

Research Article

Diversidad de poliplacóforos tropicales del sur de la Provincia Panameña

Christian Ibáñez¹, Javier Sellanes³ & M. Cecilia Pardo-Gandarillas²

¹Departamento de Ecología y Biodiversidad, y Centro de Investigación para la Sustentabilidad
Facultad de Ecología y Recursos Naturales, Universidad Andres Bello, Santiago, Chile

²Departamento de Biología Marina & Núcleo Milenio “Ecología y Manejo Sustentable de Islas Oceánicas”

³Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile
Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Chile

Corresponding author: Christian Ibáñez ibanez.christian@gmail.com

RESUMEN. Por primera vez se hace un catastro exhaustivo sobre la diversidad de poliplacóforos en la zona sur de la Provincia Panameña (Ecuador-Perú), correspondiente a la ecorregión de Guayaquil. Se recolectaron quitones de cinco localidades y se estimó su diversidad y similitud de los ensambles. Durante invierno de 2013 y verano 2013-2014 se recolectó un total de 539 quitones pertenecientes a 11 especies. La diversidad disminuyó de norte a sur debido a un fuerte recambio de especies y la dominancia local de algunos taxa. El análisis de ordenación sugiere dos grupos faunísticos, uno compuesto por las localidades de Montañita y Santa Rosa en Ecuador, y Bonanza en Perú, y otro compuesto por las localidades peruanas de Pocitas y Lobitos. Las especies que más contribuyen a la diferenciación son *Ischnochiton dispar*, *Acanthopleura echinata* y *Acanthochitona ferreirai*. La diversidad de poliplacóforos en esta parte de la Provincia Panameña es pobre comparada con el mayor número de especies reportadas en Chile, México y Puerto Rico. Se sugiere que el tipo de hábitat y la oferta ambiental de alimento serían factores importantes en las diferencias en diversidad.

Palabras clave: Polyplacophora, moluscos, diversidad, Ecuador, Perú.

Tropical polyplacophoran diversity from south of the Panamian Province

ABSTRACT. For the first time a comprehensive record on the diversity of polyplacophorans in the south of the Province of Panama (Ecuador-Peru), corresponding to the Guayaquil ecoregion, was made. Chitons were collected from five locations and their diversity and the similarity of the assemblies were estimated. During winter 2013 and summer 2013-2014 a total of 539 chitons belonging to 11 species were collected. The diversity decreases from north to south due to a strong replacement of species and to the local dominance of some taxa. The ordination analysis suggests two faunal groups, one composed of the locations of Montañita and Santa Rosa from Ecuador, and Bonanza from Peru, while the second is composed of the Peruvian locations of Pocitas and Lobitos. The species that contribute most to the differentiation are *Ischnochiton dispar*, *Acanthopleura echinata* and *Acanthochitona ferreirai*. Polyplacophorans diversity at this part of Province of Panama is poor compared to the greatest number of species reported in Chile, Mexico and Puerto Rico. It is suggested that the type of habitat and environmental food supply would be key in explaining differences in diversity.

Keywords: Polyplacophora, mollusks, diversity, Ecuador, Peru.

INTRODUCCIÓN

La fauna tropical de la Provincia Panameña se extiende desde la boca del Golfo de California (~20°N) hasta el sur del Golfo de Guayaquil (3°-6°S) (Hall, 2002; Briggs & Bowen, 2012). Esta provincia biogeográfica se caracteriza por el alto endemismo ejemplificado en el 49% en peces y 38% en crustáceos decápodos

(Boschi, 2000; Briggs & Bowen, 2012). Otro grupo de animales con alta diversidad (>1000 especies) y alto endemismo son los moluscos de esta provincia (Roy *et al.*, 1994). Sin embargo, un grupo de moluscos que generalmente ha sido subestimado, en cuanto a estudios faunísticos en esta provincia biogeográfica, son los poliplacóforos (quitones), debido a la ausencia de especies de importancia comercial, a sus hábitos crípticos

y a las dificultades para su recolección, particularmente en la zona del embate del oleaje, donde son abundantes (García-Ríos & Álvarez-Ruiz, 2007).

Los quitones son exclusivamente marinos y habitan en todos los océanos del mundo, desde la zona intermareal hasta grandes profundidades (Eernisse, 2004, 2007; Schwabe, 2010). En la actualidad, se conocen cerca de 930 especies vivientes a nivel mundial y su registro fósil indicaría al menos unas 430 especies extintas (Schwabe, 2010). A pesar que los quitones son moluscos comunes en los ecosistemas intermareales, los pocos estudios sobre quitones de la provincia biogeográfica Panameña se han enfocado principalmente en el estudio descriptivo de las especies presentes en Baja California y El Salvador (García-Ríos *et al.*, 2007; García-Ríos & Álvarez-Ruiz, 2007). Adicionalmente, se destacan sólo dos estudios en que se cuantificó la abundancia, distribución y diversidad de quitones en Costa Rica y México (Jörger *et al.*, 2008; Flores-Garza *et al.*, 2012, respectivamente). Desafortunadamente en el sur de la Provincia Panameña, conocida como la ecorregión de Guayaquil, ubicada entre Manta, Ecuador hasta Bahía Sechura, Perú (1°S-6°S, Spalding *et al.*, 2007), no existen trabajos de campo que describan las especies de quitones y su ecología.

En el contexto de lo explicado anteriormente, el presente estudio tiene como objetivo describir y cuantificar la diversidad de quitones de cinco localidades del sur de la Provincia Panameña, para comparar así sus similitudes faunísticas y describir su hábitat.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron dos viajes de recolección a cinco localidades durante invierno 2013 y verano 2013-2014 (Tabla 1). Dos de las localidades están ubicadas en el sur de Ecuador: Montañita (1°49'9,6"S, 80°45'32,1"W) y Santa Rosa (2°12'38,5"S, 80°56'44,4"W), y tres en el norte de Perú: Bonanza (3°42'57"S, 80°44'41,5"W), Pocitas (4°06'58,1"S, 81°05'2,4"W) y Lobitos (4°27'7,9"S, 81°17'18"W) (Fig. 1). Todos los sitios de muestreo se caracterizaron por un sistema rocoso (intermareal) inserto en playas de fina arena amarilla, que es sumergido durante la marea alta y visible durante la marea baja. En todas las localidades se recolectaron quitones durante los periodos de marea baja (llenante y vaciante) por una duración de 2 a 3 h en total. Durante este tiempo se buscaron quitones a lo largo de la costa (~100 m) bajo las rocas, en pozas intermareales y en las grietas de paredones, abarcando un área aproximada de 1000 m². Simultáneamente, se realizaron búsquedas en el submareal somero (profundidad <10 m) mediante

snorkeling, cada vez por un período de ~2 h, abarcando un área perpendicular desde la costa de aproximadamente 100 m de largo y 100 m de ancho. La búsqueda en el submareal fue realizada bajo pequeñas y grandes rocas, incluyendo además la zona entre las grietas de los paredones. Después de cada búsqueda, los quitones recolectados fueron relajados (etanol 5% con agua de mar) y aplanados, usando una base sólida de madera donde fueron amarrados y puestos en agua de mar. Posteriormente fueron fijados en alcohol etílico de 96°, para preservar el material en condiciones apropiadas para el análisis genético posterior.

La identificación de los quitones se realizó visualmente bajo estereomicroscopio utilizando la serie de monografías taxonómicas de Kaas & Van Belle (1985, 1987, 1990, 1994), como también los trabajos de Bullock (1988) y Watters (1990). Se depositaron algunos ejemplares de referencia en el Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile (MNHCL) y en la Sala de Colecciones Biológicas de la Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Chile (SCBUCN) (Tabla 1).

Se realizaron comparaciones estadísticas, entre localidades, de riqueza de especies, diversidad (Simpson, 1-D; Shannon, H'), dominancia (Simpson, D) y equidad (J) utilizando los datos de frecuencia relativa. Se realizó una comparación pareada de diversidad de Shannon usando una prueba pareada de *t* (Hutcheson, 1970; Magurran, 1988). Para obtener un promedio y varianza de la diversidad de Shannon se efectuó un bootstrap que generó 9999 matrices aleatorias para los pares comparados (localidades), manteniendo en cada fila y columna, el mismo total de la matriz original.

La similitud faunística entre localidades se estimó con un análisis de conglomerados, utilizando la distancia de Jaccard y el algoritmo de agrupamiento de la media ponderada (UPGMA). Además, se realizó un análisis de bootstrap con 5000 iteraciones para evaluar el soporte de los nodos del dendrograma.

Posteriormente, para determinar qué especies son las principales responsables de la diferencia observada entre los grupos encontrados en el dendrograma, se hizo un análisis de Similitud Porcentual (SIMPER, Clarke, 1993) utilizando la similitud de Bray-Curtis, y los datos de frecuencia relativa. Todos estos análisis se realizaron en el programa PAST 3.0 (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

Se recolectaron 539 quitones, pertenecientes a 11 especies (Tabla 2). Del total de quitones recolectados, el 50% fue identificado como *Ischnochiton dispar*

Tabla 1. Especies de quitones recolectados en distintas localidades de Ecuador y Perú depositados en la Sala de Colecciones Biológicas de la Universidad Católica del Norte (SCBUCN) y Museo Nacional de Historia Natural de Chile (MNHNCL).

Especie	Número	n	Localidad	País
<i>Acanthochitona ferreirai</i> Lyons, 1988	SCBUCN 3779-3788	10	Pocitas	Perú
<i>Acanthochitona hirudiniformis</i> (Sowerby I, 1832)	SCBUCN 3767-3778	12	Montañita	Ecuador
<i>Acanthopleura echinata</i> (Barnes, 1824)	SCBUCN 3743-3751	7	Lobitos	Perú
	MNHNCL 400379-400393, 400395, 400396, 400481	18	Lobitos	Perú
<i>Chiton cumingsii</i> Fremby, 1827	SCBUCN 3746, 3747	2	Lobitos	Perú
<i>Chiton stokesii</i> Broderip, 1832	SCBUCN 3752-3756	5	Montañita	Ecuador
	SCBUCN 3888-3892	5	Santa Rosa	Ecuador
	MNHNCL 400360-400367, 400370, 400371	9	Montañita	Ecuador
	MNHNCL 400359, 400362, 400368, 400369	4	Santa Rosa	Ecuador
<i>Ischnochiton dispar</i> (Sowerby in Broderip & Sowerby, 1832)	SCBUCN 3757-3766	10	Montañita	Ecuador
<i>Stenoplax limaciformis</i> (Sowerby, 1832)	MNHNCL 400372-400378	7	Santa Rosa	Ecuador

(Sowerby in Broderip & Sowerby, 1832), seguido de 17% de *Stenoplax limaciformis* (Sowerby, 1832), 13% de *Acanthopleura echinata* (Barnes, 1824) y 10% de *Chiton stokesii* Broderip, 1832 (Tabla 2, Fig. 2). Ninguna especie fue común en las cinco localidades; en general, las especies se repitieron solo en una, dos y hasta en tres localidades (Tabla 2). La localidad donde se recolectó el mayor número de ejemplares de quitones (258 individuos) fue Santa Rosa, en Ecuador.

La localidad de Pocitas, en Perú, presentó los menores índices de diversidad en la estructura del ensamble, con solo dos especies respectivamente (Tabla 2). Mientras que el ensamble de la localidad de Montañita en Ecuador reportó los mayores índices de diversidad y equidad, constituidos por cuatro especies. La dominancia fue baja en todas las localidades, a excepción de Montañita (Tabla 2), que mostró una diversidad de Shannon significativamente mayor a las otras localidades, mientras que Santa Rosa presentó solo una diversidad mayor a Pocitas y Lobitos (Tabla 3).

El análisis de ordenación jerárquica (Fig. 3) sustentó dos grupos faunísticos. Un grupo compuesto por las localidades de Ecuador (Montañita y Santa Rosa con alta similitud 0,75 entre ellas), más una la localidad del norte de Perú (Bonanza) que mostró una menor similitud (0,38) con respecto a las otras. El otro grupo estuvo compuesto por las localidades de Pocitas y Lobitos (Perú), mostrando también una baja similitud (0,25) entre ellas (Fig. 3). Sin embargo, a pesar de la baja similitud, el análisis de ordenación jerárquica mostró valores altos de soporte de los nodos (>60) de los grupos resultantes (Fig. 3). Adicionalmente, la comparación de estos grupos mediante SIMPER, indicó

que las especies dominantes *Ischnochiton dispar*, *Acanthopleura echinata* y *Stenoplax limaciformis* fueron las que presentaron los mayores valores de contribución (43, 23 y 18%, respectivamente, Tabla 4).

DISCUSIÓN

Los quitones de la ecorregión de Guayaquil muestran una diversidad que es comparativamente baja y distinta entre localidades, debido a que fueron encontrados de 2 a 4 especies por localidad, caracterizándose generalmente por la dominancia local de una sola especie. Por ejemplo, *Ischnochiton dispar* fue la especie dominante en Santa Rosa y Bonanza, mientras que en Pocitas y Lobitos fueron *Acanthochitona ferreirai* y *Acanthopleura echinata*. Solo la localidad de Montañita presentó tres especies dominantes (*Chiton stokesii*, *Ischnochiton dispar* y *Stenoplax limaciformis*) y por ende mayor diversidad. En este contexto, la ecorregión de Guayaquil tendría una baja diversidad de quitones comparada con otros ecosistemas rocosos como los de Baja California, Costa Rica y Chile, donde se han encontrado hasta 9 y 12 especies de quitones en sitios contiguos (Aldea & Valdovinos, 2005; Schwabe *et al.*, 2006; García-Ríos & Álvarez-Ruiz, 2007; Jörger *et al.*, 2008; Araya & Araya, 2015). Se sugiere que esta baja diversidad sería causada por las condiciones geomorfológicas y por la escasa disponibilidad de alimento de la costa de esta ecorregión. Debido a que la costa del norte de Perú y sur de Ecuador está constituida mayormente por playas de arena, con escasos sistemas rocosos; y los quitones prefieren sustratos duros y playas con bolones, donde se les encuentra en mayor abundancia y riqueza (Otaíza & Santelices, 1985; Aguilera

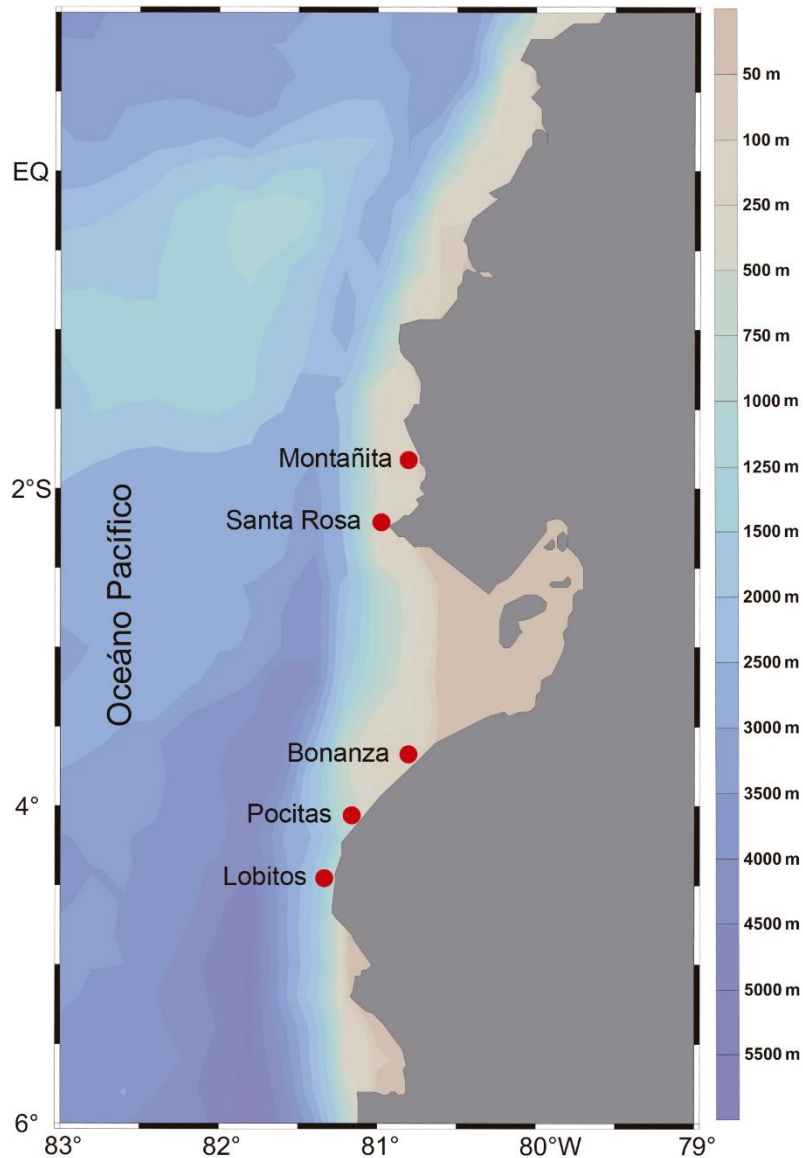


Figura 1. Mapa de los sitios de recolección de quitones en la Provincia Panameña.

& Navarrete, 2007). Además, los quitones en general son animales sensibles a la acumulación de sedimentos que se encuentra en ambientes de baja energía, como las playas de arena, dado que esto puede congestionar sus branquias e interferir con su alimentación (Hyman, 1967; García-Ríos & Álvarez-Ruiz, 2007). Las localidades donde se colectaron los quitones se caracterizan por tener playas de arena amplias con pequeñas penínsulas rocosas expuestas al oleaje, pozas intermareales y muchas grietas circulares (Fig. 2). Por otro lado, Santelices & Marquet (1998) registraron una muy baja diversidad de macroalgas entre los 0° a 5°S; organismos que son parte importante en la dieta de los quitones (Aguilera & Navarrete, 2007; Camus *et al.*, 2008, 2012). Además, como observación personal de los trabajos de campo realizados en este estudio, las

escasas especies de algas que fueron vistas en esta ecorregión, también fueron poco abundantes. Por consiguiente, esta baja oferta de recursos alimenticios también podría ser un factor relevante para explicar la baja diversidad de quitones. Además, la Provincia Panameña, parte la ecorregión de Guayaquil, se ha caracterizado por tener una menor diversidad biológica en comparación con otras provincias tropicales del mundo. Por lo tanto, la baja diversidad de quitones otorga más sustento a la caracterización biológica de esta provincia biogeográfica; la cual podría estar relacionada a mesoescala con el alto gradiente térmico, el patrón de circulación, la extensión limitada de la plataforma continental y la escasez de sistemas insulares y de arrecifes (Allen & Robertson, 1994).

Tabla 2. Especies de quitones recolectados de distintas localidades de Ecuador y Perú.

Especie	Montañita	Santa Rosa	Bonanza	Pocitas	Lobitos
<i>Acanthochitona ferreirai</i>				22	
<i>Acanthochitona hirudiniformis</i>	12				
<i>Acanthopleura echinata</i>				2	70
<i>Callistochiton expressus</i>			1		
<i>Chaetopleura roddai</i>		1			5
<i>Chiton cumingsii</i>					3
<i>Chiton stokesii</i>	32	20	3		
<i>Ischnochiton dispar</i>	34	185	51		
<i>Stenoplax limaciformis</i>	39	52			
<i>Stenoplax rugulata</i>			5		
<i>Lepidochitona</i> sp.					2
Total	117	258	60	24	80
Riqueza	4	4	4	2	4
Diversidad (Simpson)	0,72	0,44	0,27	0,15	0,23
Diversidad (Shannon)	1,31	0,76	1,00	0,28	0,52
Dominancia (Simpson)	0,28	0,56	0,73	0,85	0,76
Equidad	0,95	0,69	0,41	0,40	0,37

Tabla 3. Valores del estadígrafo *t* de las comparaciones de la diversidad de Shannon entre localidades. **P* < 0,01.

	Santa Rosa	Bonanza	Pocitas	Lobitos
Montañita	8,92*	5,79*	7,27*	6,97*
Santa Rosa		1,73	3,46*	2,36*
Bonanza			1,44	0,30
Pocitas				1,23

Por otra parte, la baja similitud encontrada entre los ensamblajes de las distintas localidades estudiadas puede ser consecuencia de las largas distancias (>100 km) entre pequeñas penínsulas rocosas donde, probablemente, las larvas lecitotróficas (con baja dispersión) de las especies de quitones (Eernisse, 2007), no alcanzan a dispersarse a grandes distancias, impidiendo la superposición de especies entre localidades relativamente cercanas. La composición de especies estuvo constituida por una fauna típica de comunidades tropicales, con un par de componentes templados (García-Ríos *et al.*, 2007; García-Ríos & Álvarez-Ruiz, 2007; Jörger *et al.*, 2008). La localidad de Bonanza en el Perú sería el límite sur de distribución de algunas especies tropicales como *Callistochiton expressus* (Carpenter, 1865), *Chiton stokesii*, *Ischnochiton dispar*, *Stenoplax limaciformis* y *Stenoplax rugulata* (G.B. Sowerby I, 1832). Mientras que al sur de esta misma localidad comenzaría la distribución hacia el sur de quitones de ambientes templado-fríos como *Acanthopleura echinata* y *Chiton cumingsii* Frembly, 1827. En este estudio se pudo comprobar en terreno el evidente cambio de

especies de una biota cálida-tropical a especies de una biota templada-fría, consecuencia de la influencia del Sistema de Corrientes de Humboldt. Spalding *et al.* (2007) indican que el quiebre biogeográfico entre las provincias Panameña y Peruviana está ubicado en la zona de Lobitos. En este sentido, estos resultados sustentarían este quiebre, ya que los poliplacóforos no tienen una composición de especies relativamente homogénea y las diferencias en las características oceanográficas son muy evidentes (observación en terreno). Además, datos oceanográficos también sustentan este quiebre, dado que las localidades de Montañita, Santa Rosa y Bonanza, se han caracterizado por tener una temperatura media anual entre 24 y 25°C, y una concentración de clorofila-*a* entre 0.5 y 0.9 mg m⁻³, mientras que las localidades de Pocitas y Lobitos en Perú han registrado una temperatura media anual menor, entre 19 y 23°C, y una concentración de clorofila-*a* mayor, de 1,4 a 2,2 mg m⁻³ (datos de <http://www.oracle.ugent.be/download.html>). Considerando que en esta ecorregión se tiene una mezcla de especies de quitones tropicales y templados, cualquier interpretación faunística debe incorporar los cambios históricos de la biota (Camus, 1990). En este contexto se ha sugerido que este quiebre biogeográfico habría estado ubicado más al sur (~11-12°S) durante los últimos 11000 años (Rollins *et al.*, 1986); y el actual límite sur de la Provincia Panameña (3-6°S) existiría desde hace 5000 a 6000 años, cuando hubo una importante transgresión marina y El Niño-Oscilación del Sur comenzó a tener las características actuales (Rollins *et al.*, 1986; Villagrán, 1995; Camus, 2001).



Figura 2. Fotografías de los quitones más abundantes en la zona de estudio, a) *Acanthopleura echinata*, Lobitos, Perú, b) *Chiton stokesii*, Santa Rosa, Ecuador, c) *Ischnochiton dispar*, Santa Rosa, Ecuador, d) *Stenoplax limaciformis*, Santa Rosa, Ecuador.

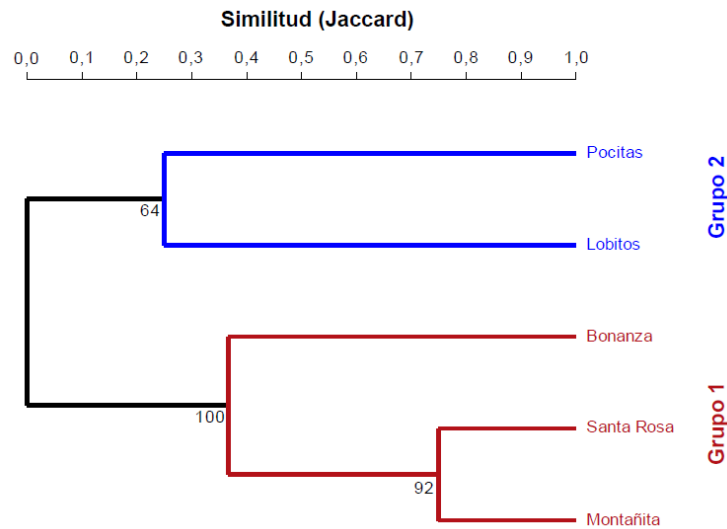


Figura 3. Dendrograma basado en el índice de similitud de Jaccard de los ensambles de quitones en la Provincia Panameña.

Por lo tanto, estos cambios históricos podrían explicar el componente mixto de los quitones de la ecorregión de Guayaquil.

Todas las especies de quitones encontradas en la ecorregión de Guayaquil tienen amplia distribución

geográfica y ya estaban registradas en la Provincia Panameña (García-Ríos *et al.*, 2007; Jörger *et al.*, 2008). De hecho, seis de las 11 especies encontradas son comunes en el Salvador y Costa Rica (García-Ríos *et al.*, 2007; Jörger *et al.*, 2008). Solo una especie, *Stenoplax*

Tabla 4. Resultados del análisis de SIMPER. Grupo 1: Montañita, Santa Rosa y Bonanza; Grupo 2: Pocitas y Lobitos.

Especie	Contribución (%)	Acumulado (%)	Frecuencia Grupo 1	Frecuencia Grupo 2
<i>Ischnochiton dispar</i>	43,14	43,14	0,62	0,00
<i>Acanthopleura echinata</i>	18,46	61,66	0,00	0,49
<i>Stenoplax limaciformis</i>	13,55	75,22	0,18	0,00
<i>Chiton stokesii</i>	9,61	84,84	0,13	0,00
<i>Acanthochitona ferreirai</i>	8,26	93,13	0,00	0,46
<i>Acanthochitona hirudiniformis</i>	2,43	95,55	0,03	0,00
<i>Chaetopleura roddai</i>	1,27	97,14	0,00	0,03
<i>Chiton cumingsii</i>	0,75	98,42	0,00	0,02
<i>Stenoplax rugulata</i>	1,33	99,18	0,03	0,00
<i>Lepidochitona</i> sp,	0,50	99,68	0,00	1,00
<i>Callistochiton expressus</i>	0,31	100	0,01	0,00

limaciformis, se ha reportado hasta México (García-Ríos & Álvarez-Ruiz, 2007; Flores-Garza *et al.*, 2012), y dos especies, *Acanthopleura echinata* y *Chiton cumingsii*, se distribuyen hasta el sur de Chile (Araya & Araya, 2015).

Finalmente, el aporte de este trabajo constituye una primera descripción faunística y ecológica de los poliplacóforos en esta ecorregión; siendo esta información crucial para una adecuada conservación y manejo de esta zona, considerando que se requieren más estudios para caracterizar su biodiversidad en sus distintas formas (*e.g.*, genética, funcional, morfológica, filogenética).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Boris Sirenko (Russian Academy of Science, St. Petersburg, Russia) y Douglas Eernisse (California State University, Fullerton, California, USA) su ayuda en la identificación de las especies recolectadas. Queremos reconocer el rápido y eficiente servicio para el depósito de especímenes que ofrecieron Oscar Gálvez (MNHNCL) y Jorge Avilés (SCBUCN). Este trabajo fue financiado por el proyecto FONDECYT 1130266 de C.M. Ibáñez y J. Sellanes como también por el proyecto FONDECYT 3140610 de M.C. Pardo-Gandarillas.

REFERENCIAS

Aguilera, M.A. & S.A. Navarrete. 2007. Effects of *Chiton granosus* (Fremby, 1827) and other molluscan grazers on algal succession in wave exposed mid-intertidal rocky shores of central Chile. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 349: 84-98.

Aldea, C. & C. Valdovinos. 2005. Moluscos del intermareal rocoso del centro-sur de Chile (36°-38°S): taxonomía y clave de identificación. *Gayana*, 69: 364-396.

Allen, G.R. & D.R. Robertson. 1994. *Fishes of the Tropical Eastern Pacific*. University of Hawaii, Honolulu, 332 pp.

Araya, J.F. & M.E. Araya. 2015. The shallow-water chitons (Mollusca, Polyplacophora) of Caldera, region of Atacama, northern Chile. *Zoosyst. Evol.*, 91: 45-58.

Boschi, E.E. 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. *Rev. Invest. Des. Pesq.*, 13: 7-64.

Briggs, J.C. & B.W. Bowen. 2012. Marine biogeographic provinces: realignment with particular reference to fish distributions. *J. Biogeogr.*, 39: 12-30.

Bullock, R.C. 1988. The genus *Chiton* in the New World (Polyplacophora: Chitonidae). *Veliger*, 31: 141-191.

Camus, P.A. 1990. Procesos regionales y fitogeografía en el Pacífico Sudeste: el efecto de “El Niño-Oscilación del Sur”. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 63: 11-17.

Camus, P.A. 2001. Biogeografía marina de Chile continental. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 74: 587-617.

Camus, P.A., K. Daroch & L.F. Opazo. 2008. Potential for omnivory and apparent intraguild predation in rocky intertidal herbivore assemblages from northern Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 361: 35-45.

Camus, P.A., A.H. Navarrete, A.G. Sanhueza & L.F. Opazo. 2012. Trophic ecology of the chiton *Acanthopleura echinata* on Chilean rocky shores. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 85: 123-135.

Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.*, 18:117-143.

Eernisse, D.J. 2004. Systematics, phylogeny and biology of Polyplacophora. *Boll. Malacol. Suppl.*, 5: I-IV.

- Eernisse, D.J. 2007. Chitons. Encyclopedia of tidepools and rocky shores. In: M.W. Denny & S.D. Gaines (eds.). University of California, Berkeley, pp. 127-133.
- Flores-Garza, R., L. Galeana-Rebolledo, A. Reyes-Gómez, S. García-Ibáñez, C. Torreblanca-Ramírez, P. Flores-Rodríguez & A. Valdés-González. 2012. Polyplacophora species richness, composition and distribution of its community associated with the intertidal rocky substrate in the marine priority region in Guerrero, Mexico. *Open J. Ecol.*, (32)2: 192-201.
- García-Ríos, C.I. & M. Álvarez-Ruiz. 2007. Comunidades de quitones (Mollusca: Polyplacophora) de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Rev. Biol. Trop.*, 55: 177-182.
- García-Ríos, C.I., M. Álvarez-Ruiz, J.E. Barraza, A.M. Rivera & C.R. Hasbun. 2007. Quitones (Mollusca: Polyplacophora) de El Salvador, América Central. *Rev. Biol. Trop.*, 55: 171-176.
- Hall, C.A. 2002. Nearshore marine paleoclimatic regions, increasing zoogeographic provinciality, molluscan extinctions, and paleo shorelines, California: Late Oligocene (27 Ma) to Late Pliocene (2.5 Ma). *GSA Special Paper*, 357: 1-489.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol. Electron.*, 4: 1-9.
- Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J. Theor. Biol.*, 29: 151-154.
- Hyman, L.H. 1967. The invertebrates: Mollusca I (Vol. VI). McGraw-Hill, Nueva York, 792 pp.
- Jörger K.M., R. Meyer & I.S. Wehrtmann. 2008. Species composition and vertical distribution of chitons (Mollusca: Polyplacophora) in a rocky intertidal zone of the Pacific coast of Costa Rica. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 88: 807-816.
- Kaas, P. & R.A. Van Belle. 1985. Monograph of living chitons. Suborder Ischnochitonina, Ischnochitonidae: Schizoplacinae, Callochitoninae & Lepidochitoninae. E.J. Brill/W. Backhuys, Leiden, 2: 198 pp.
- Kaas, P. & R.A. Van Belle. 1987. Monograph of living chitons. Schnochitonidae: Chaetopleurinae, Ischnochitoninae (pars). E.J. Brill/W. Backhuys, Leiden, 3: 302 pp.
- Kaas, P. & R.A. Van Belle. 1990. Monograph of living chitons (Mollusca: Polyplacophora), Vol. 4, Suborden Ischnochitonina: Ischnochitonidae: Ischnochitoninae (continued), additions to Vols. 1, 2 and 3. E.J. Brill/W. Backhuys, Leiden, 298 pp.
- Kaas, P. & R.A. Van Belle. 1994. Monograph of living chitons (Mollusca: Polyplacophora), Vol. 5, Suborden Ischnochitonina: Ischnochitonidae (concluded); Callistoplacinae, Mopalidae, additions to vols. 1-4. E.J. Brill/W. Backhuys, Leiden, 402 pp.
- Magurran, A. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University, Princeton, 192 pp.
- Otaíza, R.D. & B. Santelices. 1985. Vertical distribution of chitons (Mollusca: Polyplacophora) in the rocky intertidal zone of central Chile. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 86: 229-240.
- Rollins, H.B., J.B. Richardson & D.H. Sandweiss. 1986. The birth of El Niño: geoarchaeological evidence and implications. *Geoarchaeology*, 1: 3-15.
- Roy, K., D. Jablonski & J.W. Valentine. 1994. Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient: no evidence for Rapoport's Rule. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 91: 8871-8874.
- Santelices, B. & P.A. Marquet. 1998. Seaweeds, latitudinal patterns, and Rapoport's rule. *Div. Distribut.*, 4: 71-75.
- Schwabe, E. 2010. Illustrated summary of chiton terminology (Mollusca, Polyplacophora). *Spixiana*, 33: 171-194.
- Schwabe, E., G. Försterra, V. Häussermann, R.R. Melzer & M. Schrödl. 2006. Chitons (Mollusca: Polyplacophora) from the southern Chilean Comau Fjord, with reinstatement of *Tonicia calbuensis* Plate, 1897. *Zootaxa*, 1341: 1-27.
- Spalding, M., D. Fox, H.E. Allen, G.R. Davidson, N. Ferdaña, Z.A. Finlayson, B.S. Halpern, M.A. Jorge, A. Lombana, S.A. Lourie, K.D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C.A. Recchia & J. Robertson. 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57: 573-583.
- Villagrán, C. 1995. El Cuaternario en Chile: evidencias de cambio climático. In: J. Argollo & P. Mourguiart (eds.). Cambios cuaternarios en América del Sur, Orstom- Institut Francais de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, La Paz, pp. 191-214.
- Watters, G.T. 1990. A review of the recent eastern Pacific Acanthochitoninae (Mollusca: Polyplacophora: Cryptoplacidae) with the description of a new genus, *Americhiton*. *Veliger*, 33: 241-271.