta+=68.33$) en el índice de distinción taxonómica y en consecuencia por encima en la variabilidad de la misma ($\Lambda+ =475$), mostrando diferencias significativas ($P\leq 0.05$). Se considera que se debe a la baja diversidad de especies en ese sitio (8 spp.) respecto al mayor número registrado (N10=42 spp.) y a que las condiciones parecen haber favorecido la

mayor abundancia solo de la especie *Stramonita biserialis* (Blainville, 1832) con 31 ejemplares.

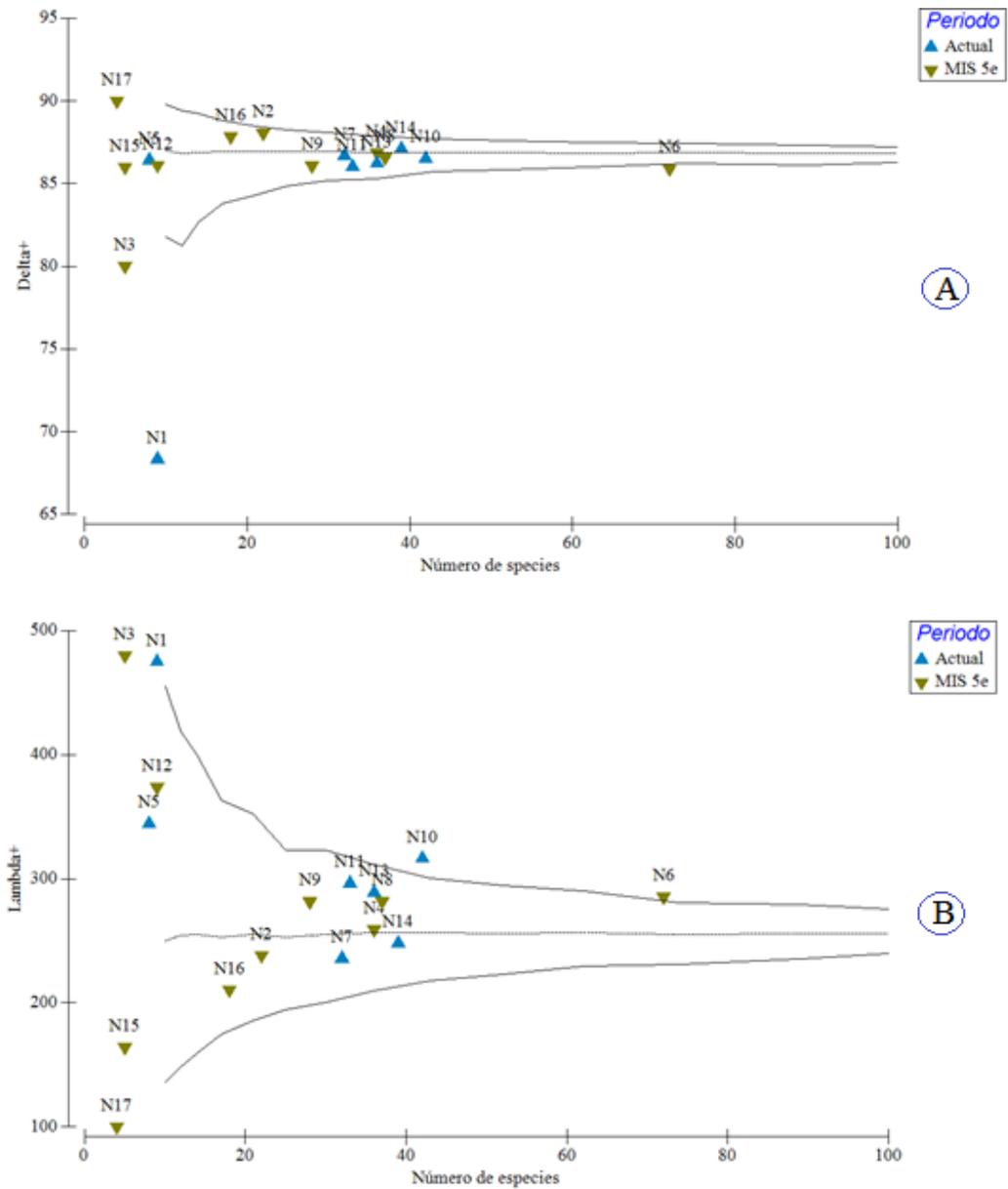


Figura 12. Embudo de confianza (línea discontinua representa la media y la línea continua los intervalos de confianza al 95%). A) Índice de distinción taxonómica promedio (Delta+) y B) Variación de la distinción taxonómica (Lambda+).

5.2. Comparación de la composición estructural en base a especies

El índice de similitud de Jaccard, muestra que en el interglacial actual, los sitios N13 y N14 presentan valores de mayor similitud en su composición de especies (en una escala del 0 al 100). Esto se refleja también en los sitios N10 y N11. En el caso del interglacial MIS 5e, los sitios más cercanos en valores de similitud son N6 y N8 y N15 y N17 respectivamente (Tabla 3).

El gráfico de dispersión obtenido con el nMDS a partir de datos de presencia/ausencia de especies comparado entre periodos (Fig. 13), permite una mejor visualización de este patrón de mayor similitud entre los sitios, expresado como distancias más cercanas entre los puntos de muestreo. Espacialmente, el periodo actual muestra el agrupamiento de especies en tres ensambles, que parecen distribuirse separadamente por latitudes. El primer ensamble se conforma por los sitios N1 y N5 (3.72-3.88°S) al que se denominó A1(A=Actual), el siguiente por los sitios N7, N10 y N11 (4.15-4-24°S) que corresponde a A2 y el último por los sitios N13 y N14 (5.67-5.68°S) denominado A3. Por otro lado, en el MIS 5e, es posible distinguir sólo dos agrupamientos de especies, el primero conformado por N2, N3, N4, N6, N8 y N9 (3.76-4.17°S) denominado M1 (M=MIS 5e) y el segundo por N12, N15, N16 y N17 (4.96-5.84°S) denominado M2.

En la comparación entre periodos, el grupo A1 del actual, no parece estar cercano a ningún grupo del MIS 5e. Sin embargo, los grupos A2 (4.15-4-24°S) y M1 (3.76-

4.17°S) resultan ser muy cercanos en similitud de especies, así como el grupo A3 (5.67-5.68°S) y M2 (4.96-5.84°S).

El test de dispersión PERMDISP no significativo (F= 2.5; P=0.2), mostró que en general la composición estructural de especies entre ambos periodos es similar. Esta información coincide con la observada, en la que se registra 98 especies diferentes para el interglacial actual y 117 para el MIS 5e.

Tabla 3. Similitud de Jaccard en escala de 0 a 100, entre sitios para ambos periodos.

	N1	N2	N3	N4	N5	N6	N7	N8	N9	N10	N11	N12	N13	N14	N15	N16	N17
N1																	
N2	0.0																
N3	0.0	8.0															
N4	2.3	20.8	7.9														
N5	6.3	11.1	0.0	12.8													
N6	5.2	14.6	5.5	25.6	6.7												
N7	5.1	10.2	2.8	6.3	11.1	16.9											
N8	2.2	18.0	5.0	25.9	9.8	34.6	15.0										
N9	0.0	6.4	3.1	12.3	0.0	20.5	9.1	20.4									
N10	4.1	23.1	4.4	14.7	13.6	20.0	25.4	25.4	11.1								
N11	5.0	19.6	0.0	9.5	5.1	18.0	25.0	20.7	8.9	31.6							
N12	0.0	6.9	16.7	4.7	13.3	8.0	5.1	7.0	2.8	4.1	5.0						
N13	4.7	5.5	0.0	10.8	7.3	16.1	15.3	12.3	10.3	13.0	21.1	9.8					
N14	0.0	5.2	0.0	10.3	6.8	15.6	12.7	18.8	8.1	12.5	22.0	11.6	63.0				
N15	0.0	3.8	0.0	0.0	8.3	4.1	2.8	2.4	3.1	0.0	5.6	27.3	10.8	10.0			
N16	3.8	5.3	0.0	10.2	8.3	12.5	8.7	12.2	7.0	7.1	13.3	17.4	17.4	21.3	21.1		
N17	0.0	4.0	0.0	2.6	0.0	2.7	0.0	5.1	3.2	2.2	2.8	18.2	8.1	7.5	28.6	10	



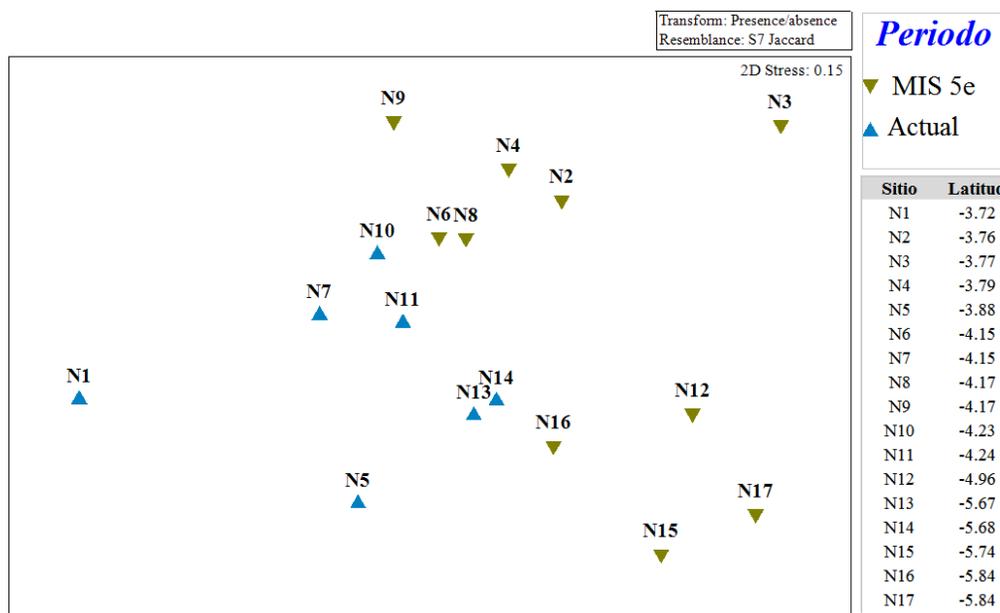


Figura 13. Gráfico nMDS por sitios para la composición de la estructura basado en presencia/ ausencia de especies. Cada periodo está representado en código de color (mostaza: MIS 5e, celeste: Actual). Los sitios más cercanos entre sí expresan una mayor similitud entre ellos. Latitudes de cada sitio se incluyen como referencia.

5.3. Comparación de la composición estructural en base a datos de abundancias de individuos por especie

El índice de Bray Curtis permitió determinar los sitios más relacionados en términos de abundancia. La mayor similitud entre sitios expresada en valores del 0 al 100 para el periodo actual, se observa entre los sitios N10 y N11 y N13 y N14 (Tabla 4). Para el MIS 5e, la mayor similitud se da entre los sitios N6 y N8 y N15 y N17.

Con ayuda del gráfico generado por el análisis nMDS, se visualizó una vez más las distancias entre los sitios, pero en esta ocasión a partir de datos transformados a raíz cuadrada de abundancias de individuos. El agrupamiento mostrado en la dispersión siguió el mismo comportamiento que el mostrado en el realizado a partir de especies (Fig. 14). Así, para el periodo actual el primer ensamble A1(A=Actual), se conforma por los sitios N1 y N5 (3.72-3.88°S), el siguiente ensamble A2 por los sitios N7, N10 y N11 (4.15-4-24°S) y el ensamble A3 por los sitios N13 y N14 (5.67-5.68°S). En el caso del MIS 5e, se visualiza también dos agrupamientos, el primer ensamble M1 (M=MIS 5e) conformado por N2, N3, N4, N6, N8 y N9 (3.76-4.17°S) y el segundo por N12, N15, N16 y N17 (4.96-5.84°S) denominado M2.

Tabla 4. Similitud de Bray Curtis entre sitios en escala de 0 a 100 para ambos periodos.

	N1	N2	N3	N4	N5	N6	N7	N8	N9	N10	N11	N12	N13	N14	N15	N16	N17
N1																	
N2	3.6																
N3	6.5	14.4															
N4	4.6	25.5	21.1														
N5	12.3	19.3	8.3	18.0													
N6	6.5	20.2	8.2	26.1	8.9												
N7	10.3	14.6	5.8	8.7	14.1	22.5											
N8	5.1	30.9	9.8	32.6	15.2	41.4	22.7										
N9	2.8	10.7	7.6	17.8	3.1	25.5	15.5	30.8									
N10	8.7	30.9	7.8	20.3	22.8	26.0	40.6	32.8	16.7								
N11	9.5	28.0	3.6	14.2	14.1	21.3	38.3	28.6	15.0	45.5							
N12	5.0	13.5	27.8	7.8	17.9	13.8	11.4	11.2	6.7	6.9	9.4						
N13	6.2	7.8	2.3	12.3	8.9	24.7	23.1	16.0	16.7	19.1	27.7	20.2					
N14	2.1	7.9	2.3	13.8	9.0	23.4	20.7	22.5	15.6	18.8	28.2	18.7	68.7				
N15	6.7	10.4	9.3	2.6	17.1	6.7	7.1	5.8	6.4	2.6	11.1	40.7	20.3	20.5			
N16	6.6	8.9	3.8	11.9	11.1	16.6	15.9	17.0	11.7	12.3	18.3	26.4	32.0	36.5	35.6		
N17	6.9	8.8	9.8	5.3	9.0	5.1	3.0	8.9	7.9	5.3	7.6	32.8	18.2	18.1	69.4	26.2	

Actu
al
MIS
5e

Comparando ambos periodos interglaciales de acuerdo a las abundancias registradas, relaciona de nuevo a los grupos A2 (4.15-4.24°S) y M1 (3.76-4.17°S) siendo muy cercanos en similitud y a los grupo A3 (5.67-5.68°S) y M2 (4.96-5.84°S). El grupo A1 del actual, no parece estar cercano a ningún grupo del MIS 5e.

El test de similitud ANOSIM muestra diferencias en la composición de abundancias de individuos entre ambos periodos, y que esta disimilitud se encuentran al borde de la significancia estadística (R=0.181, P=4.8%). Esto se relaciona con lo observado de 777 individuos registrados para el interglacial actual y 1309 individuos para el MIS 5e.

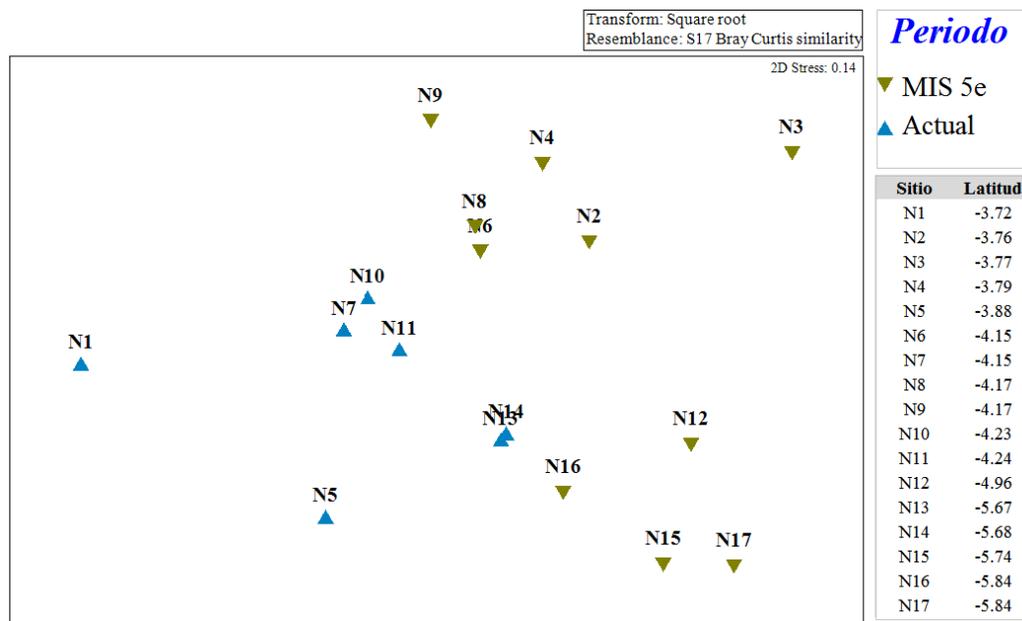


Figura 14. Gráfico nMDS por sitios para la composición de la estructura basado en datos de abundancia de individuos. Cada periodo está representado en código de color (mostaza: MIS 5e, celeste: Actual). Los sitios más cercanos entre sí expresan una mayor similitud entre ellos. Latitudes de cada sitio se incluyen como referencia.

6. DISCUSIÓN

- **Diferencias en la composición taxonómica de especies**

Leves diferencias fueron encontradas en la composición de especies, en términos de diversidad y abundancia de la malacofauna que habitó el interglacial actual y el MIS 5e. Esta tendencia también fue encontrada y descrita anteriormente por Ortlieb y Diaz (1991) a lo largo del Pleistoceno superior para la región norte del Perú. Sin embargo, no es válido concluir que el MIS 5e tuvo mayor diversidad y abundancia de especies determinadas en este estudio. En primer lugar, porque en la actualidad las mismas especies habitan aún la región (Ramirez et al., 2003). En segundo lugar, si bien es factible comparar depósitos fosilíferos con conchas arrojadas en la playa, guiándose de uno de los principios en tafonomía en el que se asume que las conchas están promediadas en el tiempo o “time-averaged” (Kidwell & Bosence, 1991). Ello implica que las especies han muerto en diferentes momentos de tiempo que puede ser de hasta centenas de años. Este concepto es útil por ejemplo a escala estacional, tomando en cuenta que el muestreo fue realizado en invierno, no se esperaría que un muestreo en verano arroje resultados significativamente diferentes a los aquí obtenidos. Pero, cuando se pretende comparar dos periodos interglaciales, en términos de abundancias, se debe ser cauteloso y considerar la probabilidad de que los datos de abundancia de especies registrados en una terraza marina estén sobreestimados respecto a los actuales (Kidwell, 2013), pese al uso del mismo método de muestreo. En ese sentido, se considera que la composición de la malacofauna de la región norte del Perú se ha mantenido estable hasta la actualidad.

Esta posición se refuerza cuando se da una visión desde la categoría de familia, actualmente se considera que las familias más abundantes en número de especies son Veneridae y Muricidae (Paredes et al., 1999; Ramirez et al., 2003) y en el MIS 5e las mismas familias muestran mayor representatividad, aunque no necesariamente hayan sido las más abundantes en número de ejemplares.

La ausencia de ciertas especies actuales en las terrazas del MIS 5e (en este estudio), tales como *Atrina maura* (manglares), *Pteria sterna* (manglares infralitoral limoso) *Cumingia mutica* (fondo arenoso), *Limaria pacifica* (meso e infralitoral), *Tivela hians* (meso e infralitoral arenoso, manglares), *Macoploma lamproleuca* (fondo arenoso fangoso), *Mactrotoma velata* (fondo arenoso fangoso), *Periploma planiusculum* (fondo arenoso poco profundo), y los gastrópodos *Crepidula lessonii* (infralitoral sobre valva de otros organismos), *Crucibulum lignarium* (infralitoral, sobre valva de otros moluscos), podría explicarse porque los ambientes en los que se desarrollan no llegaron a formarse, o que esos ambientes han sido ya erosionados (Ortlieb, 1978).

La especie *Atrina oldroydii* (Dall, 1901), actualmente distribuida desde California a Chile, se registra a partir de Bernard, 1983, sin figurar en el reporte de Olsson (1961). Ésta y las especies *Semicassis centiquadrata* (Valenciennes, 1832) y *Lucapinella crenifera* (GB Sowerby, 1835) no son reportadas por Ortlieb y Diaz (1991) para el Pleistoceno superior. Existe registro fósil de las especies antes mencionadas para el Cuaternario de Panamá y Ecuador, por lo que se asume que durante el máximo interglacial el rango de distribución no llegaba 5.23°S, 3.87°S se

asume que procesos de disolución inducidos por efectos químicos a la composición de minerales que componen la concha, podrían explicar su ausencia. Se considera por ejemplo, que la calcita es 35% menos soluble frente a la aragonita, actuando como barrera ante la disolución (Morse et al., 1980; Mucci, 1983; Taylor y Reid, 1990; Harper et al., 1993), sin embargo esta propiedad cambia ante la agregación de partículas de Mg, haciéndola incluso más soluble que la aragonita (Andersson et al., 2008). En general, el proceso de fosilización o preservación en el tiempo de las conchas depende de la circunstancialidad de los diferentes eventos dinámicos de erosión que sufre la terraza marina.

- **Diferencias en la estructura espacial de especies entre periodos**

La dispersión mostrada por los ensambles en la estructura espacial en base a especies para el periodo actual (A) parece agruparlos en tres ensambles: grupo A1 conformado por los sitios N1 y N5 (3.72-3.88°S), grupo A2 conformado por N7, N10 y N11 (4.15-4-24°S) y grupo A3 que incluye los sitios N13 y N14 (5.67-5.68°S) (Fig. 13). Si bien en la mencionada figura, los sitios N1 y N5 no parecen tan cercanos entre sí, en similitud ambos presentan el mismo número de especies (8 spp.), compartiendo sólo una especie en común, *Tivela planiculata* (Philippi, 1851), todas las especies tienen en común ser esencialmente de aguas cálidas. A partir de ello, se plantea que la aparente separación en base a similitud de especies, podría relacionarse a las unidades biogeográficas en las que habitan.

Se ha identificado que los diferentes taxones y para este caso en específico, los moluscos, se distribuyen según factores abióticos de donde habitan, como la TSM que presentan las masas de aguas en esas latitudes. Esto coincide con lo mencionado por muchos años sobre la existencia de una provincia intermedia entre la cálida Panameña y la fría Peruana, antiguamente denominada Paita Buffer Zone (Olsson, 1961; DeVries, 1987), y que en las últimas décadas esta observación fue cobrando interés debido a la importancia que significa como ecorregión y zona de protección de fauna marina (Vegas-Velez, 1980; Hooker et al. 2013). En ese sentido, el reciente estudio de Ibañez (2016) en base al estudio de macrobentos del intermareal rocoso refuerza la existencia de tres unidades biogeográficas distintas entre sí por temperatura superficial del mar (TSM) y salinidad que las caracterizan, ro bio-regionalización de especies latitudinalmente en provincia Peruana (desde 5.5°S), una Zona de Transición (4.5-5.5°S) y la Panameña (hasta 4.5°S); esta separación coincide con el agrupamiento mostrado por los ensambles de moluscos del presente estudio. Sin embargo, esta misma situación no se refleja en los ensambles del MIS 5e, aquí la estructura se dispersa en dos grandes ensambles siendo el menos diverso el que se encuentra más al Sur. Tejada (2016) encontró que la riqueza en el presente, aumenta hacia el Norte de los 5°S, tal como se ha podido confirmar en el presente estudio. En ese sentido, se sugiere que: a) Para el MIS 5e la zona M1 corresponde a la zona de transición con una posición más al Norte y M2 a la provincia Panameña o que b) M1 corresponde a la provincia Panameña y durante el MIS 5e la zona intermedia no cubría un rango geográfico tan amplio como el actual. La propuesta “a” se refuerza con el hecho de haber registrado un individuo de *Choromytilus chorus* (Molina,

1782) en el sitio N15 (5.74°S), especie que Ortlieb y Diaz reportan en la localidad de Acapulco, Zorritos (3.74°S) y en Punta Pariñas, La Brea (4.40°S) y cuya distribución actual se encuentra a partir de los 7.4°S. Otras especies muestran similar comportamiento, tales como *Thaisella chocolata* (Duclos, 1832) que actualmente se distribuye desde los 6°S y en terraza fue encontrada 4.2°S y Ortlieb y Diaz la registran también para los 3.74°S, o *Prisogaster niger* (W. Wood, 1828) que está registrada desde los 5.2°S, pero para el último interglacial aparece desde los 3°S. Asumiendo esta posición, se podría sugerir que ocurrieron eventos de enfriamiento frente a la costa de la región norte que provocaron el reforzamiento de la corriente de Humboldt, tomando en cuenta que este comportamiento de la corriente se da durante periodos fríos, como se sabe ocurre actualmente a escala estacional. Este comportamiento también se reportó durante los cambios de periodos cálidos (interglacial) a fríos (glacial) (Patterson & Lanning, 1967; Simpson & Halfer, 1978; Webb, 1978). De acuerdo a lo propuesto anteriormente por Ortlieb y Diaz (1991), algunas localidades de la región norte podrían haber presentado condiciones más frías que las actuales, usando como referente el agrupamiento espacial de los ensambles vistos en el MIS 5e, se sugiere condiciones de TSM en promedio menos cálidas que las conocidas actualmente para la región al Sur de los 4.2°S.

- **Otras singularidades encontradas**

Especies de ecosistemas tipo manglar fueron encontradas en la terraza N4 (Fig. ubicada a los 3.79°S en Canoas de Punta Sal, Tumbes: *Anadara tuberculosa* (GB

Sowerby I, 1833), *Melongena patula* (Broderip y Sowerby, 1829), *Strombina lanceolata* (GB Sowerby I, 1832), *Polinices uber* (Valenciennes, 1832), *Cancellaria solida* (GB Sowerby I, 1832), *Argopecten ventricosus* (G.B. SowerbyII, 1842) y *Pusula solandri* (Gray, 1832). Este sitio se ubicó cerca a la Quebrada Cardalitos, frente a la actual Langostinera “Cardalitos”. De acuerdo a la presencia de más de una especie considerada endémica en esta terraza se presume que durante el MIS 5e sistemas tipo albuferas o manglar existieron en esta zona ya que especies como *Anadara tuberculosa* vive en las zonas mesolitorales necesariamente asociada a las raíces del mangle (*Rhizophora* spp.) que caracteriza a estos ecosistemas de alta salinidad (Mackenzie, 2001; Borda y Cruz, 2004; Mendoza et al, 2017), 37 ejemplares de esta especie fueron determinados presentando la mayor abundancia para el sitio respecto a las demás especies en su mayoría con sólo 2 a 3 ejemplares.

Es probable que El Santuario nacional los Manglares de Tumbes que se ubica a los 3.56°S, haya cubierto antiguamente una mayor extensión que la que tiene hoy llegando hasta los 3.8°S. La misma situación podría haberse dado con el manglar “San Pedro de Vice” ubicado desde los 4.71°S. Estudios calculan que el 0.18% de este ecosistema se pierde cada año debido al cambio climático y por efecto antrópico (Richards & Friess, 2015; Ward et al., 2016). No se sabe con certeza los límites latitudinales que pudieron cubrir estos manglares durante el MIS 5e, pero las especies encontradas parecen hablar de una mayor extensión que la actual, esto no sería de sorprender tomando en cuenta que este tipo de ecosistema son propios de zonas tropicales como la estudiada. La presencia de especies como *Chione tumens*, que no

se encuentra registrada en las especies actuales para la región (su distribución está restringida al país de Ecuador) y *Nodipecten subdonosus* que se considera actualmente, solo se registra durante periodos “El Niño” hablan de la constante dinámica de eventos de calentamiento en esta región. Estos eventos son generalmente seguidos por eventos de enfriamiento, que ocasiona también cambios en la distribución de especies, como lo observado con la presencia de ejemplares de *Choromytilus chorus* y *Thaisella chocolate*, sin embargo este último comportamiento poco común hablaría de periodos fríos de gran amplitud. En general el solapamiento de especies de aguas cálidas, frías y de manglar (Fig. 15) sugiere periodos en promedio mayormente fríos en comparación a lo actual contrario a lo propuesto por Ortlieb y Diaz (1991) en donde se sugiere que regionalmente las condiciones predominantes de TSM para el norte del Perú fueron similarmente calidas a las actuales.

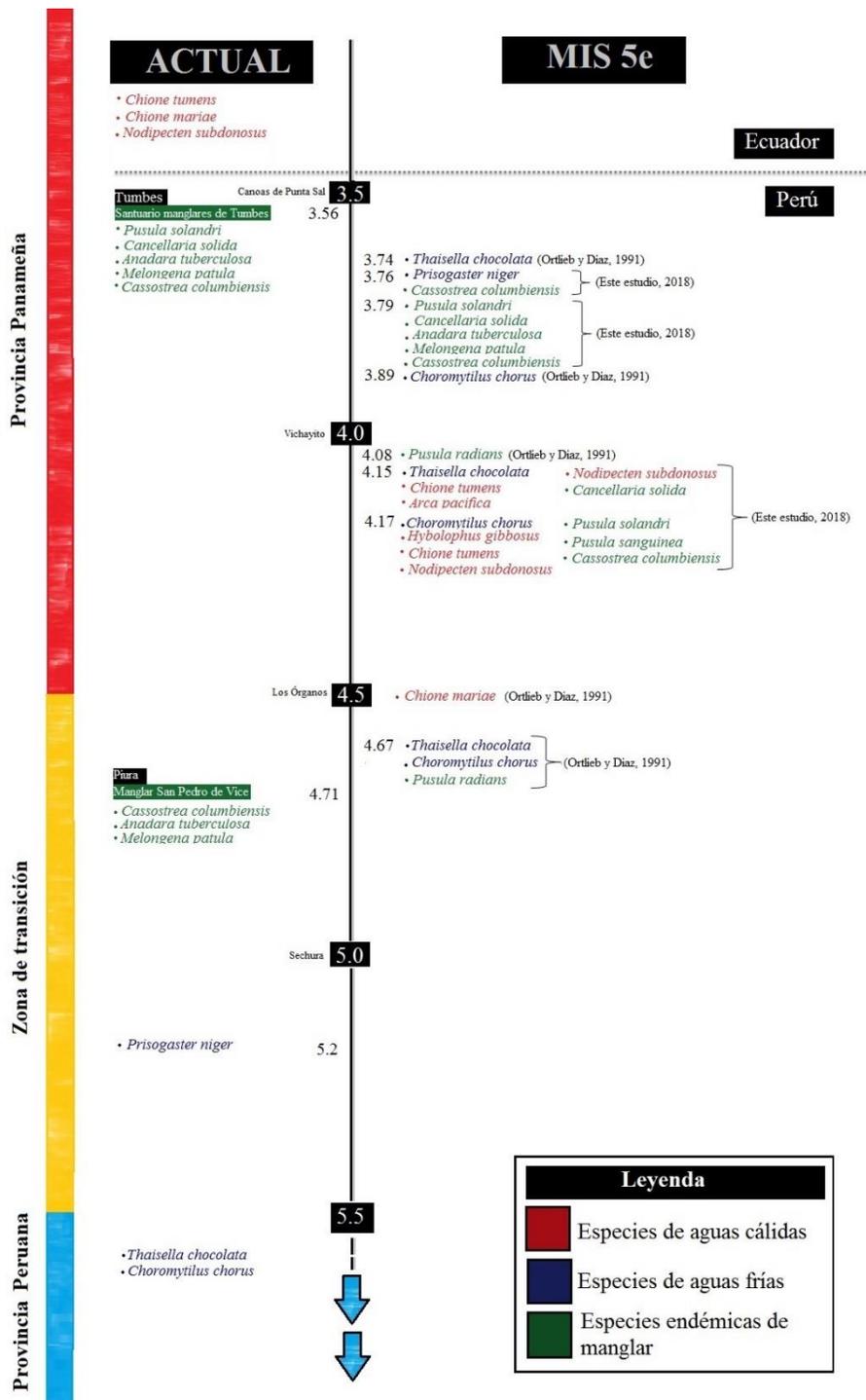


Figura 15. Resumen de las principales particularidades en la distribución de especies entre el Actual y el MIS 5e en relación a las condiciones paleoceanográficas de la región norte.

- **El caso de *Panopea globosa***

El hallazgo de un ejemplar de *Panopea globosa* (Bivalvia: Hiatellidae) en el sitio N8 (4.17°S) provocó incertidumbre para el MIS 5e. El género y la especie no están reportados para la región en ninguna era geológica. Si bien el género es considerado cosmopolita, la especie es endémica del golfo de California y la población se localiza desde Baja California hasta Sinaloa entre los 27° 51" y 27°55" N (Keen, 1971), aunque en la última década se ha visto que su rango biogeográfico de distribución se ha ampliado hasta Bahía Magdalena, México (24°38'N) (Pablo de Jesús, 2012, Gonzales et al. 2013). La única observación en el muestreo, lleva a inferir que no se trató de una población que haya logrado establecerse en la región. Por tratarse de una especie sésil que se asienta en el sedimento hasta a 1m de profundidad (Cortez et al. 2014), se descarta la posibilidad de que haya llegado como adulto a la costa norte de Perú, esta información se basa en la longitud alcanzada como edad reproductiva, que actualmente es de 9.19cm (Aragón, 2015), nuestro ejemplar mide 17cm. La posibilidad de que se haya tratado de un transporte larval favorecido por corrientes es más aproximada. Si bien es una especie longeva, llegando a vivir hasta 100 años, su estado larval sólo dura ~15 días (Calderón y Aragón 2011; Ferreira-Arrieta et al., 2015; Pérez, 2017), pensar en un transporte directo no es viable debido a la distancia geográfica. Parches de poblaciones pudieron ser retenidos tipo sumidero y dispersarse en estado larval hacia el sur durante una amplia escala de tiempo. En este punto cabe resaltar que el desove depende del tipo de sustrato, que preferentemente debe ser arenoso, arcilloso o limoso (Bradbury et al., 2000) y éste no coincide con el sustrato

en el que fue hallado, correspondiente a sedimento de arenisca con conglomerados. Puede llegar a liberar entre 7 a 10 millones de huevos (DFO, 2000), y en su estrategia reproductiva tiende a ser una especie conservadora pues acumula reservas energéticas antes comenzar la gametogénesis (Tapia, 2014). El éxito reproductivo depende también de un descenso en la temperatura ($\sim 18^{\circ}\text{C}$) (Arambula-Pujol et al., 2008), lo que no se podría asegurarse respecto a las temperaturas en la costa norte, se considera que la temperatura no bajó de los 23°C a los 3.5°S (CLIMAP, 1984), pero el ejemplar fue hallado a los 4.17°S por lo que no puede asegurarse que la temperatura fue similar. Si bien esas características son las más importantes para el establecimiento temporal o definitivo de la especie, existen otros factores limitantes en la etapa larval, tales como la disponibilidad de alimento, pH, CO_2 , turbidez del agua y corrientes oceánicas (Goodwin & Pease, 1991; Pineda, 2000; Watson et al., 2009). Queda pendiente establecer una conexión de cómo las corrientes oceánicas y sus características físicas influenciaron y permitieron la premisa propuesta, de partida podría descartarse eventos abruptos debido a que su tasa de supervivencia en la etapa pelágica es baja (0.372) respecto a los adultos. Aunque se ha mostrado la adaptabilidad y elasticidad de la población (Ramirez et al., 2015) y durante el Pleistoceno hubo picos de temperatura bajos (Labeyrie et al., 2003) que pudieron haber favorecido su desplazamiento latitudinal, no existe registro de poblaciones intermedias que permitan afirmar lo antes expuesto.

7. CONCLUSIONES

- La composición comparativa de la malacofauna entre el MIS 5e y el actual, no muestra variaciones relevantes. Por el contrario, parece haberse mantenido estable en términos de diversidad tanto a nivel de especies como de familias.
- La aparente distribución espacial reflejada por los ensambles (agrupados en tres para el actual y en dos para el MIS 5e), sugiere cambios en la distribución de especies con un comportamiento diferente para cada periodo que se relaciona a las provincias biogeográficas en las que habitan de acuerdo a sus preferencias de temperatura. La similitud mostrada entre dos de las agrupaciones de cada periodo coincidente con la Provincia Panameña y la Provincia Peruana, sin poder confirmar una relación con la posición latitudinal de la Zona de Transición.
- Desde un punto de vista general de las peculiaridades encontradas, se considera que las condiciones paleoceanográficas de TSM del MIS 5e fueron mayormente frías en comparación a las actuales.
- El aporte del presente estudio muestra que en base a las diferencias encontradas en la distribución de algunas especies durante el MIS 5e respecto al actual se relaciona a eventos anómalos de TSM tanto de calentamiento como de enfriamiento, tal como se registra actualmente, la duración de estos eventos probablemente difieren de los que se registran desde el Holoceno, aunque podría inferirse que fueron de mayor permanencia. Las implicancias requieren ser profundizadas con estudios isotópicos que permitan corroborar o enriquecer lo aquí observado.

8. REFERENCIAS

- Aguirre, M., Donato, M., Richiano, S., Farinati, E. (2011). Pleistocene and Holocene Interglacial molluscan assemblages from patagonian and bonaerensian littoral (Argentina, SW Atlantic): Palaeobiodiversity and palaeobiogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 308(3–4), 253-524.
- Aguirre, M., Donato, M., Richiano, S., Farinati, E. (2013). *Tegula atra* (Lesson, 1830) (Mollusca, Gastropoda) in the marine quaternary of Patagonia (Argentina, SW Atlantic): Biostratigraphical tool and paleoclimate-paleoceanographical signal. *Quaternary International* 305:163-187.
- Aguirre, M., Pérez, I. Negro, Y. (2006). Morphological variability of *Brachidontes Swainson* (Bivalvia, Mytilidae) in the marine Quaternary of Argentina (SW Atlantic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 239, 100–125.
- Aguirre, M.L. (2003). Late Pleistocene and Holocene palaeoenvironments in Golfo San Jorge, Patagonia: molluscan evidence. *Marine Geology*, 194(3 - 30).
- Aguirre, M.L., Negro Sirch, Y., Richiano, S., (2005). Late Quaternary molluscan assemblages from Bahía Bustamante coastal area (Patagonia, Argentina): palaeoecology and palaeoenvironments. *Journal of South American Earth Sciences*, 20, 13-32.
- Aguirre, M.L., Richiano, S., Negro Sirch, Y., (2006). Palaeoenvironments and palaeoclimates of the Quaternary molluscan faunas from the coastal area of Bahía Vera-Camarones (Chubut, Patagonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 229, 251–286.
- Álamo, V., & Valdivieso, V. (1997). Lista sistemática de moluscos marinos del Perú (2da edición, revisada y actualizada). Publicación Especial, Instituto del Mar del Perú (183 pp).
- Andersson AJ, Mackenzie FT, Bates NR. (2008). Life on the margin: Implications of ocean acidification on Mg-calcite, high latitude and cold-water marine calcifiers. *Marine Ecology Progress Series*, 373, 265-73.
- Andrus, C.F.T., Crowe, D.E., Sandweiss, D.H., Reitz, E.J., Romanek, C.S. (2002). Otolith N18O record of Mid-Holocene Sea Surface Temperatures in Peru. *Science* 295, 1508-1511.
- Aragón, E., Castillo, S., Ponce, J., Cruz, R., Rodríguez, G., & Pérez, R. (2017). Distribución potencial de almeja de sifón *Panopea globosa* del Golfo de California en un escenario de cambio climático. *Acta Universitaria*, 27 (3), 28-35.
- Aragón, E. A. (2015). Talla de madurez de almeja de sifón *Panopea globosa* en la parte central del Golfo de California. *Acta universitaria*, 25(5), 03-10.

- Arambula, E., García, A., Alcántara, E., & Aragón, E. (2008). Aspectos de la biología reproductiva de la almeja de sifón *Panopea globosa* (Dall 1898) en el Golfo de California. *Hidrobiológica*, 18(2), 89-98
- Barahona, S. (2017). *Patrones filogeográficos de dos moluscos intermareales a lo largo de un gradiente biogeográfico en la costa norte del Perú* (Tesis de Maestría). Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima.
- Bosworth, T. O. (1922). Geology of the Tertiary and Quaternary periods in the northwestern part of Peru. London: MacMillan and Co., (434 pp).
- Bradbury, A., B. Sizemore, D. Rothaus & M. ULRICH. (2000). Stock Assessment of Subtidal Clams (*Panopea abrupta*) in Washington. Marine Resources Unit, Fish Managements Division, Fish Program. Estados Unidos (68 pp).
- Broecker WS, Thurber DL, Goddard J, Ku TL, Matthews RK, Mesolella KJ. (1968). Milankovitch Hypothesis supported by precise dating of coral reefs and deep sea sediments. *Science* 159, 297-300.
- Calderón, J. M., Moreno, C. E., & Zuria, I. (2012). La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(3), 879-891.
- Calderón, L. E. y Aragón. E. A. (2011). Vivir cien años: la almeja generosa en el Pacífico mexicano. *Ciencia y Desarrollo*, 237(250), 10-17.
- Capron E, Govin A, Stone E. J., Masson-Delmotte V., Mulitza S., Otto-Bliesner B., Rasmussen T.L., Sime L. C., Waelbroeck C. & Wolff E.W. (2014). Temporal and spatial structure of multi-millennial temperature changes at high latitudes during the Last Interglacial. *Quaternary Science Reviews*, 103, 116-133.
- Carmona, V. D. & V. Carmona, T. (2013). La diversidad de los análisis de diversidad. *Bioma*, 14, 20-28.
- CERESIS. (1985). Mapa neotectónico preliminar de América del Sur.
- Chappell, J. & Shackleton, N. J. (1986). Los isótopos de oxígeno y nivel del mar. SGDEA 241275. *Nature*, 324 (6093), 137-40.
- Cortez, G., Arreola, J., Chávez, J., Aragón, E. (2014). Distribución y abundancia de la almeja de sifón *Panopea globosa* (Bivalvia: Hiatellidae), en la región central del Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 24, 167-174.
- De Jesús, P., Calderon, L., Reyes, H., Díaz, G., Castañeda, V., Aragón, E., & Rocha, A. (2013). Integrating genetic, phenotypic and ecological analyses to assess the variation and clarify the distribution of the Cortes geoduck (*Panopea globosa*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(3), 809-816.
- DeVries, T. J. (1986). The geology and paleontology of the tablazos in northwest Peru. PhD. Dissertation Ohio State University (964 pp).
- DeVries, T. J. (1987). A review of geological evidence for ancient El Niño activity in Peru. *Journal of Geophysical Research*, 92(C13), 14471-14479.
- DeVries, T. J. (1988). The geology of Late Cenozoic marine terraces (Tablazos) in northwestern Peru. *Journal of South American Earth Sciences*, 1(2): 121-136.

- DeVries, T.J. (1984). Neotectonica del área de Cabo Blanco Noroeste del Perú. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 73, 1-12.
- DeVries, T.J., Wells, L.E. (1990). Thermally-anomalous Holocene molluscan assemblages from coastal Peru: evidence for paleogeographic, no climatic change. *Palaeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 81, 11-32.
- Díaz, A. y Ortlieb, L. (1993). El fenómeno «El Niño» y los moluscos de la Costa Peruana. *Bulletin de l'Institut français d'études andines*, 22(1), 159-177.
- DFO (Department of Fisheries and Oceans Canada). (2000). Geoduck clam. DFO Science. Stock Status Report C6-05 (3 pp).
- Ferreira, A. García, Z., González, M. A. & Valenzuela, E. (2015). Growth, survival and feeding rates for the Geoduck *Panopea globosa* during larval development. *Journal of Shellfish Research*, 34(1), 55-61.
- González, S., Leyva, I., Pérez, S. & Lluch, D. (2013). Distribution Limits of the Geoduck Clams *Panopea generosa* and *P. globosa* on the Pacific Coast of Mexico. *Malacologia*, 56, 85-94.
- Goodwin, C. L. & B. C. Pease. (1991). Geoduck *Panope abrupta* (Conrad, 1849) size, density and quality as related to various environmental parameters in Puget Sound, Washington. *Journal of Shellfish Research*, 10(1), 65-77.
- Harper EM. (2000). Are calcitic layers an effective adaptation against shell dissolution in the Bivalvia? *Journal of Zoology*, 251, 179-86.
- Helmuth B., Harley CD., Halpin PM., O'Donnell M., Hofmann GE., Blanchette CA. (2002). Climate change and latitudinal patterns of intertidal thermal stress. *Science*, 298(5595), 1015-1017.
- Hooker Y., Prieto, E. Solís, F.A . (2013). Echinoderms of Peru. En: Alvarado JJ. & Solís-Marín FA. Echinoderm Research and Diversity in Latin America. Berlin: Springer, 277-299.
- Ibáñez, B. (2016). *Zonación biogeográfica del macrobentos del intermareal rocoso del Norte y Sur del Perú* (Tesis de Maestría). Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima.
- Kaspar, F., Kuhl, N., Cubasch, U., and Litt, T.: A model-data comparison of European temperatures in the Eemian Interglacial, 2005. *Geophys. Res. Lett.*, 32, L11703.
- Keen AM. Sea shells of tropical west America: marine mollusks from Baja California to Peru. Stanford University Press. 1971; 1080 pp.
- Kidwell, S. (1986). Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *PALAIOS* 1.228-238.
- Kidwell, S. M. and D. W. J. Bosence. 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. Pp. 115–209.
- Kopp, R. E., Simons, F. J., Mitrovica, J. X., Maloof, A. C., and Oppenheimer, M. 2009. Probabilistic assessment of sea level during the last Interglacial stage, *Nature* 462:863–868.
- Kruskal JB., Wish M. Multidimensional scaling. California: Sage Publications.

- Kurt Lambeck, Anthony Purcell, Andrea Dutton. The anatomy of interglacial sea levels: The relationship between sea levels and ice volumes during the Last Interglacial Earth and Planetary Science Letters, Volumes 315–316, 15 January 2012, Pages 4 – 11.
- Labeyrie L, Cole J, Alverson K, Stocker T (2003). The history of climate dynamics in the Late Quaternary. In: Alverson KD, Bradley RS, Pedersen TF (eds) Paleoclimate, global change and the future. Springer, Berlin, pp 33–61.
- Lisiecki, L. E. & Raymo, M. E. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic ^{18}O records. *Paleoceanography* 20, PA1003.
- Macharé, J., y Ortlieb, L. 1994. Morfoestratigrafía de los Tablazos del Noroeste peruano: neotectónica y fluctuaciones del nivel del mar, Resúmenes Extendidos del VIII Congreso Peruano de Geología, 238-241.
- Martínez, S, del Río, C.J. & Rojas, A. 2016. A Pleistocene (MIS 5e) mollusk assemblage from Ezeiza (Buenos Aires Province, Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 70: 174-187.
- Martino, E., Able, K. (2003) Fish assemblages across the marine to low salinity transition zone of a temperate estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2003; 56(5): 969-987.
- Montoya, M., Crowley T. J. & Storch, H. (1998). Temperatures at the last interglacial simulated by a coupled ocean-atmosphere climate model. *Paleoceanography*, 13(2), 170-177.
- Morse JW, Mucci A, Millero FJ. (1980). The solubility of calcite and aragonite in seawater of 35‰ salinity at 25°C and atmospheric pressure. *Geochim. Cosmochim. Acta.*;44(1):85–94.
- Mucci A. The solubility of calcite and aragonite in seawater at various salinities, temperatures, and one atmosphere total pressure. *Am J Sci*. 1983; 283:780–90.
- Muñoz JL., Finke GR., Camus PA., Bozinovic F. Thermoregulatory behavior, heat gain and thermal tolerance in the periwinkle *Echinolittorina peruviana* in central Chile. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2005; 142(1): 92-98.
- Olsson, A. A., Mollusks of the tropical Eastern Pacific. Panamic-Pacific Pelecypoda, 574 pp., Paleontological Research. Institute., Ithaca, New York, 1961.
- Ortlieb L. & Machare, J., 1990. Geocronología y morfoestratigrafía de terrazas marinas del Pleistoceno superior: El caso de San Juan-Marcona, Perú. *Bol. Soc. Geol. Perú*, 81: 87-106.
- Ortlieb L. y Díaz, A., 1991. Distribución de moluscos litorales del Perú en el Pleistoceno Superior: Primeras interpretaciones paleoceanográficas y paleoclimáticas. IIIa Reunión Anual Proy. PICG 281 (Lima, 1991), vol. res. contrib., p. 39-56.

- Ortlieb, L.; DeVries, T.; Díaz, A. 1990. Ocurrencia de *Chione broggi* (Pilsbry and Olsson, 1943) (Pelecypoda) en depósitos litorales Cuaternarios del sur del Perú: implicaciones paleoceanográficas. Boletín de la Sociedad Geológica del Perú 81: 127-134.
- Ortlieb, L.; Guzmán, N.; Candia, M. 1994. Moluscos litorales del Pleistoceno superior en el área de Antofagasta, Chile: primeras determinaciones e indicaciones paleoceanográficas. Estudios Oceanológicos 13: 57-63.
- Paredes C. & F. Cardoso. 2009. Nuevos registros de gasterópodos para el mar tropical del Perú. Revista peruana de Biología 15(2): 073- 078.
- Paredes, C., Cardoso, F., Tarazona, J. 2004. Distribución temporal de moluscos y crustáceos tropicales en la Provincia Peruana y su relación con los eventos El Niño. Revista Peruana de Biología, Norteamérica 11(2) 213-218.
- Paredes, C., J. Tarazona, E. Canhauire, L. Romero, O. Cornejo y F. Cardoso. 1998. Presencia de moluscos tropicales de la Provincia Panameña en la Costa central del Perú y su relación con los eventos «El Niño». Rev. Per. Biol. 5(2): 123-128.
- Paredes, C., P. Huaman, F. Cardoso, R. Vivar & V. Vera. (1999). Estado actual del conocimiento de los moluscos acuáticos en el Perú. Rev. Per. Biol. 6(1): 5-47.
- Paredes, Carlos, Altamirano, Katherine, Romero, Leonardo, & Cardoso, Franz. (2008). Nuevos registros de gasterópodos para el mar tropical del Perú. Revista Peruana de Biología, 15(2), 73-78.
- Paredes, Carlos, Cardoso, Franz, Santamaría, José, Esplana, Jhonatan, & Llaja, Lesly. (2016). Lista anotada de los bivalvos marinos del Perú. Revista Peruana de Biología, 23(2), 127-150.
- Patterson, T & Lanning, E. Changing settlement patterns on the central Peruvian coast. Nawpa-Pacha, vol 2: 113-123.
- Pedoja, K., Dumont, J.-F., Lamothe, M., Auclair, M., (2003). Marine terraces on the north Peruvian and Ecuadorian active margin: tectonic segmentation. Geophys. Res. Abstr. 5, 12200.
- Pedoja, K., Ortlieb, L., Dumont, J.F., Lamothe M., Ghaleb B., Auclair M., Labrousse, B. 2006. Quaternary coastal uplift along the Talara Arc (Ecuador, Northern Peru) from new marine terrace data. Marine Geology, 228: 73–91.
- Pedoja, K., Kershaw, S., Shen, J.-W., y Tang, C. 2008. Coastal Quaternary morphologies on the northern coast of the South China Sea, China, and their implications for current tectonic models: A review and preliminary study, Marine Geology 228:79-81.
- Pineda J. Linking larval settlement to larval transport: Assumptions, potentials, and pitfalls. Oceanogr East Pacific. 2000, 1:84–105.
- Ramírez Félix, E., & Márquez-Farías, J., & García Esquivel, Z., & Castillo Vargasmachuca, S. (2015). Análisis de elasticidad de *Panopea globosa* con base en la matriz de Lefkovich. Hidrobiológica, 25 (1), 120-126.
- Ramírez, R., Paredes, C., Arenas, J. (2003). Moluscos del Perú. Rev. Biol. Trop. 51 (Suppl. 3): 225-284.

- Rivadeneira MM, Nielsen SN (2017) Diversification dynamics, species sorting, and changes in the functional diversity of marine benthic gastropods during the Pliocene-Quaternary at temperate western South America. *PLoS ONE* 12(10): e0187140.
- Rivadeneira, M. & Carmona, E. (2008). A Late Pleistocene microbenthic assemblage in Caleta Patillos, northern Chile: paleoecological and paleobiogeographical interpretations. *Rev. Geol. Chile* 35(1): 163-173.
- Roy, K., Jablonsk, D. and Valentine, J. 1995. Thermally anomalous assemblages revisited: Patterns in the extraprovincial latitudinal range shifts of Pleistocene marine mollusks *Geology*, December 23: 1071-1074.
- Sandweiss DH. 2003. Terminal Pleistocene through Mid-Holocene archaeological sites as paleoclimatic archives for the Peruvian coast. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- Sandweiss, D.H., Maasch, K.A., Burger, R.L., Richardson III, J.B., Rollins, H.B., Clement, A., 2001. Variation in Holocene El Niño frequencies: Climate records and cultural consequences in ancient Peru. *Geology* 29, 603-606.
- Shackelton, N. J. & Opdyke, N.D. 1973. Oxygen isotope and palaeomagnetic stratigraphy of Equatorial Pacific core sV28-238: Oxygen isotope temperatures and ice volumes on a 10 year and 10' year scale. *Quaternary Research*. 3: 39-55.
- Simpson, B & Haffer, J. (1978). Speciation patterns in the Amazonian forest biota. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9: 497-518.
- Stirling, C. H., Esat, T. M., Lambeck, K. & McCulloch, M. T. Timing and duration of the Last Interglacial: Evidence for a restricted interval of widespread coral reef growth. *Earth Planet. Sci. Lett.* 160, 745–762 (1998).
- Tapia, S. 2014. Movilización de reservas bioquímicas y expresión del gen de la vitelina (mRNA VT/VTG), durante el desarrollo gonádico de la almeja de sifón, *Panopea globosa*. Tesis de Maestría.
- Tarazona J., Gutiérrez D., Paredes C., Indacochea A. Overview and challenges of marine biodiversity research in Peru. *Gayana*. 2003; 67: 206–231.
- Taylor, J. D.; Reid, D. G. Shell microstructure and mineralogy of the Littorididae: ecological and evolutionary significance. *193 (1): 199-215, 1990.*
- Tejada, C. (2016). Gradiente latitudinal en la diversidad de moluscos del intermareal rocoso del Pacífico sureste (3-14°s): buscando procesos causales (Tesis de Maestría). Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima.
- Tofalo, O.R., Orgeira, M.J., Castro, L.N., Vizán, H. y Azcuy, C. 2017. Cambios paleoclimáticos durante el Pleistoceno Tardío (MIS5) en el sudeste de la provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 74(4): 485-496.
- Vegas-Velez, M. Algunas consideraciones biogeográficas sobre el Pacífico Sudoriental. *Boletim do Instituto Oceanográfico*. 1980; 29(2): 371-373.

- Watson, S. A., Southgate, P. C., Tyler, P. A. & Peck, L. S. (2009). Early larval development of the Sydney rock oyster *Saccostrea glomerata* under near-future predictions of CO₂-driven ocean acidification. *Journal of Shellfish Research*. 28(3). 431-437.
- Webb, S. (1978). A history of savanna vertebrates in the New World, part 2: South America and the great interchange. *Rev. Ecol. Syst.*, vol 9: 393-426.

9. ANEXOS

Anexo 1. Matriz madre de categorías taxonómicas para el análisis TAXDTEST de PRIMER.

Espece	Género	Familia	Orden	Clase
<i>Acanthais brevidentata</i>	Acanthais	Muricidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Acanthais callaoensis</i>	Acanthais	Muricidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Acar gradata</i>	Acar	Arcidae	Arcida	Bivalvia
<i>Americardia planicostata</i>	Americardia	Cardiidae	Cardiida	Bivalvia
<i>Americoliva polpasta</i>	Americoliva	Olividae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Ameritella carpenteri</i>	Ameritella	Tellinidae	Cardiida	Bivalvia
<i>Anadara emarginata</i>	Anadara	Arcidae	Arcida	Bivalvia
<i>Anadara esmeralda</i>	Anadara	Arcidae	Arcida	Bivalvia
<i>Anadara tuberculosa</i>	Anadara	Arcidae	Arcida	Bivalvia
<i>Anomia peruviana</i>	Anomia	Anomiidae	Pectinida	Bivalvia
<i>Arca pacifica</i>	Arca	Arcidae	Arcida	Bivalvia
<i>Architectonica nobilis</i>	Architectonica	Architectonicidae	Heterobranchia	Gastropoda
<i>Argopecten purpuratus</i>	Argopecten	Pectinidae	Pectinida	Bivalvia
<i>Argopecten ventricosus</i>	Argopecten	Pectinidae	Pectinida	Bivalvia
<i>Atrina maura</i>	Atrina	Pinnidae	Ostreida	Bivalvia
<i>Atrina oldroydii</i>	Atrina	Pinnidae	Ostreida	Bivalvia
<i>Axinactis delessertii</i>	Axinactis	Glycymerididae	Arcida	Bivalvia
<i>Bostrycapulus aculeatus</i>	Bostrycapulus	Calyptraeidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Cancellaria solida</i>	Cancellaria	Cancellariidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Cancellaria urceolata</i>	Cancellaria	Cancellariidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Carditamera affinis</i>	Carditamera	Carditidae	Carditida	Bivalvia
<i>Cardites laticostatus</i>	Cardites	Carditidae	Carditida	Bivalvia
<i>Cassostrea columbiensis</i>	Cassostrea	Ostreidae	Ostreida	Bivalvia
<i>Cassostrea iridescens</i>	Cassostrea	Ostreidae	Ostreida	Bivalvia
<i>Chama pellucida</i>	Chama	Chamidae	Imparidentia	Bivalvia
<i>Chione compta</i>	Chione	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Chione subimbricata</i>	Chione	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Chione tumens</i>	Chione	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Chionopsis amathusia</i>	Chionopsis	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Chionopsis ornatissima</i>	Chionopsis	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Choromytilus chorus</i>	Choromytilus	Mytilidae	Mytilida	Bivalvia
<i>Columbella paytensis</i>	Columbella	Columbellidae	Neogastropoda	Gastropoda

Anexo 1. Continuación.

Especie	Género	Familia	Orden	Clase
<i>Columbella strombiformis</i>	Columbella	Columbellidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Conasprella perplexa</i>	Conasprella	Conidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Conus fergusonii</i>	Conus	Conidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Conus gladiator</i>	Conus	Conidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Conus patricius</i>	Conus	Conidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Conus purpurascens</i>	Conus	Conidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Conus regularis</i>	Conus	Conidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Crepidula arenata</i>	Crepidula	Calyptraeidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Crepidula excavata</i>	Crepidula	Calyptraeidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Crepidula lessonii</i>	Crepidula	Calyptraeidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Crossata ventricosa</i>	Crossata	Bursidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Crucibulum lignarium</i>	Crucibulum	Calyptraeidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Crucibulum pectinatum</i>	Crucibulum	Calyptraeidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Crucibulum scutellatum</i>	Crucibulum	Calyptraeidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Crucibulum spinosum</i>	Crucibulum	Calyptraeidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Cumingia mutica</i>	Cumingia	Tellinidae	Cardiida	Bivalvia
<i>Cyclinella subquadrata</i>	Cyclinella	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Dallocardia senticosa</i>	Dallocardia	Cardiidae	Cardiida	Bivalvia
<i>Diodora inaequalis</i>	Diodora	Fissurellidae	Lepetellida	Gastropoda
<i>Diodora saturnalis</i>	Diodora	Fissurellidae	Lepetellida	Gastropoda
<i>Distorsio constricta</i>	Distorsio	Personidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Donax Asper</i>	Donax	Donacidae	Cardiida	Bivalvia
<i>Donax obesulus</i>	Donax	Donacidae	Cardiida	Bivalvia
<i>Dosinia dunkeri</i>	Dosinia	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Dosinia ponderosa</i>	Dosinia	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Eurytellina inaequistriata</i>	Erytellina	Tellinidae	Cardiida	Bivalvia
<i>Felicioliva kaleontina</i>	Felicioliva	Olividae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Felicioliva peruviana</i>	Felicioliva	Olividae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Ficus ventricosa</i>	Ficus	Ficidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Fissurella asperella</i>	Fissurella	Fissurellidae	Lepetellida	Gastropoda
<i>Fissurella cf virescens</i>	Fissurella	Fissurellidae	Lepetellida	Gastropoda
<i>Fissurella cf. Picta</i>	Fissurella	Fissurellidae	Lepetellida	Gastropoda
<i>Fissurella crassa</i>	Fissurella	Fissurellidae	Lepetellida	Gastropoda
<i>Fissurella longifissa</i>	Fissurella	Fissurellidae	Lepetellida	Gastropoda
<i>Fissurella microtrema</i>	Fissurella	Fissurellidae	Lepetellida	Gastropoda
<i>Fissurella radiosa</i>	Fissurella	Fissurellidae	Lepetellida	Gastropoda
<i>Florimetis cognata</i>	Florimetis	Tellinidae	Cardiida	Bivalvia
<i>Fusinus spectrum</i>	Fusinus	Fasciolaridae	Neogastropoda	Gastropoda

Anexo 1. Continuación.

Especie	Género	Familia	Orden	Clase
<i>Gemophos gemmatus</i>	Gemophos	Pisaniidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Glycymeris inaequalis</i>	Glycymeris	Glycymerididae	Arcida	Bivalvia
<i>Glycymeris ovata</i>	Glycymeris	Glycymerididae	Arcida	Bivalvia
<i>Hexaplex radix</i>	Hexaplex	Muricidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Homalocantha tortua</i>	Homalocantha	Muricidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Hybolophus gibbosus</i>	Hypolophus	Crassatellidae	Cardiida	Bivalvia
<i>Hypterita helicoides</i>	Hypterita	Naticidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Hysteroconcha lupanaria</i>	Hysteroconcha	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Ilioichione subrugosa</i>	Ilioichione	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Larkinia grandis</i>	Larkinia	Arcidae	Arcida	Bivalvia
<i>Leptopecten tumbezensis</i>	Leptopecten	Pectinidae	Pectinida	Bivalvia
<i>Leukoma metodon</i>	Leukoma	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Leukoma asperrima</i>	Leukoma	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Leukoma columbiensis</i>	Leukoma	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Limaria pacifica</i>	Limaria	Limidae	Limida	Bivalvia
<i>Linatella caudata</i>	Linatella	Tonnidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Lucapinella crenifera</i>	Lucapinella	Fissurellidae	Lepetellida	Gastropoda
<i>Macoploma lamproleuca</i>	Macoploma	Tellinidae	Cardiida	Bivalvia
<i>Mactrotoma velata</i>	Mactrotoma	Mactridae	Imparidentia	Bivalvia
<i>Malea ringens</i>	Malea	Tonnidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Massyla cumingiana</i>	Massyla	Pseudolividae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Mazatlaniana fulgurata</i>	Mazatlaniana	Columbellidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Megapitaria squalida</i>	Megapitaria	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Melongena patula</i>	Melongena	Melongenidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Mitra lens</i>	Mitra	Mitridae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Mitra swainsonii</i>	Mitra	Mitridae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Modiolus capax</i>	Modiolus	Mytilidae	Mytilida	Bivalvia
<i>Monoplex parthenopeus</i>	Monoplex	Ranellidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Mulinia pallida</i>	Mulinia	Mactridae	Imparidentia	Bivalvia
<i>Neorapana muricata</i>	Neorapana	Muricidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Neorapana tuberculata</i>	Neorapana	Muricidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Nodipecten subnodosus</i>	Nodipecten	Pectinidae	Pectinida	Bivalvia
<i>Noetia reversa</i>	Noetia	Noetiidae	Arcida	Bivalvia
<i>Northia Northiae</i>	Northia	Nassariidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Olivella columellaris</i>	Olivella	Olividae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Olivella volutella</i>	Olivella	Olividae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Ostrea angelica</i>	Ostrea	Ostreidae	Ostreida	Bivalvia
<i>Papyridea aspersa</i>	Papyridea	Cardiidae	Cardiida	Bivalvia

Anexo 1. Continuación.

Especie	Género	Familia	Orden	Clase
<i>Periploma planiusculum</i>	Periploma	Periplomatidae	Anomalodesmata	Bivalvia
<i>Pholas chiloensis</i>	Pholas	Pholadidae	Myida	Bivalvia
<i>Phrontis luteostoma</i>	Phrontis	Nassariidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Phrontis luteostoma</i>	Phrontis	Nassariidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Pinna rugosa</i>	Pinna	Pinnidae	Ostreida	Bivalvia
<i>Polinices panamaensis</i>	Polinices	Naticidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Polinices uber</i>	Polinices	Naticidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Prisogaster niger</i>	Prisogaster	Turbinidae	Trochida	Gastropoda
<i>Prunum curtum</i>	Prunum	Marginellidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Pseudochama corrugata</i>	Pseudochama	Chamidae	Imparidentia	Bivalvia
<i>Pseudopusula sanguinea</i>	Pseudopusula	Triviidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Pseudozonaria annettae</i>	Pseudozonaria	Cypraeidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Pseudozonaria robertsi</i>	Pseudozonaria	Cypraeidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Pteria sterna</i>	Pteria	Pteriidae	Ostreida	Bivalvia
<i>Pusio elegans</i>	Pusio	Pisaniidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Pusula solandri</i>	Pusula	Triviidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Raeta undulata</i>	Raeta	Anatinellidae	Imparidentia	Bivalvia
<i>Saccostrea palmula</i>	Saccostrea	Ostreidae	Ostreida	Bivalvia
<i>Semele corrugata</i>	Semele	Tellinidae	Cardiida	Bivalvia
<i>Semicassis centiquadrata</i>	Semicassis	Cassidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Sinum cymba</i>	Sinum	Naticidae	Littorinimorpha	Gastropoda
<i>Solenosteira fusiformis</i>	Solenosteira	Pisaniidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Solenosteira mendozana</i>	Solenosteira	Pisaniidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Solenosteira pallida</i>	Solenosteira	Pisaniidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Spisula williamsi</i>	Spisula	Mactridae	Imparidentia	Bivalvia
<i>Stramonita biserialis</i>	Stramonita	Muricidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Stramonita haemastoma</i>	Stramonita	Muricidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Strombina lanceolata</i>	Strombina	Columbellidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Tagelus dombeii</i>	Tagelus	Solecurtidae	Cardiida	Bivalvia
<i>Tagelus peruvianus</i>	Tagelus	Solecurtidae	Cardiida	Bivalvia
<i>Tegula atra</i>	Tegula	Tegulidae	Trochida	Gastropoda
<i>Tegula melaleucos</i>	Tegula	Tegulidae	Trochida	Gastropoda
<i>Tegula panamensis</i>	Tegula	Tegulidae	Trochida	Gastropoda
<i>Tegula verrucosa</i>	Tegula	Tegulidae	Trochida	Gastropoda
<i>Terebra variegata</i>	Terebra	Terebridae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Thaisella chocolata</i>	Thaisella	Muricidae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Tivela planiculata</i>	Tivela	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Trachycardium procerum</i>	Trachycardium	Cardiidae	Cardiida	Bivalvia

Anexo 1. Continuación.

Especie	Género	Familia	Orden	Clase
<i>Transennella pannosa</i>	Transennella	Veneridae	Venerida	Bivalvia
<i>Triumphis distorta</i>	Triumphis	Pseudolividae	Neogastropoda	Gastropoda
<i>Turbo fluctuosus</i>	Turbo	Turbinidae	Trochida	Gastropoda
<i>Turritella banksii</i>	Turritella	Turritellidae	Caenogastropoda	Gastropoda
<i>Turritella broderipiana</i>	Turritella	Turritellidae	Caenogastropoda	Gastropoda
<i>Turritella gonostoma</i>	Turritella	Turritellidae	Caenogastropoda	Gastropoda
<i>Turritella lentiginosa</i>	Turritella	Turritellidae	Caenogastropoda	Gastropoda
<i>Undulostrea megodon</i>	Undulostrea	Ostreidae	Ostreida	Bivalvia
<i>Uvanilla buschii</i>	Uvanilla	Turbinidae	Trochida	Gastropoda
<i>Xanthochorus buxeus</i>	Xanthochorus	Muricidae	Neogastropoda	Gastropoda

Anexo 2. Valores obtenidos del índice de Chao 2 para cada periodo.

- Actual

N	Chao	0.025	0.975	Std. Dev
[1,] 3	126.176	58.204	254.033	47.566
[2,] 4	122.993	82.241	196.353	29.120
[3,] 5	121.711	95.062	191.412	20.517
[4,] 6	117.840	106.444	141.016	10.737
[5,] 7	111.886	111.886	111.886	0.000

- MIS 5e

N	Chao	2.50%	97.50%	Std. Dev
[1,] 3	156.159	37.058	415.013	83.780
[2,] 4	146.990	101.223	266.034	40.033
[3,] 5	147.259	107.498	229.685	35.720
[4,] 6	151.052	111.599	198.008	24.250
[5,] 7	155.871	118.438	183.141	19.888
[6,] 8	165.171	128.826	187.375	18.520
[7,] 9	178.979	135.735	193.191	18.782
[8,] 10	197.736	197.736	197.736	0.000

Anexo 3. Tabla de número de individuos por familia para cada periodo. En color gris se resalta la familia con mayor contribución de abundancia.

Taxón Familia	Número de individuos		Abundancia relativa (%)	
	Actual	MIS 5e	Actual	MIS 5e
Veneridae	83	181	10.7	13.8
Turritellidae	20	22	2.6	1.7
Turbinidae	0	19	0.0	1.5
Triviidae	0	10	0.0	0.8
Tonnidae	4	6	0.5	0.5
Terebridae	0	1	0.0	0.1
Tellinidae	10	10	1.3	0.8
Tegulidae	9	8	1.2	0.6
Solecurtidae	21	22	2.7	1.7
Semelidae	12	5	1.5	0.4
Ranellidae	2	1	0.3	0.1
Pteriidae	2	0	0.3	0.0
Pseudolividae	1	5	0.1	0.4
Pisaniidae	8	6	1.0	0.5
Pinnidae	12	0	1.5	0.0
Pholadidae	20	3	2.6	0.2
Personidae	0	2	0.0	0.2
Periplomatidae	1	0	0.1	0.0
Pectinidae	30	245	3.9	18.7
Ostreidae	62	138	8.0	10.5
Olividae	13	95	1.7	7.3
Noetiidae	6	16	0.8	1.2
Naticidae	10	40	1.3	3.1
Nassariidae	0	16	0.0	1.2
Mytilidae	9	2	1.2	0.2
Muricidae	57	59	7.3	4.5
Mitridae	0	3	0.0	0.2
Melongenidae	0	1	0.0	0.1
Marginellidae	4	9	0.5	0.7
Mactridae	13	4	1.7	0.3
Limidae	12	0	1.5	0.0
Glycymerididae	25	37	3.2	2.8

Anexo 3. Continuación.

Taxón Familia	Número de individuos		Abundancia relativa (%)	
	Actual	MIS 5e	Actual	MIS 5e
Fissurellidae	16	10	2.1	0.8
Ficidae	2	0	0.3	0.0
Fasciolariidae	0	2	0.0	0.2
Donacidae	54	13	6.9	1.0
Cypraeidae	5	10	0.6	0.8
Crassatellidae	0	45	0.0	3.4
Conidae	0	75	0.0	5.7
Columbellidae	5	7	0.6	0.5
Chamidae	10	5	1.3	0.4
Cassidae	3	0	0.4	0.0
Carditidae	4	1	0.5	0.1
Cardiidae	40	63	5.1	4.8
Cancellariidae	11	9	1.4	0.7
Calyptraeidae	134	18	17.2	1.4
Bursidae	3	1	0.4	0.1
Arcidae	17	40	2.2	3.2
Architectonicidae	0	7	0.0	0.5
Anomiidae	27	33	3.5	2.5
Anatinellidae	0	3	0.0	0.2
Total	777	342	100.0	26.3

Anexo 4. Tabla con datos de presencia ausencia por especie y sitio. Los sitios con (*) corresponden a terrazas MIS 5e.

Especie	Sitio																
	N1	N2*	N3*	N4*	N5	N6*	N7	N8*	N9*	N10	N11	N12*	N13	N14	N15*	N16*	N17*
<i>Acanthais brevidentata</i>	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthais callaoensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Acar gradata</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0
<i>Americardia planicostata</i>	0	0	0	0	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Americoliva polpasta</i>	0	0	0	0	0	46	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ameritella carpenteri</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anadara emarginata</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	4	2	0	0	0
<i>Anadara esmeralda</i>	0	2	0	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Anadara tuberculosa</i>	0	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anomia peruviana</i>	0	2	0	0	1	8	6	1	0	0	0	14	13	7	2	6	0
<i>Arca pacifica</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Architectonica nobilis</i>	0	0	0	2	0	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Argopecten purpuratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	9	19	12	15	11
<i>Argopecten ventricosus</i>	0	19	2	2	0	74	0	27	3	1	0	2	0	0	0	0	0
<i>Atrina maura</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Atrina oldroydii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0
<i>Axinactis delessertii</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	11	10	0	30	0
<i>Bostrycapulus aculeatus</i>	0	0	0	0	0	3	18	0	0	9	2	1	0	0	0	0	0
<i>Cancellaria solida</i>	0	0	0	7	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cancellaria urceolata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carditamera affinis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cardites laticostatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Cassostrea columbiensis</i>	0	2	1	2	0	11	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cassostrea iridescens</i>	0	3	0	2	9	8	1	0	0	12	4	0	0	0	0	0	0
<i>Chama pellucida</i>	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Chione compta</i>	0	0	0	0	0	19	0	0	0	3	1	0	9	1	0	0	0
<i>Chione subimbricata</i>	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Anexo 4. Continuación.

Especie	Sitio																
	N1	N2*	N3*	N4*	N5	N6*	N7	N8*	N9*	N10	N11	N12*	N13	N14	N15*	N16*	N17*
<i>Chione tumens</i>	0	0	0	0	0	3	0	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chionopsis amathusia</i>	0	0	0	6	0	3	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Chionopsis ornatissima</i>	0	0	0	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Choromytilus chorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Columbella paytensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Columbella strombiformis</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Conasprella perplexa</i>	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Conus fergusonii</i>	0	0	0	3	0	17	0	4	9	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Conus gladiator</i>	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Conus patricius</i>	0	0	0	17	0	5	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Conus purpurascens</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Conus regularis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crepidula arenata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	12	0	0	0
<i>Crepidula excavata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	6	0	0	0
<i>Crepidula lessonii</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	10	4	0	0	0	0	0	0
<i>Crossata ventricosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0
<i>Crucibulum lignarium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0
<i>Crucibulum pectinatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crucibulum scutellatum</i>	0	1	0	0	0	8	0	2	0	8	3	0	10	18	0	0	0
<i>Crucibulum spinosum</i>	0	1	0	0	0	0	5	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0
<i>Cumingia mutica</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0
<i>Cyclinella subquadrata</i>	0	0	0	0	0	64	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dallocardia senticosa</i>	0	1	0	1	0	4	2	2	5	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diodora inaequalis</i>	0	0	0	0	0	0	3	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diodora saturnalis</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Distorsio constricta</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Donax Asper</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Anexo 4. Continuación.

Especie	Sitio																
	N1	N2*	N3*	N4*	N5	N6*	N7	N8*	N9*	N10	N11	N12*	N13	N14	N15*	N16*	N17*
<i>Donax Asper</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Donax obesulus</i>	0	0	0	0	0	11	30	0	0	0	8	0	12	4	0	0	0
<i>Dosinia dunkeri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Dosinia ponderosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	4	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Eurytellina inaequistriata</i>	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Felicioliva kaleontina</i>	0	0	0	0	0	4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Felicioliva peruviana</i>	0	1	0	3	0	18	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ficus ventricosa</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissurella asperella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissurella cf virescens</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissurella cf. Picta</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissurella crassa</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissurella longifissa</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissurella microtrema</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissurella radiosa</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Florimetis cognata</i>	0	0	0	0	0	2	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Fusinus spectrum</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gemophos gemmatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Glycymeris inaequalis</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	3	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Glycymeris ovata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hexaplex brassica</i>	0	0	0	0	1	2	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Hexaplex radix</i>	0	0	0	3	9	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Homalocantha tortua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Hybolophus gibbosus</i>	0	0	0	0	0	38	0	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypterita helicoides</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Hysteroconcha lupanaria</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Ilioichione subrugosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	7	0	0	0

Anexo 4. Continuación.

Especie	Sitio																
	N1	N2*	N3*	N4*	N5	N6*	N7	N8*	N9*	N10	N11	N12*	N13	N14	N15*	N16*	N17*
<i>Larkinia grandis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Leptopecten tumbezensis</i>	0	0	23	41	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leucoma metodon</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leukoma asperrima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0
<i>Leukoma columbiensis</i>	0	32	0	2	0	6	0	2	0	5	2	0	0	0	0	0	0
<i>Limaria pacifica</i>	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>Linatella caudata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lucapinella crenifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macoploma lamproleuca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Mactrotoma velata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	1	0	0	0
<i>Malea ringens</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	4	0	1	0	2	1	0	0	0
<i>Massyla cumingiana</i>	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mazatlanian fulgurata</i>	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	1	0	3	0	0	0
<i>Megapitaria squalida</i>	0	0	0	0	0	6	1	1	0	1	1	0	4	5	0	3	0
<i>Melongena patula</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mitra lens</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mitra swainsonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Modiolus capax</i>	0	0	0	0	0	1	5	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monoplex parthenopeus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Mulinia pallida</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Neorapana muricata</i>	0	2	0	0	0	2	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Neorapana tuberculata</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nodipecten subnodosus</i>	0	0	0	0	0	7	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Noetia reversa</i>	0	1	0	15	1	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Northia Northiae</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Olivella columellaris</i>	0	0	0	0	0	12	3	3	0	2	1	0	0	7	0	2	0
<i>Olivella volutella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0

Anexo 4. Continuación.

Especie	Sitio																
	N1	N2*	N3*	N4*	N5	N6*	N7	N8*	N9*	N10	N11	N12*	N13	N14	N15*	N16*	N17*
<i>Papyridea aspersa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pholas chiloensis</i>	0	0	0	0	0	1	6	0	2	7	7	0	0	0	0	0	0
<i>Phrontis luteostoma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0
<i>Pinna rugosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
<i>Polinices panamaensis</i>	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Polinices uber</i>	1	0	0	2	0	31	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	0
<i>Prisogaster niger</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Prunum curtum</i>	0	0	0	4	0	1	0	1	2	0	0	0	0	4	0	1	0
<i>Pseudochama corrugata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	6	0	0	0
<i>Pseudopusula sanguinea</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudozonaria annettae</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudozonaria robertsi</i>	0	0	0	0	0	9	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Pteria sterna</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pusio elegans</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pusula solandri</i>	0	1	0	1	0	5	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Raeta undulata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Saccostrea palmula</i>	0	0	4	0	0	4	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0
<i>Semele corrugata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	9	2	0	0	2
<i>Semicassis centiquadrata</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sinum cymba</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0
<i>Solenosteira fusiformis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0
<i>Solenosteira mendozaana</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Solenosteira pallida</i>	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Spisula williamsi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Stramonita biserialis</i>	31	0	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stramonita haemastoma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Strombina lanceolata</i>	0	0	0	1	0	16	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0

Anexo 4. Continuación.

Especie	Sitio																
	N1	N2*	N3*	N4*	N5	N6*	N7	N8*	N9*	N10	N11	N12*	N13	N14	N15*	N16*	N17*
<i>Tagelus dombeii</i>	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	14	7	0	0	0
<i>Tagelus peruvianus</i>	0	0	0	2	0	7	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tegula atra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Tegula melaleucos</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	6	0	0	0
<i>Tegula panamensis</i>	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tegula verrucosa</i>	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Terebra variegata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thaisella chocolata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	4	0
<i>Tivela planiculata</i>	11	0	0	0	1	0	4	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0
<i>Trachycardium procerum</i>	0	0	0	0	0	4	5	4	34	3	3	0	8	14	0	4	0
<i>Transennella pannosa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	0	0	0
<i>Triumphis distorta</i>	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Turbo fluctuosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turritella banksii</i>	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turritella broderipiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turritella gonostoma</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turritella lentiginosa</i>	0	0	0	0	0	9	0	0	2	0	1	0	9	10	1	3	0
<i>Undulostrea megodon</i>	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	22	8	4	6	5	6
<i>Uvanilla buschii</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Xanthochorus buxeus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Anexo 5. Tabla de datos de abundancia con transformación a raíz cuadrada. Los sitios con (*) corresponden a terrazas MIS 5e.

Especie	Sitio																
	N1	N2*	N3*	N4*	N5	N6*	N7	N8*	N9*	N10	N11	N12*	N13	N14	N15*	N16*	N17*
<i>Acanthais brevidentata</i>	1	0	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthais callaoensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Acar gradata</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1.732	1	0	0	0	0	0	0
<i>Americardia planicostata</i>	0	0	0	0	0	1.732	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Americoliva polpasta</i>	0	0	0	0	0	6.782	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ameritella carpenteri</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anadara emarginata</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1.414	1	0	2	1.414	0	0	0
<i>Anadara esmeralda</i>	0	1.414	0	1.414	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Anadara tuberculosa</i>	0	0	0	5.477	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anomia peruviana</i>	0	1.414	0	0	1	2.828	2.449	1	0	0	0	3.742	3.606	2.646	1.414	2.449	0
<i>Arca pacifica</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Architectonica nobilis</i>	0	0	0	1.414	0	1.732	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Argopecten purpuratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1.414	3	4.359	3.464	3.873	3.317
<i>Argopecten ventricosus</i>	0	4.359	1.414	1.414	0	8.602	0	5.196	1.732	1	0	1.414	0	0	0	0	0
<i>Atrina maura</i>	0	0	0	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	1.732	0	0	0
<i>Atrina oldroydii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1.414	0	0	0	0	0	0
<i>Axinactis delessertii</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3.317	3.162	0	5.477	0
<i>Bostrycapulus aculeatus</i>	0	0	0	0	0	1.732	4.243	0	0	3	1.414	1	0	0	0	0	0
<i>Cancellaria solida</i>	0	0	0	2.646	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cancellaria urceolata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carditamera affinis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cardites laticostatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Cassostrea columbiensis</i>	0	1.414	1	1.414	0	3.317	3.873	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cassostrea iridescens</i>	0	1.732	0	1.414	3	2.828	1	0	0	3.464	2	0	0	0	0	0	0
<i>Chama pellucida</i>	0	1.414	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Chione compta</i>	0	0	0	0	0	4.359	0	0	0	1.732	1	0	3	1	0	0	0
<i>Chione subimbricata</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Anexo 5. Continuación.

Especie	Sitio																
	N1	N2*	N3*	N4*	N5	N6*	N7	N8*	N9*	N10	N11	N12*	N13	N14	N15*	N16*	N17*
<i>Chione tumens</i>	0	0	0	0	0	1.732	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chionopsis amathusia</i>	0	0	0	2.449	0	1.732	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Chionopsis ornatissima</i>	0	0	0	1.414	0	0	0	1.732	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Choromytilus chorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Columbella paytensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Columbella strombiformis</i>	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Conasprella perplexa</i>	0	0	0	0	0	3.162	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Conus fergusonii</i>	0	0	0	1.732	0	4.123	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Conus gladiator</i>	0	0	0	0	0	1.732	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Conus patricius</i>	0	0	0	4.123	0	2.236	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Conus purpurascens</i>	0	0	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Conus regularis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crepidula arenata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1.732	3.464	0	0	0
<i>Crepidula excavata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.243	2.449	0	0	0
<i>Crepidula lessonii</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3.162	2	0	0	0	0	0	0
<i>Crossata ventricosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1.414	1	0	0	0
<i>Crucibulum lignarium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1.414	0	0	0	0
<i>Crucibulum pectinatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crucibulum scutellatum</i>	0	1	0	0	0	2.828	0	1.414	0	2.828	1.732	0	3.162	4.243	0	0	0
<i>Crucibulum spinosum</i>	0	1	0	0	0	0	2.236	0	0	0	1	0	1.414	1	0	0	0
<i>Cumingia mutica</i>	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1.414	0	0	0
<i>Cyclinella subquadrata</i>	0	0	0	0	0	8	0	3.162	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dallocardia senticosa</i>	0	1	0	1	0	2	1.414	1.414	2.236	1.732	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diodora inaequalis</i>	0	0	0	0	0	0	1.732	1	0	1.732	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diodora saturnalis</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Distorsio constricta</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Donax Asper</i>	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Donax obesulus</i>	0	0	0	0	0	3.317	5.477	0	0	0	2.828	0	3.464	2	0	0	0

Anexo 5. Continuación.

Especie	Sitio																
	N1	N2*	N3*	N4*	N5	N6*	N7	N8*	N9*	N10	N11	N12*	N13	N14	N15*	N16*	N17*
<i>Dosinia dunkeri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Dosinia ponderosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Eurytellina inaequistriata</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Felicioliva kaleontina</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Felicioliva peruviana</i>	0	1	0	1.732	0	4.243	0	1.732	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ficus ventricosa</i>	0	0	0	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissurella asperella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissurella cf virescens</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissurella cf. Picta</i>	0	0	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissurella crassa</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissurella longifissa</i>	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissurella microtrema</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissurella radiosa</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Florimetis cognata</i>	0	0	0	0	0	1.414	1	0	1.414	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Fusinus spectrum</i>	0	0	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gemophos gemmatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Glycymeris inaequalis</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	1.732	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Glycymeris ovata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hexaplex brassica</i>	0	0	0	0	1	1.414	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Hexaplex radix</i>	0	0	0	1.732	3	1	1	1.414	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Homalocantha tortua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.414	0
<i>Hybolophus gibbosus</i>	0	0	0	0	0	6.164	0	2.236	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypterita helicoides</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Hysteroconcha lupanaria</i>	0	0	0	0	0	0	1.414	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Ilioconcha subrugosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.732	2.646	0	0	0
<i>Larkinia grandis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Leptopecten tumbezensis</i>	0	0	4.796	6.403	0	1.732	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leucoma metodon</i>	0	0	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Anexo 5. Continuación.

Especie	Sitio																
	N1	N2*	N3*	N4*	N5	N6*	N7	N8*	N9*	N10	N11	N12*	N13	N14	N15*	N16*	N17*
<i>Leukoma asperrima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1.414	0	0	0
<i>Leukoma columbiensis</i>	0	5.657	0	1.414	0	2.449	0	1.414	0	2.236	1.414	0	0	0	0	0	0
<i>Limaria pacifica</i>	0	0	0	0	0	0	2.828	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Linatella caudata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lucapinella crenifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macoploma lamproleuca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Mactrotoma velata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0
<i>Malea ringens</i>	0	0	0	0	0	0	0	1.414	2	0	1	0	1.414	1	0	0	0
<i>Massyla cumingiana</i>	3.317	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mazatlaniana fulgurata</i>	0	0	0	0	0	1.732	0	1	0	0	0	1	0	1.732	0	0	0
<i>Megapitaria squalida</i>	0	0	0	0	0	2.449	1	1	0	1	1	0	2	2.236	0	1.732	0
<i>Melongena patula</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mitra lens</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mitra swainsonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Modiolus capax</i>	0	0	0	0	0	1	2.236	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monoplex parthenopeus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Mulinia pallida</i>	0	0	0	0	0	0	1.414	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neorapana muricata</i>	0	1.414	0	0	0	1.414	0	1.414	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Neorapana tuberculata</i>	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nodipecten subnodosus</i>	0	0	0	0	0	2.646	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Noetia reversa</i>	0	1	0	3.873	1	0	0	0	0	2.236	0	0	0	0	0	0	0
<i>Northia Northiae</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Olivella columellaris</i>	0	0	0	0	0	3.464	1.732	1.732	0	1.414	1	0	0	2.646	0	1.414	0
<i>Olivella volutella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ostrea angelica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	5.292	0
<i>Papyridea aspersa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Periploma planiusculum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pholas chiloensis</i>	0	0	0	0	0	1	2.449	0	1.414	2.646	2.646	0	0	0	0	0	0

Anexo 5. Continuación.

Especie	Sitio																
	N1	N2*	N3*	N4*	N5	N6*	N7	N8*	N9*	N10	N11	N12*	N13	N14	N15*	N16*	N17*
<i>Phrontis luteostoma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.873	0
<i>Pinna rugosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Polinices panamaensis</i>	0	0	0	1.732	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Polinices uber</i>	1	0	0	1.414	0	5.568	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1.414	0
<i>Prisogaster niger</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Prunum curtum</i>	0	0	0	2	0	1	0	1	1.414	0	0	0	0	2	0	1	0
<i>Pseudochama corrugata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.414	0	1.414	2.449	0	0	0
<i>Pseudopusula sanguinea</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudozonaria annettae</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudozonaria robertsi</i>	0	0	0	0	0	3	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Pteria sterna</i>	0	0	0	0	0	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pusio elegans</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pusula solandri</i>	0	1	0	1	0	2.236	0	1.414	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Raeta undulata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1.732	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Saccostrea palmula</i>	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	4.243	0	0	0	0	0
<i>Semele corrugata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1.414	1	0	0	3	1.414	0	0	1.414
<i>Semicassis centiquadrata</i>	0	0	0	0	0	0	1.732	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sinum cymba</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.414	1.414	0	0	0
<i>Solenosteira fusiformis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.732	1	0	0	0
<i>Solenosteira mendozana</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Solenosteira pallida</i>	0	0	0	0	0	2.236	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Spisula williamsi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Stramonita biserialis</i>	5.568	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stramonita haemastoma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Strombina lanceolata</i>	0	0	0	1	0	4	0	0	2.828	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tagelus dombeii</i>	0	0	0	1.414	0	1	0	0	0	0	0	0	3.742	2.646	0	0	0
<i>Tagelus peruvianus</i>	0	0	0	1.414	0	2.646	0	3.162	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tegula atra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0

Anexo 5. Continuación.

Especie	Sitio																
	N1	N2*	N3*	N4*	N5	N6*	N7	N8*	N9*	N10	N11	N12*	N13	N14	N15*	N16*	N17*
<i>Tegula melaleucos</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.414	2.449	0	0	0
<i>Tegula panamensis</i>	0	1.732	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tegula verrucosa</i>	0	1.732	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Terebra variegata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thaisella chocolata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1.414	0	0	2	0
<i>Tivela planiculata</i>	3.317	0	0	0	1	0	2	0	0	1.732	0	0	1	0	0	0	0
<i>Trachycardium procerum</i>	0	0	0	0	0	2	2.236	2	5.831	1.732	1.732	0	2.828	3.742	0	2	0
<i>Transennella pannosa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1.414	1.414	0	0	0
<i>Triumphis distorta</i>	0	0	0	1.732	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Turbo fluctuosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turritella banksii</i>	0	0	0	0	0	2.236	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turritella broderipiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turritella gonostoma</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turritella lentiginosa</i>	0	0	0	0	0	3	0	0	1.414	0	1	0	3	3.162	1	1.732	0
<i>Undulostrea megodon</i>	0	0	0	0	0	3.464	0	0	0	0	0	4.69	2.828	2	2.449	2.236	2.449
<i>Uvanilla buschii</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Xanthochorus buxeus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0