

## Nicho trófico y bioclimático de dos especies andinas cercanamente emparentadas de *Liolaemus* (Squamata, Liolaemidae) en el sur del Perú

### Trophic and bioclimatic niche of two closely related Andean species of *Liolaemus* (Squamata, Liolaemidae) in southern Peru

Cinthya Y. Salas-Ybañez \*<sup>1,2</sup>

<https://orcid.org/0000-0002-7356-016X>  
cinthyasalas84@gmail.com

Irbin B. Llanqui <sup>3</sup>

<https://orcid.org/0000-0003-1076-9959>  
illanquia@unmsm.edu.pe

Marco R. Delgado <sup>2</sup>

<http://orcid.org/0000-0001-6497-2333>  
markro321@gmail.com

Din Heredia <sup>5</sup>

<http://orcid.org/0000-0001-6464-9309>  
din.heredia@gmail.com

César Aguilar-Puntriano <sup>1,4</sup>

<https://orcid.org/0000-0001-6372-7926>  
caguilarp@unmsm.edu.pe

#### \*Corresponding author

- Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Museo de Historia Natural (MUSM), Departamento de Herpetología, Av. Arenales 1256, Jesús María, Lima, Perú.
- Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa, Museo de Historia Natural (MUSA), Arequipa, Perú.
- Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Escuela de Ciencias Biológicas, Lima, Perú.
- Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Laboratorio de Sistemática y Ecología de Vertebrados, Lima, Perú.
- Instituto Científico Michael Owen Dillon, Arequipa, Perú.

#### Citación

Salas-Ybañez CY, Llanqui IB, Delgado MR, Heredia D, Aguilar-Puntriano C. 2024. Nicho trófico y bioclimático de dos especies andinas simpátricas de *Liolaemus* (Squamata: Liolaemidae) en el sur del Perú. Revista peruana de biología 31(1): e26189 001- 022 (Marzo 2024). doi: <https://dx.doi.org/10.15381/rpb.v31i1.26189>

Presentado: 12/09/2023

Aceptado: 23/02/2024

Publicado online: 15/03/2024

Editor: José Perez  
Leonardo Romero

#### Resumen

En el presente estudio, los nichos trófico y bioclimático de *Liolaemus annectens* y *L. etheridgei* son evaluados. Ambas especies se distribuyen en la región andina del sur del Perú. La comparación interespecífica del nicho trófico reveló a Lygaeidae (Hemiptera) como presa fundamental de *L. etheridgei*, mientras que las presas fundamentales en la dieta de *L. annectens* fueron larvas de Lepidoptera, Araneae, Curculionidae (Coleoptera) y Lygaeidae. Asimismo, se observó un importante consumo de material vegetal en ambas especies, por lo que pueden considerarse omnívoras. Ambas especies presentaron una baja amplitud de nicho trófico, con una tendencia especialista de consumo de presas, y un bajo solapamiento de nicho trófico. En cuanto al nicho Grinnelliano, la evaluación y comparación de modelos de nichos ecológicos, permitieron identificar las áreas de mayor idoneidad para la sobrevivencia de estas especies. Estas se encuentran en áreas de Arequipa, Moquegua y Tacna para *L. etheridgei* y en Arequipa, Puno, y Cusco para *L. annectens*. Ambas especies mostraron una baja superposición de nicho ecológico, rechazando la hipótesis de que ocupan nichos idénticos.

#### Abstract

In the present study, the trophic and bioclimatic niches of *Liolaemus annectens* and *L. etheridgei* are evaluated. Both species are distributed in the Andean region of southern Peru. Interspecific comparison of the trophic niche revealed Lygaeidae (Hemiptera) as a fundamental prey for *L. etheridgei*, while the fundamental preys in the diet of *L. annectens* were Lepidoptera larvae, Araneae, Curculionidae (Coleoptera), and Lygaeidae. Additionally, a significant consumption of plant material was observed in both species, indicating an omnivorous diet. Both species exhibited a narrow trophic niche breadth, with a specialist tendency in prey consumption and low trophic niche overlap. Regarding the Grinnellian niche, evaluation and comparison of ecological niche models allowed the identification of areas of highest suitability for the survival of these species. These include some areas in Arequipa, Moquegua and Tacna for *L. etheridgei*, and some areas in Arequipa, Puno and Cusco for *L. annectens*. Both species showed low ecological niche overlap, rejecting the hypothesis of identical niches.

#### Palabras clave:

Grupo *Liolaemus montanus*, lagartijas, dieta, ecología trófica, nicho ecológico, Andes.

#### Keywords:

*Liolaemus montanus* group, lizards, diet, trophic ecology, ecological niche, Andes.

## Introducción

El nicho ecológico es considerado como un espacio  $n$  dimensional donde cada dimensión representa la respuesta de una especie hacia una variable (biótica o abiótica), que afecta su rendimiento en un determinado instante de tiempo (Hutchinson 1957). Asimismo, entre los aspectos más importantes del nicho se encuentra la dimensión trófica, que se refiere a la utilización de recursos alimenticios y refleja la posición funcional de una especie en una red alimentaria, identificando cómo adquiere energía de los canales de producción disponibles (Cohen 1977, Lesser et al. 2020). Los estudios de ecología trófica nos brindan información que permite conocer el rol de las especies en la comunidad, su fisiología, comportamiento; así como sus interacciones con otras especies (Cuevas & Martori 2007, Lunghi et al. 2022). En los lagartos, el consumo de distintas categorías tróficas puede estar influenciado por una serie de factores que pueden ser extrínsecos (abundancia de recursos alimentarios, depredación, competencia, estructura del hábitat) (Vitt & Pianka 2007, Vidal & Labra 2008), intrínsecos (ontogenia, estado reproductivo, sexo, preferencias dietéticas, capacidades sensoriales) y factores filogenéticos (modo de forrajeo, limitaciones fisiológicas, biomecánica de las estructuras de alimentación, etc.) (Vitt & Pianka 2007, Vidal & Labra 2008, Vitt & Caldwell 2013). En general, se considera que las especies estrechamente relacionadas filogenéticamente suelen compartir muchos rasgos tróficos relevantes y en consecuencia ocuparían nichos tróficos similares (Donoso 2008, Naisbit et al. 2012). Por lo anterior, el conocimiento del nicho trófico podría explicar el funcionamiento de diferentes fenómenos ecológicos y evolutivos (Pincheira-Donoso 2008, Naisbit et al. 2012, Martín et al. 2017, Pincheira-Donoso 2021, Ocampo et al. 2022, Lunghi et al. 2022).

Por otro lado, los modelos bioclimáticos han adquirido relevancia al ser utilizados para estimar la distribución potencial de especies basados en modelos de máxima entropía y capas de variables climáticas (Martínez-Freiría et al. 2008, Mota-Vargas et al. 2019). Pero, además de la distribución potencial, estos modelos también permiten identificar zonas de contacto entre especies cercanas (Martínez-Freiría et al. 2008, Manzanilla et al. 2019), posibilitando el estudio de otros aspectos ecológicos, como el grado de diferenciación ecológica, conservadurismo, superposición, equivalencia o similitud de nicho (Jeschke & Strayer 2008, Martínez-Freiría et al. 2008, Demangel et al. 2015, Dirzo 2021). Por lo que estos modelos se han convertido en herramientas valiosas para entender y gestionar las interacciones ecológicas, ofreciendo perspectivas cruciales para la investigación y conservación (Martínez-Freiría et al. 2008, Dirzo 2021).

De acuerdo con Darwin (1859) las especies filogenéticamente cercanas tienden a ser ecológicamente similares; por lo tanto, en algunas especies los nichos son rasgos conservativos. Sin embargo, pocas especies hermanas comparten nichos idénticos, ya que las similitudes ecológicas y filogenéticas a menudo no están relacionadas, por lo que no se puede suponer *a priori* que especies

hermanas poseen semejanzas ecológicas (Wiens & Graham 2005, Losos 2008, Mahon et al. 2021, Pelegrin et al. 2021). Asimismo, los taxones hermanos podrían mostrar distintos grados de superposición de nichos en el espacio ecológico y geográfico. Este fenómeno puede atribuirse a una historia de especiación parapátrica, que resultaría de una evolución divergente de poblaciones geográficamente adyacentes entre sí, o alternativamente una divergencia ecológica post-especiación (Losos & Glor 2003, Graham et al. 2004, Blair et al. 2013, Rivera et al. 2021).

Las lagartijas *Liolaemus annectens* Boulenger, 1901 y *L. etheridgei* Laurent, 1998 son dos especies hermanas, geográficamente cercanas y endémicas de las regiones andinas del sur del Perú (Aguilar et al. 2017, Aguilar-Puntriano et al. 2019, Langstroth 2021). *Liolaemus annectens* solamente es conocida para el departamento de Arequipa (Carrillo & Icochea 1995, Pincheira-Donoso et al. 2008, Gutiérrez et al. 2018), exhibe un rango altitudinal superior a 4000 m (Zeballos et al. 2002); mientras que *L. etheridgei* ha sido reportado en los departamentos de Arequipa y Moquegua entre los 2400 – 4200 m (Zeballos et al. 2002, Gutiérrez et al. 2010). Si bien *Liolaemus* es un género muy diverso y abundante, la mayoría de los estudios en especies de este género en Perú son trabajos de índole taxonómico, sistemático o evolutivo; mientras que trabajos sobre las relaciones tróficas interespecíficas o que analicen la influencia de los factores ecológicos y la filogenia sobre la dieta son escasos (Díaz 2018, Olivera & Aguilar 2020, Llanqui et al. 2022). En particular, sobre la ecología trófica de *L. annectens*, no se tienen datos previos a detalle y con respecto a *L. etheridgei* se tiene información sobre su preferencia por el consumo de insectos y arácnidos, así como de restos vegetales registrados en bosques andinos de queñua (*Polylepis* spp.) (Llanqui et al. 2022). Sin embargo, los estudios comparativos entre especies relacionadas podrían contribuir al entendimiento de los aspectos limitantes de sus adaptaciones en un ecosistema, interacciones ecológicas intra e interespecíficas y su historia evolutiva (Halloy et al. 1998, Pincheira-Donoso 2008, Semhan 2014).

En este trabajo comparamos los nichos tróficos y nichos Grinnellianos entre *Liolaemus annectens* y *L. etheridgei*, donde el nicho Grinnelliano es considerado como un subespacio del espacio ambiental con las condiciones necesarias para la sobrevivencia de una especie. Las variables relacionadas con el nicho Grinnelliano también se denominan variables escenopoéticas e influyen en la distribución geográfica de una especie y su respuesta a los cambios ambientales como temperatura, radiación solar, altitud, aspecto de terreno, humedad, entre otros (Soberón 2007, Peterson et al. 2011, Sales et al. 2021). Estas variables escenopoéticas tienen un efecto a gran escala, siendo relevantes para comprender las propiedades ecológicas, geográficas y evolutivas de las especies (Soberón 2007, Peterson et al. 2011, Sales et al. 2021, Lu & Jetz 2023).

Para poder vincular las variables escenopoéticas a sitios geográficos asociados, empleamos modelos de nicho ecológico (MNE). Estos modelos nos permitirán discer-

nir las tolerancias ambientales y entender cómo ambas especies optimizan el uso del espacio geográfico, identificando áreas con condiciones bioclimáticas idóneas para su supervivencia. Además, facilitan comparaciones detalladas y la evaluación del grado de similitud entre los nichos Grinnellianos de ambas especies. En relación con el nicho trófico, llevamos a cabo la evaluación y comparación de preferencias dietéticas entre ambas especies ya que a pesar de su cercanía filogenética sus nichos tróficos pueden no ser conservados. En este sentido, nos preguntamos si existe una divergencia ecológica entre *L. annectens* y *L. etheridgei*, para esto analizamos los nichos tróficos y Grinnellianos que puedan dilucidar el proceso de especiación entre estas especies. Por lo tanto, nuestros objetivos en este estudio son: i) Analizar y comparar el nicho trófico para *L. annectens* y *L. etheridgei*, y ii) Analizar y comparar el nicho Grinnelliano en base a MNE para *L. annectens* y *L. etheridgei*.

## Material y métodos

**Área de estudio.** Para el análisis de dieta se evaluaron dos localidades para *Liolaemus etheridgei*: Pampa de Arrieros (16°03'52.64"S, 71°35'11.66"W, 3700 m) y Pocsi (16°31'19.98"S, 71°23'44.96"W, 3039 m) y cuatro localidades para *L. annectens*: Sumbay (15°58'19.83"S, 71°22'11.32"W, 4266 m), Chivay (15°36'10.40"S, 71°34'46.50"W, 3848 m), Orcopampa (15°15'35.84"S, 72°21'42.59"W, 3868 m), Cotahuasi (15°18'14.04"S, 72°51'34.70"W, 4590 m). Las localida-

des se ubican en cuatro provincias del departamento de Arequipa: Arequipa, Caylloma, Castilla y La Unión (Fig. 1). De acuerdo con la clasificación de ecorregiones, las localidades se encuentran entre la Serranía Esteparia y Puna (MINAM 2018). Las colectas se realizaron en temporada seca entre mayo y agosto y en temporada húmeda entre diciembre y marzo del 2013–2015, y del 2019–2020.

**Análisis de Dieta.** Los individuos de *Liolaemus annectens* y *L. etheridgei* fueron colectados manualmente, durante su periodo de actividad, entre las 9:00 a 15:00 horas, para reducir la probabilidad de registrar estómagos vacíos (horario diurno) (Chávez-Villavicencio 2018, Olivera & Aguilar 2020, Llanqui et al. 2022); considerando además que, en las zonas de evaluación por las tardes la temperatura desciende y son frecuentes las lluvias y granizadas. Posteriormente fueron sacrificados con una inyección con halatal (pentobarbital sódico) y preservados en formalina al 10%. Previamente se extrajeron los estómagos para evaluar su contenido preservándolos en etanol al 70%. Los individuos colectados fueron depositados en la Colección de Herpetología del Museo de Historia Natural de San Agustín de Arequipa (MUSA) y la Colección Herpetológica del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM). Esta investigación contó con las autorizaciones respectivas mediante la Resolución de Dirección General N°509-2018-MINAGRI -SERFOR-DGGSPFFS y permiso de colecta N°053-2019-MINAGRI-SERFOR-ATFFS-AREQUIPA-ADC.

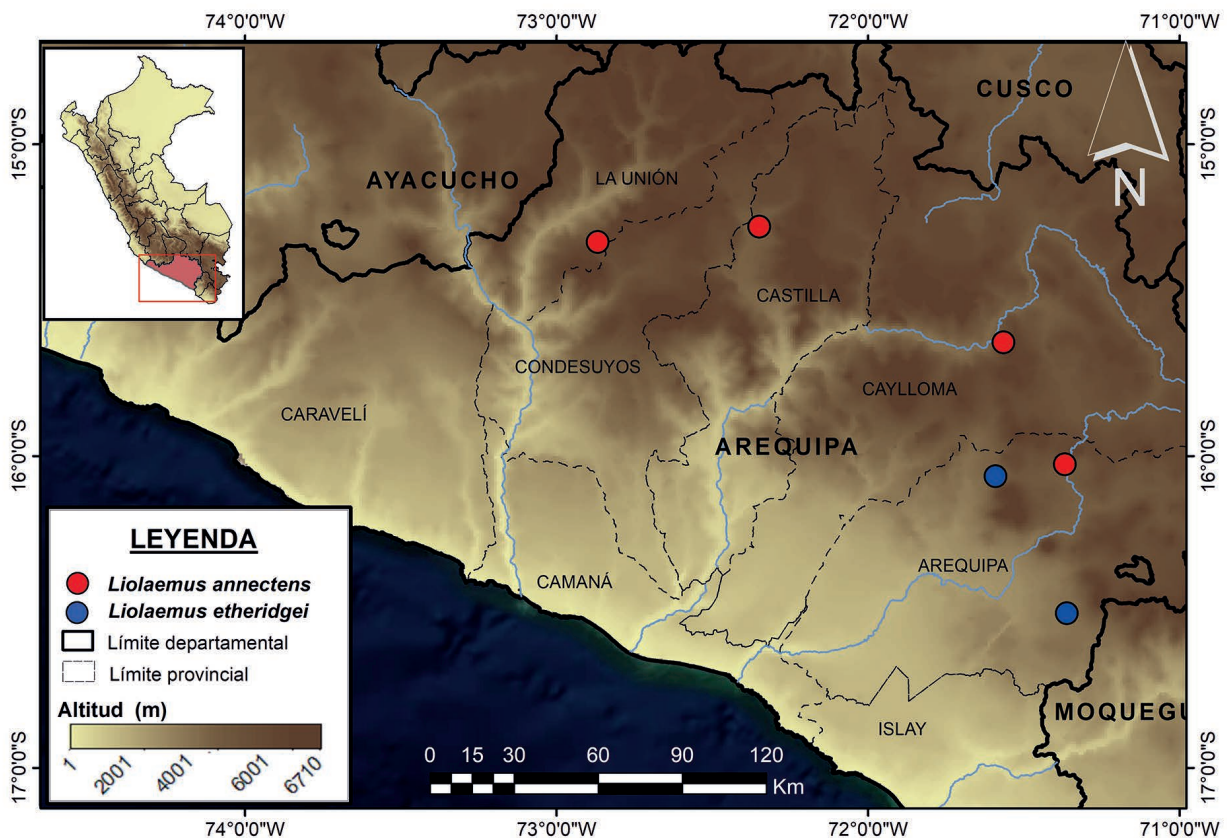


Figura 1. Área de Estudio. Ubicación de las localidades evaluadas para el análisis de dieta de *L. etheridgei* y *L. annectens*.

El contenido estomacal fue analizado con ayuda de un microscopio estereoscópico, identificando las presas animales al menor nivel taxonómico posible como en estudios similares (Quatrini et al. 2001, Zamora-Abrego & Ortega-León 2016, Gallardo et al. 2018, Jara & Muñoz-Pedrerros 2018, Méndez 2020, Guzmán 2021, Llanqui et al. 2022).

Para cada ítem alimenticio se calculó la numerosidad (número de un tipo de presa en cada estómago), porcentaje numérico, frecuencia de ocurrencia (número de individuos con un tipo de presa en su estómago), porcentaje de frecuencia, así como el respectivo volumen de cada presa y porcentaje de volumen, empleando la fórmula del esferoide (Durtsche 2000) (Ec. 1):

$$V = \frac{4}{3}\pi \times \left(\frac{\text{longitud del ítem}}{2}\right) \times \left(\frac{\text{Ancho del ítem}}{2}\right)^2$$

Cuando los ítems presa no estuvieron completos fueron reconstruidos para sus conteos; en algunos casos el conteo se realizó por el número de cabezas, pero se realizó la estimación del volumen se llevó a cabo con los individuos completos (Astudillo et al. 2015).

Los restos de plantas fueron reunidos y registrados como una sola categoría denominada material vegetal, para el cual solo se midió frecuencia y volumen. Se consideró como material vegetal porque el consumo de vegetales es por porciones y no por ítems completos, por lo mismo que no fueron considerados en datos de numerosidad e índice de importancia relativa (Semhan 2014, Astudillo et al. 2015). Para la estimación de su volumen se formó un paquete de forma esferoide y se midió el volumen de manera similar a lo realizado con los insectos, siguiendo el protocolo presentado por Semhan (2014) y Astudillo et al. (2015).

Para las presas animales se combinó los datos numéricos, de frecuencia y volumen para obtener el índice de Importancia relativa (IRI) (Pinkas et al. 1971) (Ec. 2):

$$IRI = \frac{100AL}{\sum AL}$$

Donde,  $AL = \%N + \%F + \%V$

Posteriormente se calculó el índice de jerarquización de la dieta (DJ), que aplica los valores del IRI; convirtiéndolo al tanto por ciento, tomando como 100% el valor más alto. Si el porcentaje de un tipo de presa estaba entre 75 - 100% dicha presa se categorizó como presa fundamental, con valores entre 50 - 75% se categorizó como presa secundaria, del 25 - 50% como presa accesoria, y valores menores a 25% como presa accidental (Montori 1991). Estos datos fueron obtenidos por especie y por estación del año.

El tipo de dieta fue categorizado de acuerdo al porcentaje de volumen de plantas consumido: 0 - 10%: insectívoro; 11 - 50%: omnívoro y 51 - 100%: herbívoro

(Espinoza et al. 2004). En la evaluación de dieta se consideró individuos adultos y juveniles. Sin embargo, para evaluar la amplitud de nicho trófico se consideró solo los individuos adultos y consumo de presas animales.

Para cuantificar a amplitud del nicho trófico se midió la uniformidad de la distribución de los individuos entre los estados de recursos mediante el índice de Levin (1968) expresados como (Ec. 3):

$$B = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

Donde  $p_i$  es la proporción de individuos encontrados usando el recurso  $i$  (Krebs 1999). Posteriormente, para facilitar su interpretación se estandarizaron los resultados obtenidos mediante el uso del índice de Levin estandarizado (Ec. 4):

$$Ba = \frac{B - 1}{N - 1}$$

Donde  $Ba$ : Índice de amplitud de Levin estandarizado,  $B$ = Índice de Levin,  $N$ = número de recursos alimentarios, con valores entre 0 a 1; los valores próximos a 0 fueron interpretados con una tendencia de consumo hacia un determinado grupo alimentario; si tiende a 1 se interpretó como un comportamiento generalista y/o que la especie no muestra tendencia por consumir alguna presa específica (Krebs 1999).

Se realizó la prueba de Shapiro-Wilk a fin de evaluar la normalidad y la prueba de Levene para la homocedasticidad entre las amplitudes de nicho por estacionalidad-especie, posteriormente se usó un ANOVA robusto con un nivel de significancia de  $p < 0.05$  para el análisis estadístico, el cual no requiere la normalidad de los datos (Mair & Wilcox 2020, Wilcox 2021), usando la herramienta R (R Core Team 2022) y el paquete WRS2 (Mair & Wilcox 2020).

Asimismo, con el fin evaluar si existe repartición de nicho trófico entre ambas especies se usó el índice de solapamiento ( $O_{jk}$ ) de Pianka (1973) (Ec. 5):

$$O_{jk} = \frac{\sum(p_{ij} \times p_{ik})}{\sqrt{(\sum p_{ij}^2 \times \sum p_{ik}^2)}}$$

Donde  $p_{ij}$  y  $p_{ik}$  son las proporciones del recurso  $i$  utilizadas por las especies  $j$  y  $k$ .

Para determinar si el solapamiento observado difiere de lo esperado al azar, se realizó un análisis de randomización por pseudo-comunidades generando 1000 repeticiones, usando el paquete *EcoSimR*, donde el algoritmo *RA3* compara la matriz de datos observados con una

matriz simulada (Gotelli & Ellison 2013) en R (R Core Team 2022).

Además, para evaluar si existe una relación entre la morfología de los depredadores con respecto a las presas animales, se tomaron las medidas de cuatro variables morfológicas de los individuos de *L. etheridgei* y *L. annectens*, mediante el uso de un vernier digital precisión de 0.1 mm: Longitud hocico cloaca (LHC), longitud de la cabeza (LC), ancho de la cabeza (AC) y alto de la cabeza (ALC), realizándose una correlación de Pearson en relación a las medidas de longitud, ancho y volumen promedio de las presas animales. Asimismo, para controlar el error tipo I debido a las múltiples comparaciones univariadas se aplicó la corrección de Bonferroni-Holm (Westfall 1997) estas pruebas estadísticas fueron evaluadas utilizando el paquete *spaa* (Zhang 2016) en R (R Core Team 2022).

**Modelamiento de nicho ecológico (MNE).** Se elaboró una base de datos de los registros de ocurrencia de las especies evaluadas, considerando datos de longitud y latitud en grados decimales, los cuales se obtuvieron de la base de datos del Departamento de Herpetología del Museo de Historia Natural de San Marcos (MUSM), del Museo de Historia Natural de San Agustín (MUSA) y de la base de datos electrónica GBIF considerando los datos de la Colección herpetológica del Museo de La Universidad Brigham Young (BYU) y Colección Herpetológica del Instituto de Biodiversidad de la Universidad de Kansas (KUBI) (Bentley & Brown 2023, Whiting 2023), excluyendo los registros anteriores a 1970 con el fin de establecer una correspondencia temporal entre los datos y las capas climáticas (Phillips et al. 2006); así como los datos duplicados o que en la actualidad se encuentren en centros poblados, también aquellos datos que sean dudosos (Mota-Vargas et al. 2019). Los datos obtenidos fueron filtrados para ser espacialmente independientes y reducir el sobreajuste al sesgo de muestreo a una distancia de 1 km entre sí (Boria et al. 2014, Brown et al. 2017), como resultado de esta selección de datos, se obtuvieron un total de 34 registros para *L. etheridgei* y 49 registros para *L. annectens*.

Las variables ambientales se obtuvieron en formato ráster de WorldClim (Fick & Hijmans 2017) bajo condiciones climáticas actuales (19 variables bioclimáticas y radiación solar), además, 3 variables topográficas que fueron obtenidas del geoservidor del MINAM (MINAM 2019), estandarizadas con una resolución de 30 arco segundos (1km), convertidas a formato ASCII, EPSG: 4326 y datum WGS84. Las capas obtenidas fueron recortadas en áreas de menor tamaño considerando el área accesible o área **M**; es decir, aquellas áreas donde es posible que las especies estén presentes dado el conocimiento biológico que se tiene de ellas, su capacidad de dispersión y la ausencia de grandes barreras y/o discontinuidades ambientales que puedan limitar su presencia (Barve et al. 2011, Martínez-Méndez et al. 2016, Mota-Vargas et al. 2019, Simões et al. 2020).

Para determinar el área **M** se utilizó una capa de las ecorregiones terrestres del MINAM obtenido de la plataforma GEO GPS PERÚ (2022). Las ecorregiones poseen características únicas que pueden proporcionar infor-

mación ambiental y ecológica influyente en la especie (Martínez-Méndez et al. 2016, Simões et al. 2020); se consideró aquellas que coincidían con la ubicación de los sitios de registros tomando en cuenta la capacidad de dispersión de la especie (Martínez-Méndez et al. 2016). La selección y edición de las ecorregiones, así como el recorte y transformación de las capas bioclimáticas, se realizó utilizando el programa ArcMap10.8 (ESRI 2020).

En la selección de las variables predictoras se consideraron aquellas menos correlacionadas y que reduzcan la colinealidad para mejorar la precisión y utilidad de los modelos de nicho ecológico (Dormann et al. 2013, Gutiérrez Hernández et al. 2018, Feng et al. 2019, Ríos -Muñoz et al. 2020, Sillero & Barbosa 2021). Para la selección se excluyeron aquellas con coeficientes de correlación mayores a 0.70 y factor de inflación de varianza (VIF) mayor a 3, usando los paquetes *corrplot* (Taiyun 2021) y *USDM* (Naimi et al. 2014) en R Core Team (2022). Como resultado de este análisis, las variables usadas fueron temperatura media anual Bio 1, rango medio de la temperatura diurna Bio 2, isotermalidad Bio 3, precipitación anual Bio 12, radiación solar, pendiente y orientación.

La calibración, evaluación y elaboración de los modelos se realizó mediante el paquete *Kuenm* (Cobos et al. 2019a), que usa el algoritmo *Maxent* (Elith et al. 2010) y nos permite obtener múltiples modelos con distintas parametrizaciones que finalmente nos permitirá generar un mapa de idoneidad ambiental para cada especie (Gay-Escalante 2021), es decir que represente las áreas con las mejores condiciones adecuadas para que una especie en particular pueda sobrevivir y reproducirse (VanDerWal et al. 2009)

Para la calibración de los modelos, los registros de ocurrencia fueron agrupados en: datos de entrenamiento, de prueba y totales. Asimismo las variables seleccionadas fueron agrupadas en dos conjuntos, el conjunto 1 formado por las 7 variables seleccionadas, el conjunto 2 solo con las variables bioclimáticas y radiación excluyendo las 2 variables topográficas. También, se usaron 14 multiplicadores de regularización con valores de 0.10 - 1.00, con un intervalo de 0.10 y valores de 2.00 - 5.00 con un intervalo de 1.00; y con las características de clase lineal (l), cuadrática (q) y producto (p) en sus diferentes combinaciones (Merrow et al. 2013, Cobos et al. 2019a, Simões et al. 2020, Dirzo 2021). Esto permitió generar múltiples modelos candidatos para cada especie. Posteriormente se procedió a la evaluación y selección del mejor modelo en función de la significancia estadística ROC parcial (Peterson et al. 2008), tasa de omisión 5% y la habilidad predictiva y complejidad de los modelos con el índice de Akaike, en particular el Delta AICc  $\leq 2$  (Warren et al. 2014a, Cobos et al. 2019a, Velasco & Gonzáles 2019); seleccionamos los modelos que cumplan con los tres criterios mencionados (significancia estadística, tasa de omisión y complejidad). El modelo final fue creado especificando argumentos adicionales como tipo de réplica Bootstrap, formato de salida logístico, 10 réplicas (Merrow et al. 2013, Cobos et al. 2019a, Simões et al. 2020), esto dio como resultado un mapa en formato

raster con valores continuos entre 0 (indicando un nivel bajo de idoneidad) y valores cercanos a 1.00 (mejores condiciones de idoneidad) (Elith et al. 2006). El modelo final para cada especie fue evaluado con ROC parcial y tasa de omisión 5% (Cobos et al. 2019a). Así también se verificó que obtenga valores del AUC (Área bajo la curva ROC) mayor a 0.80, indicando la mayor confiabilidad del modelo (Araújo et al. 2011). Adicionalmente se estableció el área potencial de distribución usando el umbral de corte de 10 percentil de la presencia de entrenamiento, porque considera la probabilidad en la que se omita el 10% de los registros de presencia de entrenamiento especialmente los valores atípicos, además de haberse demostrado su efectividad (Escalante et al. 2013, Dirzo 2021). El post-procesamiento de los modelos de nicho ecológico para realizar su proyección geográfica, se realizó mediante ArcMap del programa ArcGis 10.8 (ESRI 2020).

Para evaluar la similitud de los nichos ecológicos en el espacio ambiental se realizó un análisis del volumen de nicho mediante la generación de elipsoides de volumen mínimo MVE, usando el paquete *ellipsenm* (Cobos et al. 2019b), a partir de los tres primeros componentes principales PCA de las variables ambientales seleccionadas previamente, que representan el 67.00% de la varianza y con los registros de ocurrencia; donde los valores de mínima idoneidad cerca al borde del elipsoide (Cobos et al. 2019b, Dey et al. 2022, Valle & Simões 2022). Con estos datos se obtuvieron los valores de amplitud de volumen de nicho; seguidamente se realizó la prueba de solapamiento de elipsoides con 1000 réplicas, bajo la hipótesis nula que indica que los elipsoides ajustados a las observaciones reales se superponen tanto como elipsoides con datos aleatorios (Núñez -Penichet et al. 2021, Dey et al. 2022). Para rechazar esta hipótesis, el valor observado de la superposición debe ser tan extremo o más extremo que el límite de confianza inferior (5%) de los valores de superposición aleatorios (Núñez- Penichet et al. 2021, Valle & Simões 2022).

En complementación, se usó una prueba de identidad de nichos, también llamada prueba de equivalencia de nichos; es una prueba cuantitativa usada para evaluar la similitud de los nichos mediante el paquete en R, *EN-Mtools* (Warren et al. 2021) con la interfase *Ecospat* (Di Cola et al. 2017). Para realizar esta prueba se convirtió las 7 variables seleccionadas previamente en componentes principales; se usó los dos primeros componentes (Broennimann et al. 2012), para generar la densidad de las presencias y factores ambientales en función de la densidad de Kernel y obtener los valores de solapamiento en base a la métrica de Schöener D con valores de 0 a 1 (solapamiento completo) (Silva et al. 2014, Di Cola et al. 2017, Warren et al. 2021). La prueba de equivalencia se genera agrupando y dividiendo aleatoriamente dos conjuntos con 100 réplicas construyendo histogramas de valores simulados, si el valor de D observado es menor al 95% de los valores de la distribución nula, se rechaza la hipótesis de que ambos nichos son equivalentes (Warren et al. 2008, Broennimann et al. 2012, Warren et al. 2014b). Esta prueba nos permitirá comparar los ni-

chos entre especies hermanas y entender cómo responden a los cambios ambientales, si a pesar de estar en dos rangos geográficos diferentes sus nichos son equivalentes (Broennimann et al. 2012, Broennimann et al. 2014, Di Cola et al. 2017, Warren et al. 2021).

## Resultados

**Nicho trófico.** Fueron evaluados 69 individuos de *Liolaemus etheridgei* y 113 de *L. annectens*, del total (n= 182) solo se encontró un estómago vacío. En total fueron identificados 1280 presas animales que se agruparon en 34 ítems alimenticios para *L. etheridgei* y 55 para *L. annectens*, incluyendo material vegetal.

En el análisis a nivel de ítems encontramos, para *L. etheridgei* los mayores valores de numerosidad fueron de Lygaeidae (%N= 22.3) y Geocoridae (%N= 14.2). Los ítems con mayor porcentaje de frecuencia de ocurrencia fueron material vegetal (%F= 71.0) y Lygaeidae (%F= 47.8). Los mayores porcentajes volumétricos fueron de Lygaeidae (%V= 19.5) y de material vegetal (%V= 16.1). El índice de importancia relativa (IRI) y el índice de jerarquización (DJ) muestran como presa fundamental a Lygaeidae (IRI= 19.3, DJ= 100%), como presa secundaria a Coccinellidae (IRI= 11.1, DJ= 57.6%) y como presas accesorias a Curculionidae, Scarabaeidae, Tenebrionidae, Cicadellidae y Geocoridae. El resto de las presas fueron consideradas accidentales por su consumo reducido (Tabla 1). Mientras que, en *L. annectens*, los mayores valores de numerosidad fueron de Sminthuridae (%N= 27.5) y Curculionidae (%N= 11.6). Los mayores valores de frecuencia de ocurrencia fueron de material vegetal (%F= 79.6), y larvas de Lepidoptera, Lygaeidae y Curculionidae (cada uno con %F= 31.9). Los mayores valores de porcentaje volumétrico fueron de material vegetal (%V= 25.5), Araneae (%V= 16.7) y larvas de Lepidoptera (%V= 13.4). Con relación al índice de importancia relativa se obtuvo como presa fundamental a larvas de Lepidoptera (IRI= 12.2, DJ= 100.0%), Araneae (IRI= 11.8, DJ= 96.2%), Curculionidae (IRI= 10.6, DJ= 87.0%) y Lygaeidae (IRI= 9.8, DJ= 80.0%). Los ítems presa secundarios fueron Tenebrionidae (IRI= 7.4, DJ= 60.3%) y Sminthuridae (IRI= 6.4, DJ= 52.7%); como presas accesorias tenemos a Acrididae, Coccinellidae y Cicindelidae. El resto de las presas fueron categorizadas como presas accidentales por sus porcentajes reducidos (Tabla 1).

Considerando el análisis a nivel de orden, para *L. etheridgei* las mayores numerosidades fueron de Hemiptera (%N= 46.2) y Coleoptera (%N= 29.7). Los mayores porcentajes de frecuencia de ocurrencia (%F) fueron de material vegetal (%F= 71.0) y Coleoptera (%F= 66.7). Los ítems con mayor porcentaje volumétrico fueron Coleoptera (%V= 34.8) y Hemiptera (%V= 23.5). Los valores del índice de importancia relativa (IRI) y el índice de jerarquización (DJ) indican como presas fundamentales de *L. etheridgei* a Hemiptera (IRI= 34.3, DJ= 100.0%) y Coleoptera (IRI= 34.0, DJ= 98.9%). Mientras que, en *L. annectens* los ítems con mayor numerosidad a nivel de orden fueron Coleoptera (%N= 27.7) y Entomobryomorpha (%N= 27.7). Los mayores porcentajes de frecuencia de ocurrencia fue-

**Tabla 1.** Composición de la dieta de *Liolaemus etheridgei* (n=69) y *L. annectens* (n=113) por familia y orden de los ítems alimenticios, se indican número (N), frecuencia de ocurrencia (F) con sus respectivos porcentajes, volumen (V, en mm<sup>3</sup>), porcentaje de volumen total (%V total) y porcentaje de volumen de presas animales (%V. P. anim.), categorización de presas en relación con el índice de importancia relativa (IRI) e índice de jerarquización (DJ), categoría (Cat.). **F**= fundamental, **S**= secundaria, **A**= accesoria y **a**= accidental de cada ítem alimenticio.

Ítems alimenticios	<i>Liolaemus etheridgei</i>												<i>Liolaemus annectens</i>											
	N	%N	F	%F	V	%V Total	% V. P. anim.	AL	IRI	DJ	Cat.	N	N%	F	F%	V	%V Total	% V. P. anim.	AL	IRI	DJ	Cat.		
<b>Coleoptera</b>	144	29.7	46	66.7	6792.0	34.8	41.4	137.8	34.0	98.9	<b>F</b>	220	27.7	69	61.1	8569.0	19.3	25.9	114.6	26.2	100	<b>F</b>		
Coleoptera indet.	6	1.2	5	7.2	168.7	0.9	1.0	9.5	2.0	10.2	a	8	1.0	7	6.2	359.2	0.8	1.1	8.3	1.7	14.0	a		
Carabidae	24	4.9	4	5.8	388.0	2.0	2.4	13.1	2.7	14.1	a	3	0.4	3	2.7	89.5	0.2	0.3	3.3	0.7	5.6	a		
Chrysomelidae												5	0.6	1	0.9	130.4	0.3	0.4	1.9	0.4	3.2	a		
Cicindelidae												22	2.8	13	11.5	223.3	0.5	0.7	14.9	3.1	25.2	<b>A</b>		
Coccinellidae	54	11.1	23	33.3	1517.5	7.8	9.3	53.7	11.1	57.6	<b>S</b>	25	3.1	14	12.4	749.5	1.7	2.3	17.8	3.7	30.0	<b>A</b>		
Curculionidae	12	2.5	9	13.0	1405.5	7.2	8.6	24.1	5.0	25.8	<b>A</b>	92	<b>11.6</b>	36	<b>31.9</b>	2679.2	6.0	8.1	51.5	<b>10.6</b>	<b>87.0</b>	<b>F</b>		
Scarabaeidae	31	6.4	8	11.6	1680.1	8.6	10.3	28.2	5.9	30.3	<b>A</b>	24	3.0	7	6.2	912.6	2.1	2.8	12.0	2.5	20.2	a		
Staphylinidae												1	0.1	1	0.9	7.4	0.0	0.0	1.0	0.2	1.7	a		
Tenebrionidae	17	3.5	12	17.4	1632.2	8.4	10.0	30.9	6.4	33.1	<b>A</b>	40	5.0	23	20.4	3417.8	7.7	10.3	35.7	7.4	60.3	<b>S</b>		
<b>Diptera</b>	28	5.8	12	17.4	409.5	2.1	2.5	25.7	6.3	18.4	a	38	4.8	28	24.8	2572.7	5.8	7.8	37.3	8.5	32.6	<b>A</b>		
Diptera indet.	14	2.9	4	5.8	128.3	0.7	0.8	9.5	2.0	10.1	a	5	0.6	5	4.4	109.9	0.2	0.3	5.4	1.1	9.1	a		
Anthomyiidae	12	2.5	7	10.1	227.9	1.2	1.4	14.0	2.9	15.0	a	3	0.4	2	1.8	21.5	0.0	0.1	2.2	0.5	3.7	a		
Agromyzidae												1	0.1	1	0.9	6.9	0.0	0.0	1.0	0.2	1.7	a		
Asilidae												2	0.3	1	0.9	79.7	0.2	0.2	1.4	0.3	2.3	a		
Dolichopodidae												1	0.1	1	0.9	5.1	0.0	0.0	1.0	0.2	1.7	a		
Drosophilidae												1	0.1	1	0.9	2.0	0.0	0.0	1.0	0.2	1.7	a		
Ephydriidae												1	0.1	1	0.9	3.5	0.0	0.0	1.0	0.2	1.7	a		
Muscidae												11	1.4	9	8.0	912.7	2.1	2.8	12.1	2.5	20.4	a		
Lonchaeidae												5	0.6	3	2.7	4.3	0.0	0.0	3.3	0.7	5.6	a		
Sciaridae												1	0.1	1	0.9	0.1	0.0	0.0	1.0	0.2	1.7	a		
Syrphidae												6	0.8	5	4.4	1193.5	2.7	3.6	8.8	1.8	14.8	a		
Tabanidae												1	0.1	1	0.9	233.5	0.5	0.7	1.7	0.4	2.9	a		
Ulidiidae	2	0.4	1	1.4	53.3	0.3	0.3	2.2	0.5	2.3	a													
<b>Ephemeroptera</b>												2	0.3	1	0.9	16.0	0.0	0.0	1.2	0.3	1	a		
Baetidae												2	0.3	1	0.9	16.0	0.0	0.0	1.2	0.2	2.0	a		

Ítems alimenticios	<i>Liolaemus etheridgei</i>												<i>Liolaemus annectens</i>											
	N	%N	F	%F	V	%V Total	% V. P. anim.	AL	IRI	DJ	Cat.	N	N%	F	F%	V	%V Total	% V. P. anim.	AL	IRI	DJ	Cat.		
<b>Hemiptera</b>	224	46.2	45	65.2	4585.6	23.5	28.0	139.4	34.3	100.0	<b>F</b>	128	16.1	48	42.5	3458.4	7.8	10.5	69.0	15.8	60.3	<b>S</b>		
Hemiptera indet.	6	1.2	4	5.8	272.2	1.4	1.7	8.7	1.8	9.3	a	7	0.9	5	4.4	256.2	0.6	0.8	6.1	1.3	10.3	a		
Anthoridae												2	0.3	1	0.9	65.3	0.1	0.2	1.3	0.3	2.3	a		
Aphididae	2	0.4	2	2.9	11.6	0.1	0.1	3.4	0.7	3.6	a	1	0.1	1	0.9	0.7	0.0	0.0	1.0	0.2	1.7	a		
Cicadellidae	36	7.4	13	18.8	114.4	0.6	0.7	27.0	5.6	28.9	<b>A</b>													
Coccoidea												1	0.1	1	0.9	3.0	0.0	0.0	1.0	0.2	1.7	a		
Geocoridae	69	14.2	14	20.3	367.1	1.9	2.2	36.8	7.6	39.4	<b>A</b>	41	5.2	9	8.0	199.1	0.4	0.6	13.7	2.8	23.2	a		
Lygaeidae	108	<b>22.3</b>	33	<b>47.8</b>	3800.8	<b>19.5</b>	<b>23.2</b>	93.3	<b>19.3</b>	<b>100.0</b>	<b>F</b>	64	8.1	36	<b>31.9</b>	2468.0	5.6	7.5	47.4	<b>9.8</b>	<b>80.0</b>	<b>F</b>		
Miridae	1	0.2	1	1.4	8.4	0.0	0.1	1.7	0.4	1.8	a													
Pentatomidae												9	1.1	2	1.8	462.8	1.0	1.4	4.3	0.9	7.3	a		
Psyllidae	2	0.4	1	1.4	11.2	0.1	0.1	1.9	0.4	2.1	a	3	0.4	3	2.7	3.4	0.0	0.0	3.0	0.6	5.1	a		
<b>Hymenoptera</b>	68	14.0	22	31.9	1139.1	5.8	7.0	52.9	13.0	37.9	<b>A</b>	46	5.8	26	23.0	1193.7	2.7	3.6	32.4	7.4	28.3	<b>A</b>		
Hymenoptera indet.	3	0.6	3	4.3	158.0	0.8	1.0	5.9	1.2	6.4	a	13	1.6	7	6.2	284.7	0.6	0.9	8.7	1.8	14.7	a		
Apidae	2	0.4	1	1.4	115.1	0.6	0.7	2.6	0.5	2.7	a	2	0.3	2	1.8	393.1	0.9	1.2	3.2	0.7	5.4	a		
Apoidea	10	2.1	6	8.7	273.2	1.4	1.7	12.4	2.6	13.3	a	4	0.5	3	2.7	165.5	0.4	0.5	3.7	0.8	6.2	a		
Braconidae	3	0.6	2	2.9	3.6	0.0	0.0	3.5	0.7	3.8	a	6	0.8	1	0.9	20.8	0.0	0.1	1.7	0.4	2.9	a		
Chalcidoidea	3	0.6	2	2.9	2.5	0.0	0.0	3.5	0.7	3.8	a	1	0.1	1	0.9	2.1	0.0	0.0	1.0	0.2	1.7	a		
Dryinidae	1	0.2	1	1.4	0.4	0.0	0.0	1.7	0.3	1.8	a													
Encyrtidae												1	0.1	1	0.9	0.2	0.0	0.0	1.0	0.2	1.7	a		
Eucoilidae												2	0.3	1	0.9	0.2	0.0	0.0	1.1	0.2	1.9	a		
Formicidae	4	0.8	1	1.4	1.6	0.0	0.0	2.3	0.5	2.4	a	2	0.3	2	1.8	35.6	0.1	0.1	2.1	0.4	3.6	a		
Halictidae	24	4.9	9	13.0	342.4	1.8	2.1	20.1	4.2	21.5	a	1	0.1	1	0.9	12.5	0.0	0.0	1.0	0.2	1.8	a		
Ichneumonidae	9	1.9	6	8.7	162.1	0.8	1.0	11.5	2.4	12.4	a	10	1.3	8	7.1	157.4	0.4	0.5	8.8	1.8	14.9	a		
Pteromalidae												1	0.1	1	0.9	0.6	0.0	0.0	1.0	0.2	1.7	a		
Scelionidae												2	0.3	1	0.9	0.3	0.0	0.0	1.1	0.2	1.9	a		
Sphecidae	8	1.6	5	7.2	45.0	0.2	0.3	9.2	1.9	9.8	a													
Vespidae	1	0.2	1	1.4	35.3	0.2	0.2	1.9	0.4	2.0	a	1	0.1	1	0.9	120.9	0.3	0.4	1.4	0.3	2.3	a		
<b>Neuroptera</b>	1	0.2	1	1.4	1.5	0.0	0.0	1.7	0.4	1.2	a	1	0.1	1	0.9	6.2	0.0	0.0	1.0	0.2	0.9	a		
Chrysopidae	1	0.2	1	1.4	1.5	0.0	0.0	1.7	0.3	1.8	a	1	0.1	1	0.9	6.2	0.0	0.0	1.0	0.2	1.7	a		
<b>Lepidoptera</b>	3	0.6	2	2.9	391.1	2.0	2.4	5.9	1.5	4.2	a	4	0.5	4	3.5	836.0	1.9	2.5	6.6	1.5	5.7	a		



NICHO TRÓFICO Y BIOCLIMÁTICO DE DOS ESPECIES ANDINAS CERCANAMENTE EMPARENTADAS DE *LIOLAEMUS* EN EL SUR DEL PERÚ

Ítems alimenticios	<i>Liolaemus etheridgei</i>												<i>Liolaemus annectens</i>											
	N	%N	F	%F	V	%V Total	% V. P. anim.	AL	IRI	DJ	Cat.	N	N%	F	F%	V	%V Total	% V. P. anim.	AL	IRI	DJ	Cat.		
Noctuidae	3	0.6	2	2.9	391.1	2.0	2.4	5.9	1.2	6.3	a													
Lepidoptera indet.												4	0.5	4	3.5	836.0	1.9	2.5	6.6	1.4	11.1	a		
<b>Orthoptera</b>												9	1.1	9	8.0	2955.9	6.7	8.9	18.0	4.1	15.7	a		
Acrididae												9	1.1	9	8.0	2955.9	6.7	8.9	18.0	3.7	30.4	<b>A</b>		
<b>Larva Lepidoptera</b>	8	1.6	5	7.2	304.6	1.6	1.9	10.8	2.7	7.7	a	75	9.4	36	31.9	5938.5	13.4	18.0	59.2	13.6	51.7	<b>S</b>		
Larva Lepidoptera	8	1.6	5	7.2	304.6	1.6	1.9	10.8	2.2	11.5	a	75	9.4	36	<b>31.9</b>	5938.5	<b>13.4</b>	18.0	59.2	<b>12.2</b>	<b>100.0</b>	<b>F</b>		
<b>Larva coleoptera</b>	3	0.6	3	4.3	109.1	0.6	0.7	5.6	1.4	4.0	a	3	0.4	3	2.7	69.6	0.2	0.2	3.2	0.7	2.8	a		
Larva coleoptera	3	0.6	3	4.3	109.1	0.6	0.7	5.6	1.2	6.0	a	3	0.4	3	2.7	69.6	0.2	0.2	3.2	0.7	5.5	a		
<b>Entomobryomorpha</b>	1	0.2	1	1.4	1.3	0.0	0.0	1.7	0.4	1.2	a	220	27.7	5	4.4	43.0	0.1	0.1	32.2	7.4	28.1	A		
Entomobryidae												1	0.1	1	0.9	0.1	0.0	0.0	1.0	0.2	1.7	a		
Sminthuridae	1	0.2	1	1.4	1.3	0.0	0.0	1.7	0.3	1.8	a	219	<b>27.5</b>	4	3.5	42.9	0.1	0.1	31.2	6.4	52.7	<b>S</b>		
<b>Araneae</b>	5	1.0	5	7.2	2654.0	13.6	16.2	24.5	6.0	17.6	a	43	5.4	33	29.2	7410.3	16.7	22.4	57.0	13.0	49.8	<b>A</b>		
Araneae	5	1.0	5	7.2	2654.0	13.6	16.2	24.5	5.1	26.2	<b>A</b>	43	5.4	33	29.2	7410.3	<b>16.7</b>	<b>22.4</b>	57.0	<b>11.8</b>	<b>96.2</b>	<b>F</b>		
<b>Acari</b>												3	0.4	2	1.8	0.8	0.0	0.0	2.1	0.5	1.9	a		
Acari												3	0.4	2	1.8	0.8	0.0	0.0	2.1	0.4	3.6	a		
<b>Isopoda</b>												2	0.3	2	1.8	2.7	0.0	0.0	2.0	0.5	1.8	a		
Isopoda												2	0.3	2	1.8	2.7	0.0	0.0	2.0	0.4	3.4	a		
<b>Chilopoda</b>												1	0.1	1	0.9	2.2	0.0	0.0	1.0	0.2	0.9	a		
Chilopoda												1	0.1	1	0.9	2.2	0.0	0.0	1.0	0.2	1.7	a		
<b>Material vegetal</b>			49	71.0	3143.3	16.1								90	79.6	11307.8	25.5							
Material vegetal			49	<b>71.0</b>	3143.3	<b>16.1</b>								90	<b>79.6</b>	11307.8	<b>25.5</b>							
<b>N° de individuos</b>	69											113												
<b>Ítems</b>	34											55												

ron material vegetal (%F= 79.6) y Coleoptera (%F= 61.1). Los mayores porcentajes volumétricos fueron material vegetal (%V= 25.5) y Coleoptera (%V= 19.3). El índice de importancia relativa (IRI) y el índice de jerarquización (DJ) indican como presa fundamental de *L. annectens* a Coleoptera (IRI= 26.2, DJ= 100.0%) (Tabla 1).

En relación con la estacionalidad *L. etheridgei* en temporada seca presentó como presa fundamental a Lygaeidae (IRI= 17.1, DJ= 100.0%), y como presas secundarias a Coccinellidae, Cicadellidae y Geocoridae; en temporada húmeda como presa fundamental a Lygaeidae (IRI= 22.1, DJ= 100.0%) y presas secundarias a Scarabaeidae y Coccinellidae (Tabla 2). *Liolaemus annectens* en temporada seca tuvo como presa fundamental a Lygaeidae (IRI=16.7, DJ= 100.0%) y Araneae (IRI=15.5, DJ=92.5%), y como presa secundaria a Tenebrionidae; en temporada húmeda sus presas fundamentales fueron larvas de Lepidoptera (IRI=17.4, DJ= 100.0%) y Curculionidae (IRI= 13.6, DJ= 78.4 %), y como presa secundaria Sminthuridae (Tabla 2)

El material vegetal registrado en la dieta de ambas especies corresponde a especies de hábito herbáceo, sobre el sustrato y adaptadas a condiciones ambientales propias de los pajonales y zonas altoandinas; los registros corresponden a hojas, flores, frutos, semillas y material indeterminado. Para *L. etheridgei* se registraron 3 familias de plantas con 4 especies: Malvaceae: *Nototriche* sp.; Ephedraceae: *Ephedra* cf. *rupestris* y Fabaceae: *Astragalus peruvianus*, *Astragalus* sp. En *L. annectens* se identificaron nueve familias con 21 especies, correspondientes a Asteraceae: *Senecio* sp., *Senecio* cf. *humillimus*, *Hypochaeris* cf. *meyeniana*; Boraginaceae: *Plagiobothrys* sp.; Caryophyllaceae: *Arenaria* sp., *Cerastium* sp., *Pycnophyllum* cf. *bryoides*; Campanulaceae: *Lysipomia* cf. *pumila*; Ephedraceae: *Ephedra* cf. *rupestris*, *E. americana*; Fabaceae: *Astragalus* cf. *peruvianus*, *A. peruvianus*, *Astragalus* sp., *Trifolium* cf. *repens*; Malvaceae: *Nototriche argentea*, *N. longirostris*, *N. pedatiloba*, *N. pedicularifolia*, *Nototriche* sp., Poaceae: *Deyeuxia* sp. y Rosaceae: *Alchemilla pinnata*.

Según el tipo de dieta, ambas especies pueden ser consideradas como omnívoras por encontrarse en el rango de 11 – 50% de acuerdo con Espinoza et al. (2004), ya que *L. etheridgei* mostró un 16.1 % de material vegetal y *L. annectens* 25.5%, a lo que se suma una alta frecuencia de ocurrencia de material vegetal (*L. etheridgei* 71.0%, y *L. annectens* 79.6%).

Los índices de Levin (*B*) (*L. etheridgei*= 9.65, *L. annectens*= 8.40) y los índices estandarizados (*Ba*) (*L. etheridgei*= 0.27, *L. annectens*= 0.14), denotan una baja amplitud en la dieta sugiriendo un consumo elevado para algunos grupos alimentarios o una baja riqueza en ítems alimentarios.

Con relación a la estacionalidad los valores obtenidos para *L. etheridgei* en temporada seca son *B*= 9.72 y *Ba*= 0.32; para temporada húmeda son *B*= 6.87 y *Ba*= 0.27. Mientras que, *L. annectens* presenta una amplitud de *B*= 12.07 y *Ba*= 0.36 en temporada seca, y en temporada húmeda los valores obtenidos son *B*= 5.16 y *Ba*= 0.10.

Al realizar la prueba de normalidad en relación con las amplitudes de nicho por especie y estacionalidad, observamos que uno de los grupos no cumple la normalidad (*L. annectens*-T. húmeda  $Z = 0.97$ ,  $p = 0.11$ ; *L. etheridgei*-T. húmeda  $Z = 0.94$ ,  $p = 0.08$ ; *L. annectens*-T. seca  $Z = 0.89$ ,  $p = 0.00$ ; *L. etheridgei*-T. seca  $Z = 0.96$ ,  $p = 0.37$ ), pero sí cumplen con el supuesto de homocedasticidad  $F = 0.89$ ,  $p = 0.45$ . Por esto, se utilizó un ANOVA robusto con un esquema de modelo con interacción (Amplitud= Especie×Temporada). Este análisis infirió que no existe una diferencia significativa entre las amplitudes de dieta, ni en el factor especie  $F = 0.00$ ,  $p = 0.98$ , ni bajo la interacción especie-temporada (*L. etheridgei*-T. seca, *L. etheridgei*-T. húmeda, *L. annectens*-T. seca, *L. annectens*-T. húmeda)  $F = 2.87$ ,  $p = 0.09$ . Sin embargo, si se observan diferencias significativas entre la amplitud de dieta bajo el factor temporada (húmeda y seca, sin considerar especie)  $F = 5.83$ ,  $p = 0.02$ .

El índice de solapamiento del nicho trófico de Pianka entre *L. etheridgei* y *L. annectens* corresponde a  $O_{jk}$  obs= 0.35, siendo mayor que el índice esperado  $O_{jk}$  esp= 0.15. Las simulaciones muestran que la superposición entre las dietas no es significativamente diferente de los valores de superposición producidos al azar ( $p$  obs $\geq$  esp= 0.06); con un intervalo de confianza corresponde a 0.05 – 0.38, es decir, estas especies presentan dietas similares.

En la relación depredador-presa, solo se presentó una correlación positiva con una significancia  $p < 0.05$  para *L. annectens* entre la Longitud promedio de la presa-Largo de cabeza ( $r_p = 0.32$ ,  $p = 0.00$ ), el resto de las medidas no fueron estadísticamente significativas.

**Modelamiento de nichos ecológicos.** Para cada especie se obtuvo 196 modelos candidatos, siendo todos los modelos significativos estadísticamente indicando que fueron mejores que al azar.

Sin embargo, para *L. etheridgei* el modelo que cumple con todos los criterios de selección posee un multiplicador de regularización de 0.80, con característica de clase lineal+ cuadrática (lq), usó el conjunto de variables 1 (Bio 1, Bio 2, Bio 3, Bio 12, radiación, pendiente y orientación), con evaluadores de rendimiento de la proporción AUC promedio= 1.99, significancia pROC= 0.00, tasa de omisión 5%= 0.00, AICc= 673.58,  $\Delta$ AICc= 0.00. El algoritmo Kuenm mostró la mejor capacidad predictiva ya que los valores obtenidos de la evaluación del modelo final son proporción AUC promedio= 1.98, pROC= 0.00 y tasa de omisión 5%=0.00 (Tabla 3). Asimismo, el valor de AUC es 0.99. Las variables que tuvieron una mayor contribución en el modelo de nicho ecológico de *L. etheridgei* corresponden a precipitación anual con 33.20%, seguido de rango de temperatura promedio diurno 17.10%, rango de temperatura anual 14.70% e isothermalidad 13.40%; las variables con menor contribución fueron radiación 11.60%, orientación 8.40% y pendiente 1.70%.

Para *L. annectens* el modelo que cumplió con todos los criterios de selección posee el multiplicador de regularización 0.10, con característica de clase cuadrática+ producto (qp), usó el conjunto de variables 2 (Bio

**Tabla 2.** Ítems alimenticios de mayor importancia en la dieta de *Liolaemus etheridgei* y *L. annectens* por estacionalidad, se indican porcentaje numérico (%N), porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%F), porcentaje volumétrico de presas animales (%V. P. anim.), índice de importancia relativa (IRI), índice de jerarquización (DJ) y categoría (Cat.) de cada ítem alimenticio. **F**= fundamental, **S**= secundaria y **A**= accesoria.

Ítems alimenticios		<i>Liolaemus etheridgei</i>												<i>Liolaemus annectens</i>												
		Temporada seca						Temporada húmeda						Temporada seca						Temporada húmeda						
		%N	%F	% V. P. anim.	IRI	DJ	Cat.	%N	%F	% V. P. anim.	IRI	DJ	Cat.	%N	%F	% V. P. anim.	IRI	DJ	Cat.	%N	%F	% V. P. anim.	IRI	DJ	Cat.	
Coleoptera	Cicindelidae																									
	Coccinellidae	10.2	32.4	9.3	10.1	59.3	S	12.3	34.3	9.2	12.3	55.6	S	8.1	20.4	3.3	6.7	40.0	A							
	Curculionidae							5.7	25.7	16.0	10.4	47.2	A							12.3	43.8	10.8	13.6	78.3	F	
	Scarabaeidae							14.7	22.9	19.1	12.5	56.4	S	2.1	4.1	1.2	1.6	9.4	A							
Hemiptera	Tenebrionidae	4.4	20.6	5.5	6.0	34.8	A	2.4	14.3	13.8	6.7	30.4	A	7.7	18.4	17.2	9.1	54.4	S	3.9	21.9	2.3	5.7	32.9	A	
	Cicadellidae	11.7	32.4	1.4	8.9	51.9	S																			
	Geocoridae	15.7	26.5	3.1	8.8	51.7	S	12.3	14.3	1.5	6.2	28.0	A													
Hymenoptera	Lygaeidae	18.2	47.1	22.1	17.1	100.0	F	27.5	48.6	24.1	22.1	100.0	F	19.1	49.0	11.1	16.7	100.0	F	3.4	18.8	3.2	5.2	29.7	A	
	Halictidae	7.7	20.6	4.2	6.3	37.1	A																			
Orthoptera	Acrididae																			1.3	10.9	15.7	5.7	32.7	A	
Larva Lepidoptera	Larva Lepidoptera													5.1	20.4	4.9	6.4	38.2	A	11.3	40.6	33.4	17.4	100.0	F	
Entomobryomorpha	Sminthuridae																			39.1	6.3	0.3	9.3	53.5	S	
Araneae	Araneae	1.1	8.8	28.5	7.5	43.9	A							8.1	32.7	32.7	15.5	92.5	F	4.3	26.6	10.3	8.4	48.1	A	

**Tabla 3.** Estadísticas generales y de rendimiento de los modelos que cumplieron distintos criterios de selección

Criterios							<i>L. etheridgei</i>	<i>L. annectens</i>
	Descripción	Proporción Media AUC	ROC Parcial	Tasa de omisión	AICc	Delta AICc	W_AICc	Parámetros
Modelos candidatos							196	196
Modelos estadísticamente significativos							196	196
Modelos que cumplen los criterios de tasa de omisión							58	78
Modelos que cumplen los criterios de AICc							5	2
Modelos estadísticamente significativos con los criterios de tasa de omisión							58	78
Modelos estadísticamente significativos con los criterios de AICc							5	2
Modelos estadísticamente significativos con la tasa de omisión y los criterios AICc							3	1
<i>Liolaemus etheridgei</i>	M_0.8_F_lq_Set_1	1.99	0.00	0.00	673.57	0.00	0.64	8
	M_0.9_F_lq_Set_1	1.99	0.00	0.00	674.32	0.75	0.30	8
	M_1_F_lq_Set_1	1.99	0.00	0.00	675.07	1.50	0.17	8
<i>Liolaemus annectens</i>	M_0.1_F_qp_Set_2	1.94	0.00	0.00	1029.59	0.00	0.94	13

1, Bio 2, Bio 3, Bio 12 y radiación) con evaluadores de rendimiento de la proporción AUC promedio= 1.94, significancia pROC= 0.00, tasa de omisión 5%= 0.00, AICc= 1029.59,  $\Delta$ AICc= 0.00 (Tabla 3). El modelo final también tuvo una alta capacidad predictiva ya que los valores de la evaluación final del modelo son proporción AUC promedio= 1.94, pROC= 0.00, tasa de omisión 5%=0,05 y AUC= 0.98. Las variables de mayor contribución al modelo son temperatura media anual con 33.30%, seguido de rango promedio de temperatura diurna 27.70% y radiación 22.00%; las variables de menor contribución son precipitación anual 10.70% e isothermalidad 6.30%.

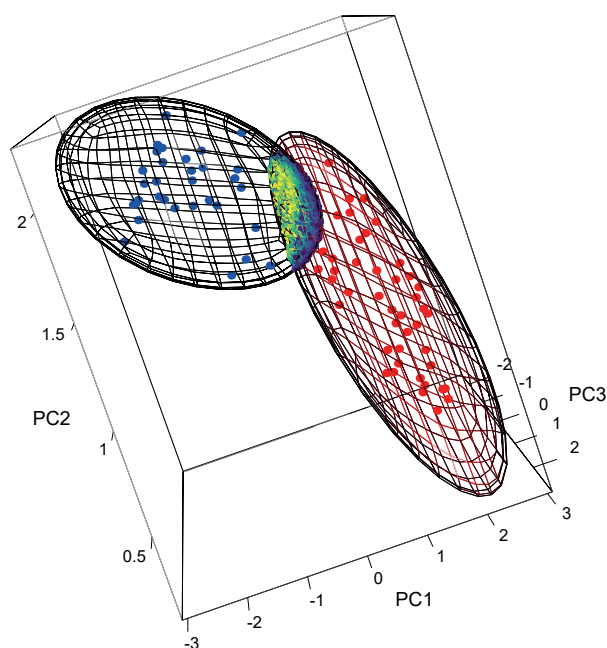
En ambas especies, los modelos seleccionados muestran un patrón general de zonas ambientalmente idóneas en la región sur del país, con valores de alta idoneidad discontinuos y restringidos a ciertas zonas. Por otro lado, la modelación de los nichos ecológicos de ambas especies muestra una distribución geográfica adyacente. Los valores de alta idoneidad ambiental (> 59.0%) de *L. etheridgei* se encuentran en las zonas de altitud media de Arequipa, Moquegua y Tacna. Sin embargo, *L. annectens* presenta valores de alta idoneidad en la región andina nororiental de Arequipa, en la cordillera suroccidental de los andes, la zona limítrofe con los departamentos de Puno y Cusco (Fig. 2). Asimismo, el umbral de corte usado para determinar las áreas de distribución potencial para *L. annectens* fue 10P= 0.37 y para *L. etheridgei* 10P= 0.29, lo que delimita áreas de potenciales de 12905.52 km<sup>2</sup> para *L. annectens* y 7220.63 km<sup>2</sup> para *L. etheridgei*.

El volumen de nicho generado con *ellipsenm* indica que *L. annectens* presenta una mayor amplitud de nicho (7.58) con relación a *L. etheridgei* (6.27). Por otro lado, los resultados de la prueba de solapamiento representado en elipsoides indica un solapamiento muy bajo de 2.70%, con un valor de significancia <5% (p= 0.00); por ende, los nichos ecológicos en base a las capas ambientales son considerados distintos ya que son menos similares que lo esperado al azar (Fig. 3).

La prueba de equivalencia o de identidad de nichos entre ambas especies nos otorga un valor empírico de solapamiento muy bajo D= 0.06, quedando fuera de la distribución de las pseudoréplicas, con un valor de significancia p= 0.01, lo que indica que ambos nichos no son equivalentes. Los resultados de esta prueba indican que a pesar de ser especies hermanas han divergido en sus nichos ecológicos, es decir tienen preferencias ambientales distintas.

## Discusión

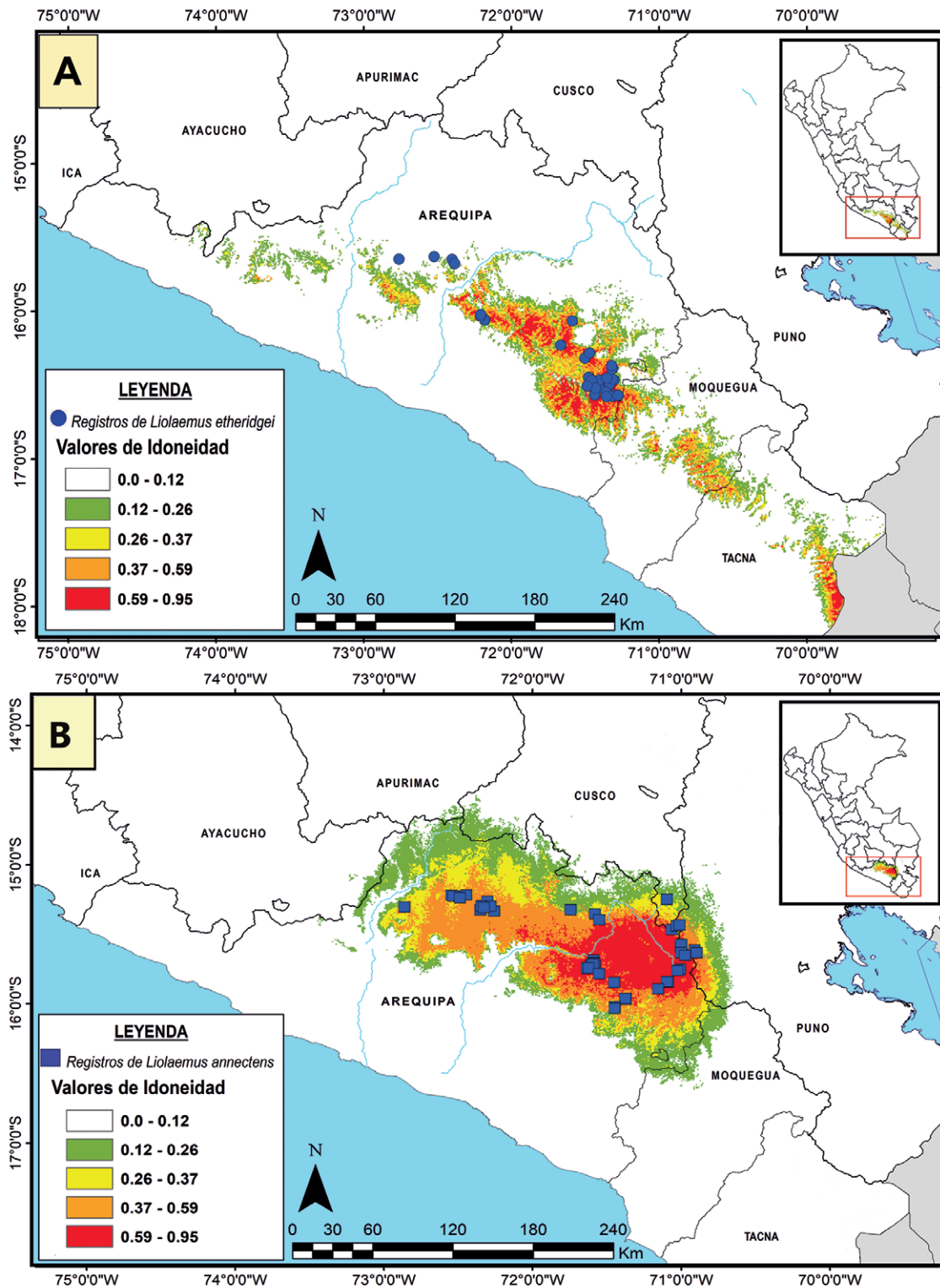
**Nicho trófico.** De acuerdo con los resultados obtenidos *L. annectens* y *L. etheridgei* tuvieron un solapamiento observado en sus dietas de 0.35 y solapamiento esperado de 0.15, es decir un solapamiento bajo, sugiriendo que las dos especies difieren en el uso de las presas disponibles, e indicaría también una posible tendencia a la segregación de nicho (Dunham 1983). La diferencia en la disponibilidad de presas podría deberse a diferencias en los rangos altitudinales y latitudinales, así como a condiciones climáticas distintas (Semhan 2014).



**Figura 3.** Nichos elipsoidales en el espacio ambiental de *Liolaemus etheridgei* (azul) y *Liolaemus annectens* (rojo). Las variables con mayor aporte para cada componente son variables de Temperatura Bio 1, Bio 2 y Bio 3 (PC1), Radiación y la variable de precipitación Bio 12 (PC2) y Variable topográfica de orientación (PC3).

*Liolaemus annectens* y *L. etheridgei* presentaron una dieta omnívora, con un consumo importante de vegetales. Este hallazgo concuerda con la hipótesis de Espinoza et al. (2004) quienes indican que el grupo *montanus* presenta principalmente una dieta omnívora, como *L. victoralesii* (Díaz 2018, Aguilar-Puntriano et al. 2019), *L. eleodori*, *L. pleopholis*, *L. poecilochromus*, *L. ruibali* y *L. vallecurensis* (Villavicencio et al. 2005, Astudillo et al. 2015, Abdala 2016, Lobos et al. 2016, Castillo et al. 2017); especies que presentan una dieta omnívora, caracterizada por material vegetal con una alta frecuencia y volumen. Asimismo, Llanqui et al. (2022) estudiando a *L. etheridgei* en Arequipa, también encuentra que es una especie omnívora. Este tipo de dieta omnívora con mayor consumo de vegetales puede deberse a que en las zonas de mayor altitud con climas fríos, los insectos son un alimento efímero y menos abundante (Espinoza et al. 2004, Semhan 2014). Así también la omnivoría podría ser un estado de transición en la evolución hacia la herbivoría (Espinoza et al. 2004). Posiblemente estas transiciones han facilitado la rápida evolución de los Liolaemidos especialmente en climas estacionales y extremos de América del Sur (Espinoza et al. 2004, Ocampo et al. 2022). Además, se ha señalado que la omnivoría podría brindar flexibilidad alimentaria, adaptaciones morfológicas y fisiológicas, y adaptabilidad ambiental para colonizar una variedad de hábitats, impulsando su diversificación y adaptación a entornos desafiantes (Montero & Autino 2018, Ocampo et al. 2022).

Entre los ítems alimenticios consumidos destaca la familia Lygaeidae (Hemiptera) como el componente animal de mayor importancia en la dieta de *L. etheridgei*, siendo



**Figura 2.** Proyección geográfica de los modelos de nicho ecológico para A) *Liolaemus etheridgei* y B) *Liolaemus annectens*. La escala de colores representa los valores de las áreas de idoneidad ambiental.

también una presa fundamental para *L. annectens*. Esto coincide con otras especies de *Liolaemus*, como lo observado por Llanqui et al. (2022) en la dieta de *L. etheridgei* en dos bosques de queñua (*Polylepis rugulosa*) en la zona andina de Arequipa, así como también en *L. barbareae* en Chile (Mella et al. 2010). El mayor consumo de Lygaeidae podría estar asociado con su abundancia y dominancia en el hábitat, lo que la convierte en una presa común y

de fácil captura (Llanqui et al. 2022). También es posible que el mayor consumo de Lygaeidae se relacione con el tipo de alimentación del insecto (semillas y savia) y su comportamiento gregario, que reducirían los costos de búsqueda de presas (Mella et al. 2010, Burdfield-Steel y Shuker 2014).

Coccinellidae es otro importante ítem, presa secundaria para *L. etheridgei* y presa accesoria para *L. annectens*,

que también es considerado un componente artrópodo importante en la dieta *Liolaemus lorenzmuelleri* (Lobos 2022), no obstante, Llanqui et al. (2022) registran su consumo como accidental en la dieta de *L. etheridgei*. Esta discrepancia podría atribuirse a la naturaleza no gregaria de Coccinellidae, aunque se congregan en áreas donde hay abundancia de colonias de pulgones ya que son entomófagos (Weber & Lundgren 2009).

Por otro lado, Llanqui et al. (2022) en la dieta de *L. etheridgei* en la zona andina de Arequipa identificó como otro ítem importante a Acari, ítem que en nuestro estudio no fue registrado para *L. etheridgei* y fue considerado una presa de consumo accidental de *L. annectens*. El elevado consumo de Acari por *L. etheridgei* en bosques de queñua podría atribuirse por la presencia de microhábitats de suelos con hojarasca y troncos cubiertos por una corteza que se desprende en delgadas láminas. (Llanqui 2014, Fernández 2021). En algunos casos como en el presente estudio, el ítem Acari podría ser una presa ocasional dependiendo de la abundancia en el área de estudio, así como por su reducido volumen y masa que resulta en un aporte energético reducido.

En *L. annectens* se identificaron como otras presas fundamentales a Curculionidae (Coleoptera), larvas de Lepidoptera y Araneae; sin embargo, en la dieta de *L. etheridgei*, Llanqui et al. (2022) solo señala a Araneae como importante; y los otros ítems fueron registrados con valores muy bajos. Esta diferencia en la importancia de ítems alimenticios podría deberse a la disponibilidad de recursos en los distintos hábitats evaluados. Sin embargo, además de la disponibilidad podría encontrarse cierta selección, como lo encuentra Aun et al. (1999) en *L. weigmanni* en la posible preferencia de presas pequeñas como Formicidae y moscas. Por otro lado, en nuestros estudios, observaciones de campo anotan la abundancia de Formicidae; no obstante, en la dieta de *L. etheridgei* y *L. annectens*, Formicidae es calificado como consumo accidental. Lo que coincidiría con lo observado por Llanqui et al. (2022) de que *L. etheridgei* evitó Formicidae y para esta lagartija parece no ser una presa esencial. Algo similar fue observado en *L. victormoralesii* y *L. vallecurensis* (Castillo et al. 2017, Díaz 2018) donde el consumo de Formicidae fue calificado como accidental.

Comparando nuestros resultados en el nivel taxonómico de Orden (Tabla 1), los ítems alimenticios (presas animales) de mayor importancia para *L. etheridgei* y *L. annectens* como Coleoptera y Hemiptera coinciden con lo reportado para *L. victormoralesii* (como *L. aff. melanogaster*, en Díaz 2018), *L. eleodori* (Astudillo et al. 2015) y *L. polystictus* (Olivera & Aguilar 2020); este último, a pesar de ser una especie con tendencia herbívora registró un mayor consumo de coleópteros con relación al resto de presas animales (Olivera & Aguilar 2020). Asimismo, *L. ruibali* presentó como presa fundamental a Hemiptera (Villavicencio et al. 2005). Es posible que la mayor presencia de coleópteros en la dieta de estas especies se deba a que estos insectos predominan en plantas herbáceas por ser esencialmente fitófagos, tal como ha sido señalado para *Microlophus occipitalis* (Chávez-Villavicencio

2018) y porque en climas fríos los escarabajos se desplazan lentamente facilitando su captura por depredadores (Strathdee & Bale 1998). Asimismo, el comportamiento gregario de hemípteros facilitaría su captura y su alto consumo permitiría igualar la biomasa y la contribución energética que podrían obtener de presas grandes (Tullberg et al. 2000, Semhan 2014).

Por otro lado, las partes vegetales registradas en la dieta de *L. annectens* y *L. etheridgei* corresponden a frutos, flores y hojas, y estos resultados coinciden con otros registros de *Liolaemus* como *L. ruibali* (Villavicencio et al. 2005), *L. boulengeri* (Acosta et al. 1996) y *L. cuyanensis* (Moreno Azócar & Acosta 2011). El consumo de flores y frutos podría atribuirse a que se sienten atraídos por su néctar, polen e insectos que los visitan (Astudillo et al. 2015), así como por su menor contenido de material fibroso y celulosa en comparación con las estructuras verdes, lo que facilita su digestión y asimilación, además de ofrecer un mayor valor energético fácilmente utilizable (Semhan 2014). Los lagartos omnívoros podrían presentar una especialización más pronunciada de lo que se suponía, mostrando una capacidad para digerir alimentos duros y fibrosos como las plantas (Rocha 2000, Villavicencio et al. 2005, Semhan 2014, Verrastro & Eli 2015). Además, el consumo de material vegetal implica una menor demanda energética en comparación con la búsqueda y captura de presas pequeñas, lo que podría contribuir a su preferencia por estos alimentos, que, aunque menos energéticos, son más abundantes y fácilmente disponibles en una variedad de hábitats (Pough 1973, Semhan 2014).

Estacionalmente, *L. etheridgei* mantuvo como presa fundamental a Lygaeidae (Hemiptera) en ambas temporadas. Sin embargo, hubo una variación en el consumo de presas secundarias de Geocoridae, Cicadellidae y Coccinellidae en temporada seca a Coccinellidae y Scabroaenidae en época húmeda. De igual forma, *L. annectens* cambió su preferencia de Araneae y Lygaeidae en temporada seca a larvas de Lepidoptera y Curculionidae en época húmeda. Así también, se registró un mayor consumo de material vegetal en época húmeda para ambas especies. Estos cambios podrían deberse a la variación de condiciones climáticas que influyen sobre la abundancia y disponibilidad de recursos especialmente en los lugares con cambio estacional marcado como las zonas altoandinas (Mella et al. 2010, Astudillo et al. 2015, Castillo et al. 2019). Esto mostraría un potencial carácter oportunista debido a la fluctuación de recursos en estas zonas con condiciones climáticas extremas (Aun et al. 1999, Semhan 2014).

Los valores del índice de Levin estandarizado, como una medida de la amplitud del nicho trófico de las especies estudiadas fueron bajos y muy similares a los obtenidos por Llanqui et al. (2022) para *L. etheridgei*. De acuerdo con nuestros resultados, *L. annectens* presenta una menor amplitud que *L. etheridgei*, lo cual podría estar relacionado con el alto consumo de Sminthuridae (Entomobryomorpha), a pesar de que este ítem no fue encontrado con frecuencia. Al respecto, se observado

que especies de *Liolaemus* tienen un comportamiento oportunista y flexible, pero con una aparente especialización en su dieta, mostrando una preferencia por ciertos tipos de presas, pero que serían presas disponibles en sus microhábitats, es decir durante temporadas adversas son capaces de consumir una variedad de presas (Aun et al. 1999, Cabrera & Scrocchi 2020, Llanqui et al. 2022). Esta estrategia de alimentación ha sido sugerida como una respuesta a un entorno donde el número de presas se reducen o tiene una distribución irregular (Péfaur & López-Tejeda 1983). Sí bien en nuestras observaciones, *L. etheridgei* muestra preferencia por Lygaeidae, así como *L. annectens* por Lygaeidae, Curculionidae y larvas de Lepidoptera, ambas lagartijas poseen un variado consumo de presas de su entorno consideradas como accidentales. Esto podría interpretarse como la variación de la amplitud de nicho en relación con la disponibilidad de recursos, la cual podría ser afectada por la estacionalidad, características de los hábitats y rango altitudinal (Dunham 1983, Aun et al. 1999, Navas 2002). Asimismo, al haber una mayor presencia de algunos tipos de presas, es decir al aumentar la oferta de recursos, es posible que haya una reducción de la amplitud de nicho (Dunham 1983, Aun et al. 1999, Navas 2002, Semhan 2014, Castillo et al. 2019) lo cual se muestra en nuestras observaciones en *L. annectens*. En temporada húmeda esta especie consumió preferentemente larvas de Lepidoptera probablemente debido a su abundancia en esta época; además de ser un ítem con un alto valor energético y una gran biomasa (Aun et al. 1999, Semhan 2014).

En nuestro estudio, solo se registró una relación significativa entre la medida de largo de cabeza (LC) de *L. annectens* y longitud de la presa. Esto difiere de lo encontrado en otras especies como *L. polystictus* (machos) (Olivera & Aguilar 2020), y *L. vallecurensis* (hembras) (Castillo et al. 2017), que presentaron una correlación significativa entre el ancho de la cabeza y el volumen, ancho y largo máximo de las presas. Sin embargo, nuestros resultados coinciden con lo observado en *L. eleodori* (Astudillo et al. 2015) y en algunas especies del grupo *Liolaemus boulengeri* y *L. alticolor-bibroni* (Semhan 2014); esto sugiere que no en todas las especies de *Liolaemus* el tamaño de las presas constituiría un factor influyente en la selección de alimento (Semhan 2014). Es así como la falta de una relación directa entre las dimensiones de la cabeza y las presas podría estar influenciada por múltiples factores morfológicos y fisiológicos en la capacidad de captura de presas (Vanhooydonck et al. 2010), así como la complejidad de las interacciones ecológicas y evolutivas en el comportamiento alimentario (Herrel et al. 2018). Sin embargo, la correlación positiva hallada entre la longitud de la cabeza de *L. annectens* con la longitud de las presas podría estar en relación de que una mayor fuerza de mordida sería facilitada por una cabeza más larga (Herrel et al. 2008, Vanhooydonck et al. 2010). Esta adaptación podría mejorar la eficacia en la captura de presas de diversos tamaños y durezas como coleópteros y material vegetal fibroso (Herrel et al. 2001, Herrel et al. 2008, Isip et al. 2022).

**Modelamiento de nichos ecológicos.** Los resultados de la prueba de solapamiento de nicho por elipsoides mostraron una muy baja superposición de nichos en las zonas de contacto, coincidiendo con la proyección geográfica. De acuerdo con la prueba de significancia estos resultados indicarían una divergencia de nichos ecológicos suponiendo que habrían existido diferencias en su adaptación a condiciones ecológicas en distintos espacios climáticos (Alkshie et al. 2022, Dey et al. 2022). Los análisis de volumen de nicho muestran una mayor amplitud en *L. annectens* (7.58), con relación a *L. etheridgei* (6.27); existiendo una relación positiva entre la amplitud y el rango geográfico potencial, donde el área de distribución potencial de *L. annectens* también es mayor coincidiendo con lo esperado (Slatyer et al. 2013, Kambach et al. 2019).

La prueba de identidad de nichos mostró evidencia de no equivalencia entre los nichos ecológicos de *L. annectens* y *L. etheridgei*, siendo el valor observado del índice de similitud de Schöener D significativamente inferior a los valores esperados (Warren et al. 2008). Esto puede ser interpretado como una divergencia de nichos, que podría explicarse por una evolución de nichos, donde sus presiones selectivas no fueron similares y por diversos factores se especializaron, y sus poblaciones se establecieron bajo condiciones ambientales específicas (Broennimann et al. 2012, Warren et al. 2014b, Di Cola et al. 2017). Esto sugiere una falta de capacidad de intercambio ecológico entre taxones hermanos (Blair et al. 2013).

Los modelos de nicho ecológico obtenidos demostraron ser mejores que lo esperado al azar, logrando un buen desempeño, de acuerdo con los valores de la curva AUC, ROC parcial, tasa de omisión 5% y AICc (Elith et al. 2006, Cobos et al. 2019a) y considerando que un buen modelo debe predecir con precisión las áreas idóneas para la presencia de una especie; lo cual depende de diversos factores como los datos de entrada, variables predictoras y parámetros empleados en el modelo (Guisan & Zimmermann 2000, Feng et al. 2019, Hao et al. 2020).

La proyección geográfica de los modelos obtenidos demuestran que ambas especies ocupan una distribución geográfica en regiones adyacentes en la cordillera de los Andes, en el sur del Perú. El modelo de nicho ecológico de *L. etheridgei* presenta un patrón de zonas ambientalmente idóneas situándose principalmente en la zona intermedia del departamento de Arequipa y Moquegua en el flanco occidental de la cordillera Volcánica y la cordillera de Ampato; la mayor parte de áreas idóneas coinciden con las ubicaciones reportadas por otros autores (Aguilar et al. 2016, Gutiérrez et al. 2018, Abdala et al. 2021, Llanqui et al. 2022). Sin embargo, el modelo de nicho ecológico también predice una zona de alta idoneidad ambiental en el departamento de Tacna lo que difiere de los registros de presencia obtenidos y debería ser corroborado en campo. El modelo de *L. annectens*, otorga una alta idoneidad ambiental a esta especie en la región altoandina del departamento de Arequipa y zonas colindantes con Puno y Cusco, abarcando áreas de la cordillera de Ampato y Chila, y la región oriental de la cordillera Volcánica. Estas zonas de idoneidad concuerdan en gran

parte con otros registros de *L. annectens* (Aguilar 2016, Abdala et al. 2021, Uetz et al. 2023). Existe la posibilidad de encontrar a *L. annectens* en el departamento de Moquegua, pero estas poblaciones deben ser evaluadas taxonómicamente por la probabilidad de corresponder a nuevos taxones (Abdala et al. 2021). Sin embargo, nuestro modelo indica un porcentaje bajo de idoneidad ambiental en esta región <37.00%.

En la presente investigación se determinó un área potencial de distribución de 7220.63 km<sup>2</sup> para *L. etheridgei*, mayor que el área estimada de ocurrencia propuesta por la IUCN (2023) (2200.00 km<sup>2</sup>). De igual forma el área potencial de distribución para *L. annectens* es de 12905.52 km<sup>2</sup> y el área estimada de ocurrencia que presenta la IUCN es de 4225.00 km<sup>2</sup>. Esta diferencia podría estar relacionada con el mayor número de registros en el presente trabajo, además del uso de las variables bioclimáticas que permitirían delimitar las condiciones favorables para la presencia de la especie (Guisan & Zimmermann 2000). Sin embargo, las evaluaciones basadas exclusivamente en datos climáticos tienden a sobrestimar las áreas previstas de hábitat adecuado (Gaston 2003, IUCN 2023); por lo que se considera que los modelos de idoneidad pueden usarse como un referente, pero no directamente para estimar el área estimada de ocurrencia de una especie ya que suele abarcar una extensión mayor a la ocupada (IUCN 2023). Por otro lado, se debe tener en cuenta que la metodología usada por la IUCN para hallar el área estimada de ocurrencia es el PMC (Polígono mínimo convexo), que no excluye áreas que forman discontinuidades o disyunciones lo que puede llegar a una sobrestimación (Chávez-Villavicencio & Tabilo-Valdivieso 2023, IUCN 2023).

En relación con los factores climáticos, el modelo de *L. etheridgei* tuvo una mayor influencia de la variable precipitación anual, donde el incremento en la precipitación indicaría un efecto negativo reduciendo las probabilidades de presencia de *L. etheridgei*, similar a los resultados obtenidos para *Liolaemus pseudolemniscatus* (Chávez-Villavicencio 2022). Por otro lado, la variable de mayor influencia para *L. annectens* fue temperatura media anual influyendo también de forma negativa, es decir áreas con mayor temperatura son menos propicias para la especie; coincidiendo con Manzanilla & Péfaur (2000). Esta preferencia de *L. annectens* por ambientes con temperaturas bajas coincide con otras especies del grupo *montanus* como *L. signifer*, *L. polystictus*, *L. vallecurensis* y *L. ruibali* (De la Galvez Murillo & Pacheco 2009, Castillo et al. 2015, Olivera & Aguilar 2020). Las especies altoandinas ajustan su fisiología a condiciones ambientales extremas a través de una mejor capacidad de termorregulación (Cruz et al. 2014, Castillo et al. 2015, Ferri Yáñez 2016).

Cabe resaltar que las zonas de idoneidad ambiental presentadas no necesariamente reflejan zonas donde existirán poblaciones estables de las especies estudiadas e incluso podrían no estar presentes (Illoldi-Rangel & Escalante 2008, Gay-Escalante 2021). Su presencia también depende de otros factores como factores his-

tóricos o de dispersión, factores geográficos, bióticos, ecológicos, fisiológicos y antropogénicos (Soberón & Peterson 2005, Illoldi-Rangel & Escalante 2008, Maciel-Mata et al. 2015, Chávez-Villavicencio 2022). Entre los factores antropogénicos se tiene el uso de zonas agrícolas, urbanas y de actividades mineras, y retrocesos en aquellas áreas que sí habían sido colonizadas debido a cambios en la cobertura vegetal relacionados a procesos humanos de deforestación (Pearson et al. 2007, Ferri Yáñez 2016).

## Conclusión

Nuestros resultados muestran que *L. annectens* y *L. etheridgei* tienen diferencias significativas en sus nichos tróficos a pesar de ser parte de un mismo grupo monofilético y ser consideradas especies hermanas. La divergencia de nichos ha sido señalada como un factor importante en la especiación y diversificación de las diferentes especies de lagartos neotropicales en diferentes ambientes y recursos (Sheu et al. 2020). Es así como Ferri Yáñez (2016) menciona una posible divergencia asimétrica en especies de *Liolaemus* en la que una especie se adapta a un nuevo nicho ecológico y la otra especie permanece en su nicho original. Este patrón resulta de distintos factores que pueden ser climáticos, así como la evolución de algunas especies para adaptarse a temperaturas frías (Ferri Yáñez 2016, Jaksic 2022). En este sentido, los nichos divergentes de *L. annectens* y *L. etheridgei* sugerirían diferencias fisiológicas entre ambas especies, las cuales podrían representar adaptaciones a condiciones ambientales con distintos límites climáticos, como la tolerancia a temperaturas bajas (Navas 2002, Fontanella et al. 2012, Cruz et al. 2014, Breitman et al. 2015, Maciel-Mata et al. 2015, Ferri Yáñez 2016). Por último y de forma más general, los Andes poseen una heterogeneidad de ambientes y climas de condiciones variables que han contribuido de forma significativa en la divergencia ecológica de estas dos especies estrechamente emparentadas de *Liolaemus* (Esquerré et al. 2018).

## Literatura citada

- Abdala S. 2016. *Liolaemus poecilochromus*. IUCN Red List Threatened Species 2016. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T56086372A56086414.en>
- Abdala C, Laspiur A, Scrocchi G, Semhan RV, Lobo F, Valladares P. 2021. *Liolaemus etheridgei* en: Las lagartijas de la familia Liolaemidae Sistemática, distribución e historia natural de una de las familias de vertebrados más diversos del cono sur de Sudamérica. Volumen II. Universidad de Tarapacá de Chile. ISBN: 978-84-18982-21-7
- Acosta JC, Ávila LJ, Blanco G. 1996. Ecología de *Liolaemus boulengeri* (Sauria: Tropiduridae) en el Noroeste de la estepa patagónica (Ing. Jacobacci, Río Negro, Argentina). Cuadernos de Herpetología 9(2): 100-107.
- Aguilar C. 2016. *Liolaemus annectens*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T85801039A85801041. <https://www.iucnredlist.org/species/85801039/85801041>
- Aguilar C, Quiroz Rodríguez A, Pérez J. 2016. *Liolaemus etheridgei*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T29437A48671483. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T29437A48671483.en>



- Aguilar C, Wood Jr. PL, Belk MC, Duff MH, Sites Jr. JW. 2017. Different roads lead to Rome: Integrative taxonomic approaches lead to the discovery of two new lizard lineages in the *Liolaemus montanus* group (Squamata: Liolaemidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 120: 448–467. <https://doi.org/10.1111/bj.12890>
- Aguilar-Puntriano C, Ramírez C, Castillo E, Mendoza A, Vargas VJ, Sites Jr. JW. 2019. Three New Lizard Species of the *Liolaemus montanus* Group from Perú. *Diversity* 11(9): 161. <https://doi.org/10.3390/d11090161>
- Alkishe A, Cobos M, Osorio-Olvera L, Peterson AT. 2022. Ecological niche and potential geographic distributions of *Dermacentor marginatus* and *Dermacentor reticulatus* (Acari: Ixodidae) under current and future climate conditions. *Web Ecology* 22: 33–45. <https://doi.org/10.5194/we-22-33-2022>
- Araújo MB, Alagador D, Cabeza M, Nogués-Bravo D, Thuiller W. 2011. Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters* 14: 484–492. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01610.x>
- Astudillo GV, Acosta JC, Villavicencio HJ, Córdoba MA. 2015. Ecología trófica y dimorfismo sexual del lagarto endémico *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) del Parque Nacional San Guillermo, San Juan. *Cuadernos de Herpetología* 29(1): 27–39. <http://hdl.handle.net/11336/6638>
- Aun L, Martori R, Rocha C. 1999. Variación estacional de la dieta de *Liolaemus wiegmannii* (Squamata: Tropiduridae) en un agroecosistema del sur de Córdoba, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 13: 01–02. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/6311>
- Barve N, Barve V, Jimenez-Valverde A, Lira-Noriega A, Maher SP, Peterson AT, Soberón J, Villalobos F. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222(11): 1810–1819. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- Bentley A, Brown R. 2023. KUBI Herpetology Collection. Version 31.72. University of Kansas Biodiversity Institute. <https://doi.org/10.15468/ubdwdc>. Acceso via GBIF.org 18/07/2023. <https://www.gbif.org/occurrence/686870145>
- Blair ME, Sterling EJ, Dusch M, Raxworthy CJ, Pearson RG. 2013. Ecological divergence and speciation between lemur (*Eulemur*) sister species in Madagascar. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 1790–1801. <https://doi.org/10.1111/jeb.12179>
- Boria RA, Olson LE, Goodman SM, Anderson RP. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling* 275: 73–77. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012>
- Breitman MF, Bonino MF, Sites Jr. JW, Avila LJ, Morando M. 2015. Morphological variation, Niche divergence, and Phylogeography of lizards of the *Liolaemus lineomaculatus* Section (Liolaemini) from Southern Patagonia. *Herpetological Monographs* 29(1): 65–88. <https://doi.org/10.1655/HERPMONOGRAPHS-D-14-00003>
- Broennimann O, Fitzpatrick MC, Pearman PB, Petitpierre B, Pellissier L, et al. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography* 21: 481–497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Broennimann O, Ursenbacher S, Meyer A, Golay P, Monney JC, et al. 2014. Influence of climate on the presence of colour polymorphism in two montane reptile species. *Biological Letters* 10: 20140638. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0638>
- Brown JL, Bennett JR, French CM. 2017. SDMtoolbox 2.0: The next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *PeerJ* 5: e4095. <https://doi.org/10.7717/peerj.4095>
- Burdfield-Steel E, Shuker DM. 2014. The evolutionary ecology of the Lygaeidae. *Ecology and Evolution* 4(11): 2278–2301. <https://doi.org/10.1002/ece3.1093>
- Cabrera MP, Scrocchi GJ. 2020. Ecología trófica de *Liolaemus espinozai* Abdala, 2005 (Sauria: Liolaemidae) en Campo El Arenal, Catamarca, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 34(1): 17–31.
- Carrillo N, Icochea J. 1995. Lista taxonómica preliminar de los reptiles vivientes del Perú. *Publicaciones Del Museo de Historia Natural. Universidad Nacional Mayor de San Marcos (A)* 49: 1–27.
- Castillo N, Villavicencio HJ, Acosta JC, Marinero J. 2015. Temperatura corporal de campo y actividad temporal de lagartijas *Liolaemus vallecurensis* y *liolaemus ruibali* en clima riguroso de los andes centrales de Argentina. *Multequina* 24: 119–31. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=42844132002>
- Castillo N, Villavicencio HJ, Acosta JC, Marinero J. 2017. Ecología trófica, dimorfismo sexual y parámetros reproductivos en el lagarto endémico Andino *Liolaemus vallecurensis*, Argentina. *Iheringia, Série Zoologia* 107. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2017046>
- Castillo G, Acosta J, Blanco G. 2019. Trophic analysis and parasitological aspects of *Liolaemus parvus* (Iguania: Liolaemidae) in the Central Andes of Argentina. *Turkish Journal of Zoology* 43(3): 277–286. <https://doi.org/10.3906/zoo-1812-33>
- Chávez-Villavicencio C, Ibáñez-Álvarez Y, Charcape JM. 2018. Selección de hábitat y composición de la dieta de *Microlophus occipitalis* (Reptilia: Tropiduridae) en Sechura, Piura – Perú. *Revista peruana de biología* 25(3): 221–228. <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v25i3.13403>
- Chávez-Villavicencio C. 2022. Nuevo registro norte de *Liolaemus pseudolemniscatus* (Squamata: Liolaemidae. Lambrot & Ortiz, 1990): Modelo de su distribución y selección de hábitat. *Universidad Científica del Perú. Ciencia amazónica (Iquitos)* 10 (1–2): 71–86. <http://dx.doi.org/0.22386/ca.v10i1-2.3621>
- Chávez-Villavicencio C, Tabilo-Valdivieso E. 2023. Estado de conservación del mustélido *Galictis cuja* (Molina, 1782): análisis sobre las áreas de extensión de presencia y ocupación en Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia* 51:1–17. / 12023. Vol. 51:1–17. <https://doi.org/10.22352/AIP202351004>
- Cobos M, Peterson AT, Barve N, Osorio-Olvera L. 2019a. Kuenm: An R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ* 7: e6281. <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>
- Cobos ME, Osorio-Olvera L, Soberón J, Peterson T, Barve V, Barve N. 2019b. Ellipsenm: An R package for ecological niche's characterization using ellipsoids. Version R package version 0.3.4. <https://github.com/marlone-cobos/ellipsenm>
- Cohen J. 1977. Food webs and the dimensionality of trophic niche space. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA* 74(10): 4533–4536. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.10.4533>

- Cruz FB, Moreno Azócar DL, Bonino MF, Schulte II JA, Abdala CS, Perotti MG. 2014. Clima, distribución geográfica y viviparismo en especies de Liolaemus (Reptilia; Squamata): cuando las hipótesis se ponen a prueba. *Ecosistemas* 23(1):37-45. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-1.06>
- Cuevas MF, Martori R. 2007. Diversidad trófica de dos especies sintópicas del género *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae) del sudeste de la provincia de Córdoba, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 21(1): 7-19. <http://hdl.handle.net/11336/100290>
- Darwin CR. 1859. On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. First edition. London: John Murray. <http://hdl.loc.gov/loc.rbc/General.17473.1>
- De la Galvez Murillo E, Pacheco LF. 2009. Abundancia y estructura poblacional de la lagartija jararank'o (*Liolaemus signifer*; Liolaemidae-Lacertilia-Reptilia) en zonas con o sin extracción comercial en el Altiplano de Bolivia. *Tropical Conservation Science* 2(1): 106-115. <https://doi.org/10.1177/194008290900200110>
- Demangel D, Sepúlveda C, Jara M, Pincheira-Donoso D, Núñez H. 2015. *Liolaemus omorfi*, a new lizard species from the Andes of northern Chile (Sauria, Liolaemidae). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 64: 139-155. <https://doi.org/10.54830/bmnhn.v64.2015.116>
- Dey LS, Hochkirch A, Moussi A, Simões MVP, Husemann M. 2022. Diversification in and around the Atlas Mountains: Insights into the systematics and biogeography of the genus *Thalpomena* (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae). *Systematic Entomology* 1-18. <https://doi.org/10.1111/syen.12537>
- Díaz V. 2018. Ecología termal y nicho trófico de *Liolaemus wari* y *Liolaemus aff. melanogaster* (Sauria: Liolaemidae) en Abra Toccto, Ayacucho. Tesis para obtener el Título profesional de Biólogo, Universidad Nacional de San Cristóbal de Huamanga.
- Di Cola V, Broennimann O, Petitpierre B, Breiner FT, D'Amen M, Randin C, Engler R, et al. 2017. Ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography* 40: 774-787. <https://doi.org/10.1111/ecog.02671>
- Dirzo G. 2021. Distribución de murciélagos del género *Rhogeessa*: Evaluación del conservadurismo de nicho y sus implicancias en la conservación. Tesis para optar el grado de Maestro en biología integrativa de la biodiversidad y la conservación. Universidad Autónoma de Morelos, México. <http://riaa.uaem.mx/handle/20.500.12055/1890>
- Dormann CF, Elith J, Buchmann C, Carl G, Carré G et al. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27-46. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Dunham AE. 1983. Realized niche overlap resource abundance and intensity of interspecific competition. In Huey RD, Pianka ER, Schoener TW, Eds. *Lizards Ecology: Studies of a Model Organism*. Harvard University Press. USA. Pp. 261-280.
- Durtsche RD. 2000. Ontogenetic plasticity of food habits in the Mexican spiny-tailed iguana, *Ctenosaura pectinata*. *Oecología* 124: 185-195. <http://doi.org/10.1007/s004420050006>
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Elith J, Phillips S, Hastie T, Dudík M, Chee Y, Yates CJ. 2010. A statistical explanation of Maxent for ecologists. *Diversity and Distributions* 17(1):43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Escalante T, Rodríguez-Tapia G, Linaje M, Illoldi-Rangel P, González-López R. 2013. Identification of areas of endemism from Species distribution models: Threshold selection a Nearctic mammal. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas* 16(1):5-17. [https://doi.org/10.1016/S1405-888X\(13\)72073-4](https://doi.org/10.1016/S1405-888X(13)72073-4)
- Espinoza RE, Wiens JJ, Tracy CR. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: Breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(48): 16819-16824. <https://doi.org/10.1073/pnas.0401226101>
- Esquerré D, Brennan IG, Catullo RA, Torres-Pérez F, Keogh S. 2018. How mountains shape biodiversity: The role of the Andes in biogeography, diversification, and reproductive biology in South America's most species-rich lizard radiation (Squamata: Liolaemidae). *Evolution* 73(2). <https://doi.org/10.1111/evo.13657>
- ESRI. 2020. ArcGIS Desktop: Release 10.8.1. Environmental Systems Research Institute. <https://www.esri.com/en-us/home>
- Feng X, Park DS, Walker C, Peterson AT, Merow C, Papes M. 2019. A checklist for maximizing reproducibility of ecological niche models. *Nature ecology & evolution* 3: 1382-1395. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0972-5>
- Fernández K. 2021. Distribución de microhábitats de los artrópodos asociados a *Polylepis subtusalbida* (queñua) del bosque nativo de Yucamani, Candarave. Tesis para optar el Título profesional de Biólogo Microbiólogo. Universidad Nacional Jorge Basadre Grhomann. <https://repositorio.unjbg.edu.pe/handle/20.500.12510/3720>
- Ferri Yáñez F. 2016. Evolución del Nicho Térmico en lagartos del Género *Liolaemus* e Ibéricos. Tesis doctoral. Universidad de Alicante. <http://hdl.handle.net/10045/70012>
- Fick SE, Hijmans RJ. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37(12): 4302-4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fontanella FM, Feltrin N, Avila LJ, Sites Jr. JW, Morando M. 2012. Early stages of divergence: Phylogeography, climate modeling, and morphological differentiation in the South American lizard *Liolaemus petrophilus* (Squamata: Liolaemidae). *Ecology and Evolution* 2(4): 792-808. <http://doi.org/10.1002/ece3.78>
- Gay-Escalante S. 2021. Modelado de nicho ecológico para caracterizar la expansión del género *Lonchura* en México. Tesis para optar el título de Maestro en Ciencias. Centro de Investigación de Yucatán A.C. <https://cicyrepositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1003/1985>
- Gallardo G, Barrionuevo MJ, Scrocchi G. 2018. Dieta de la lagartija arenícola *Liolaemus Laurenti* (Sauria: Liolaemidae) en un bioma de desierto de Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 32(1): 61-66.
- Gaston KJ. 2003. *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford University Press, Oxford.
- GEO GPS PERU. 2022. Mapa de Ecorregiones MINAM. <https://www.geogpsperu.com/2018/03/mapa-de-ecorregiones-minam-shapefile-pdf>

- Gotelli NJ, Ellison AM. 2013. EcoSimR 1.00. <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>
- Graham CH, Ron SR, Santos JC, Schneider CJ, Moritz C. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58(8): 1781–1793. <https://doi.org/10.1554/03-274>
- Guisan A, Zimmermann NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Gutiérrez R, Villegas L, López E, Quiróz A. 2010. Anfibios y reptiles de la Reserva Nacional Salinas y Aguada Blanca, Perú. In Zeballos H, Ochoa JA, López E. Eds. *Diversidad biológica de la Reserva Nacional de Salinas y Aguada Blanca*. Pp. 219–228.
- Gutiérrez RC, Chaparro JC, Vásquez MY, Quiroz AJ, Aguilar-Kiriguin A, Abdala CS. 2018. Descripción y relaciones filogenéticas de una nueva especie de *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) y notas sobre el grupo de *L. montanus* de Perú. *Cuadernos de Herpetología* 32(2): 81–99. <http://hdl.handle.net/11336/95786>
- Gutiérrez Hernández O, Cámara Artigas R, Senciales González JM, García LV. 2018. Modelos predictivos en Biogeografía: aplicación para la modelización de nichos ecológicos en Geografía Física. *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles* 78: 88–126. <http://dx.doi.org/10.21138/bage.2395>
- Guzmán MA. 2021. Ecología trófica de un ensamble de lagartijas en un bosque tropical caducifolio al noroeste de Oaxaca. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Tesis para obtener el título de Licenciado en Biología. <https://hdl.handle.net/20.500.12371/11865>
- Halloy M, Etheridge R, Burghardt G. 1998. To Bury in Sand: Phylogenetic relationships among Lizard species of the Boulengeri Group, *Liolaemus* (Reptilia; Squamata: Tropiduridae) Based on Behavioral Characters. *Herpetological Monographs* 12: 1–37. <https://doi.org/10.2307/1467019>
- Hao T, Elith J, Lahoz-Monfort J, Guillera-Arroita G. 2020. Testing whether ensemble modelling is advantageous for maximizing predictive performance of species distribution models. *Ecography* 43: 549–558, 2020. <http://doi.org/10.1111/ecog.04890>
- Herrel A, Van Damme R, Vanhooydonck B, De Vree F. 2001. The implication of bite performance in two species of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology* 79: 662–670. <https://doi.org/10.1139/z01-031>
- Herrel A, Huyghe K, Vanhooydonck B, Backeljau T, Breugelmans K, Raoul Van Damme I, Irschick DJ. 2008. Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource. *PNAS* 105(12): 4792–4795. <https://doi.org/10.1073/pnas.071199810>
- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. population studies: animal ecology and demography. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415–427.
- Illoldi-Rangel P, Escalante T. 2008. De los modelos de nicho ecológico a las áreas de distribución geográfica. *Biogeografía* 3.
- Isip JE, Jones MEH, Cooper N. 2022. Clade-wide variation in bite-force performance is determined primarily by size, not ecology. *Proceedings of the Royal Society B* 289: 20212493. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2493>
- IUCN. 2023. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. <http://www.iucnredlist.org>
- Jaksic FM. 2022. Historical account and current ecological knowledge of the southernmost lizard in the world, *Liolaemus magellanicus* (Squamata: Liolaemidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 95(7). <https://doi.org/10.1186/s40693-022-00112-y>
- Jara M, Muñoz-Pedreiros A. 2018. Trophic ecology of the mountain lizard, *Liolaemus monticola* (Müller & Hellmich, 1932), an endemic species of the central Andes of Chile. *Australian Journal of Zoology* 65(6): 372–378. <https://doi.org/10.1071/ZO17033>
- Jeschke JM, Strayer DL. 2008. Usefulness of Bioclimatic Models for Studying Climate Change and Invasive Species. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134(1): 1–24. <https://doi.org/10.1196/annals.1439.002>
- Kambach S, Lenoir J, Decocq G, Welk E, Seidler G et al. 2019. Of niches and distributions: range size increases with niche breadth both globally and regionally but regional estimates poorly relate to global estimates. *Ecography* 42: 467–477. <https://doi.org/10.1111/ecog.03495>
- Krebs CJ. 1999. *Ecological Methodology*. Second Edition. Menlo Park, California.
- Langstroth R. 2021. The identities of *Liolaemus* signifier (Duméril & Bibron 1837), *L. pantherinus* Pellegrin 1909, *L. schmidti* (Marx 1960), and *L. erroneus* (Núñez & Yáñez 1984 “1983–1984”) (Squamata: Liolaemidae). *Cuadernos herpetológicos* 35(1): 111–167.
- Lesser JS, Ryan James W, Stallings CD, Wilson RM, Nelson JA. 2020. Trophic niche size and overlap decreases with increasing ecosystem productivity. *Oikos* 129(9): 1303–1313. <http://doi.org/10.1111/oik.07026>
- Llanqui I. 2014. Utilización de recursos por *Liolaemus etheridgei* Laurent (Iguania: Liolaemidae) en dos Bosques de Queñua (*Polylepis rugulosa* Bitter 1911) de la zona de amortiguamiento de la Reserva Nacional de Salinas y Aguada Blanca, Perú. Tesis para optar el Título Profesional de Biólogo. Universidad Nacional de San Agustín.
- Llanqui I, Edwards B, López E. 2022. Microhabitat use, daily activity pattern and diet of *Liolaemus etheridgei* Laurent, 1998 (Reptilia: Liolaemidae) in the Andean *Polylepis* forests of Arequipa, Peru. *Ecology and Evolution* 12(10). <https://doi.org/10.1002/ece3.9363>
- Lobos G, Núñez H, Mella J, Valladares P, Ruiz de Gamboa M, Espejo P. 2016. *Liolaemus pleopholis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T178366A69942606.en>
- Lobos G. 2022. Historia natural de *Liolaemus lorenzmuelleri* (Hellmich 1950), una especie poco conocida de las tierras altas del centro norte de Chile, con descripción de la comunidad de reptiles acompañantes. *Gayana (Concepción)* 86(2). <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-6538202200020003>
- Losos JB, Glor RE. 2003. Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 18(5): 220–227. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00037-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00037-5)
- Losos JB. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology letters* 11(10): 995–1003. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>

- Lu M, Jetz W. 2023. Scale-sensitivity in the measurement and interpretation of environmental niches. *Trends in Ecology & Evolution* 38(6). <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.01.003>
- Lunghi E, Corti C, Biaggini M, Zhao Y, Cianferoni F. 2022. The trophic Niche of Two Sympatric Species of Salamanders (Plethodontidae and Salamandridae) from Italy. *Animals* 12(17): 2221. <https://doi.org/10.3390/ani12172221>
- Maciel-Mata CA, Manríquez-Moran N, Octavio-Aguilar P, Sánchez-Rojas G. 2015. El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria* 25(2). <https://doi.org/10.15174/au.2015.690>
- Mahon MB, Jennings DE, Civitello DJ, Lajeunesse MJ, Rohr JR. 2021. Functional similarity, not phylogenetic relatedness, predicts the relative strength competition. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2021.07.21.453226>
- Mair P, Wilcox R. 2020. Robust Statistical Methods in R Using the WRS2 Package. *Behavior Research Methods* 52: 464-488. <https://doi.org/10.3758/s13428-019-01246-w>
- Manzanilla J, Péfaur JE. 2000. Consideraciones sobre métodos y técnicas de campo para el estudio de anfibios y reptiles. *Rev. Ecol. Lat. Am.* 7(1-2):17-30.
- Manzanilla U, Delgado P, Hernández J, Molina A, García JJ, Rocha M. 2019. Similaridad del nicho ecológico de *Pinus montezumae* y *P. pseudostrobus* (Pinaceae) en México: implicaciones para la selección de áreas productoras de semillas y de conservación. *Acta Botánica Mexicana* 126:e1398. <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1398>
- Martín N, Martínez S, Pujol-Buxó E, Viñolas A, Llorente GA, Sanpera C, Vasconcelos R, Carranza S, Santos X. 2017. Stable isotopes and diet uncover trophic-niche divergence and ecological diversification processes of endemic reptiles on Socotra Island. *Zoologischer Anzeiger* 267: 69-81. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2017.01.005>
- Martínez-Freiría F, Sillero N, Lizana M, Brito JC. 2008. GIS based niche models identify environmental correlates sustaining a contact zone between European vipers. *Diversity and Distributions* 14(3): 452-461. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00446.x>
- Martínez-Méndez N, Aguirre-Planter E, Eguarte LE, Jaramillo-Correa JP. 2016. Modelado de nicho ecológico de las especies del género *Abies* (pinaceae) en México: Algunas implicaciones taxonómicas y para la conservación. *Botanical Sciences* 24(1). <https://doi.org/10.17129/botsci.508>
- Mella J, Tirado C, Cortés A, Carretero MA. 2010. Seasonal Variation of Prey Consumption by *Liolaemus barbae* a Highland Lizard Endemic to Northern Chile. *Animal Biology* 60: 413-421. <https://doi.org/10.1163/157075610X523288>
- Méndez G. 2020. Variación temporal de la dieta de *Lithobates spectabilis* y *Lithobates zweifeli* en un matorral rosetófilo del Estado de Puebla. Tesis para obtener el título de Licenciada en Biología. <https://hdl.handle.net/20.500.12371/11470>
- Merow C, Smith MJ, Silander Jr. JA. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 36(10): 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- MINAM (Ministerio del Ambiente). 2018. Mapa Nacional de Ecosistemas del Perú: Memoria Descriptiva. [https://cdn.www.gob.pe/uploads/document/file/309735/Memoria\\_descriptiva\\_mapa\\_Nacional\\_de\\_Ecosistemas.pdf](https://cdn.www.gob.pe/uploads/document/file/309735/Memoria_descriptiva_mapa_Nacional_de_Ecosistemas.pdf)
- MINAM (Ministerio del Ambiente). 2019. [http://geoservidorperu.minam.gob.pe/geoservidor/download\\_raster.aspx](http://geoservidorperu.minam.gob.pe/geoservidor/download_raster.aspx)
- Montero R, Autino A. 2018. Sistemática y Filogenia de los Vertebrados con énfasis en la fauna argentina. Tercera edición. Editorial independiente, San Miguel de Tucumán, Argentina. 627 pp. ISBN: 978-987-42-9556-9.
- Montori A. 1991. Alimentación de los adultos de *Euproctus asper* (Dugès, 1852) en la montaña media del Prepirineo Catalán (España). *Revista Española de Herpetología* 5: 23-36.
- Moreno Azócar DL, Acosta JC. 2011. Feeding Habits of *Liolaemus cuyanus* (Iguania: Liolaemidae) from the Monte Biogeographic Province of San Juan, Argentina. *Journal of Herpetology* 45(3): 283-286. <http://www.jstor.org/stable/41415285>
- Mota-Vargas C, Encarnación-Luévano A, Ortega-Andrade HM, Prieto-Torres DA, Peña-Peniche A, Rojas-Soto OR. 2019. Una breve introducción a los modelos de nicho ecológico. En: Moreno CE (Ed) La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Ciudad de México pp. 39-63.
- Naimi B, Hamm NAS, Groen TA, Skidmore AK, Toxopeus AG. 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling?. *Ecography* 37(2): 191-203. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Naisbit RE, Rohr RP, Rossberg AG, Kehrli P, Bersier LF. 2012. Phylogeny versus body size as determinants of food web structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 3291-3297. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0327>
- Navas CA. 2002. Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A* 133: 469-485. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00207-6](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00207-6)
- Núñez-Penichet C, Cobos ME, Soberón J. 2021. Non-overlapping climatic niches and biogeographic barriers explain disjunct distributions of continental *Urania* moths. *Frontiers of Geography* 13(2). <https://doi.org/10.21425/F5FBG52142>
- Ocampo M, Pincheira-Donoso D, Sayol F, Rios RS. 2022. Evolutionary transitions in diet influence the exceptional diversification of a lizard adaptive radiation. *BMC Ecology and Evolution* 22(74). <https://doi.org/10.1186/s12862-022-02028-3>
- Olivera DA, Aguilar CA. 2020. Dieta de la lagartija neotropical *Liolaemus polystictus* (Squamata: Liolaemidae) de los andes centrales de la región Huancavelica en Perú. *Revista Peruana de Biología* 27(3): 339-348. <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v27i3.18680>
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Peterson AT. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102-117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
- Péfaur JE, López-Tejeda E. 1983. Ecological notes on the lizard *Tropidurus peruvianus* in southern Peru. *Journal of Arid Environments* 6(2): 155-160. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(18\)31528-3](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(18)31528-3)

- Pelegrin N, Winemiller KO, Vitt LJ, Fitzgerald DB, Pianka R. 2021. How do lizard niches conserve, diverge or converge? Further exploration of saurian evolutionary ecology. *BMC Ecology and Evolution* 21:149. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01877-8>
- Peterson AT, Papeş M, Soberón J. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213: 63-72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>
- Peterson AT, Soberón J, Pearson R, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M, Araújo MB. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. In Princeton University Press.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190 (3-4): 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Pianka ER. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4(1): 53-74. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000413>
- Pincheira-Donoso D. 2008. Testing the Accuracy of Fecal-Based Analyses in Studies of Trophic Ecology in Lizards. *Copeia* 2: 322-325. <https://doi.org/10.1643/CE-06-214>
- Pincheira-Donoso D, Scolaro JA, Sura P. 2008. A monographic catalogue on the systematics and phylogeny of the South American iguanian lizard family Liolaemidae (Squamata, Iguania). *Zootaxa* 1800: 1-85. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1800.1.1>
- Pincheira-Donoso D. 2021. Correlated evolution between herbivory and gastrointestinal tract in a prolific lizard adaptive radiation. *Animal Biology* 71: 233-244. <https://doi.org/10.1163/15707563-bja10051>
- Pinkas L, Oliphant MS, Iverson ILK. 1971. Food Habits of Albacore, Bluefin Tuna, and Bonito in California Waters. *Fishery Bulletin* 152.
- Pough H. 1973. Lizard energetics and diet. *Ecology* 54(4): 837-844. <http://www.jstor.org/stable/1935678>
- Quatrini R, Albino A, Barg M. 2001. Variación morfológica y dieta en dos poblaciones de *Liolaemus elongatus* Koslowsky, 1896 (Iguania: Tropiduridae) del noroeste patagónico. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 639-651. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2001000300010>
- R Core Team. 2022. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/index.html>
- Ríos-Muñoz CA, Espinoza-Martínez DV, Vega-Flores K. 2020. Por qué la geografía sí importa: Fuentes y consideraciones de la información ambiental en el proceso del modelado de nichos ecológicos y/o distribución de especies. *Revista Latinoamericana de Herpetología* 3(1): 5-32. <https://doi.org/10.22201/fc.25942158e.2020.1.157>
- Rivera JA, Rich HN, Lawing MA, Rosenberg MS, Martins EP. 2021. Occurrence data uncover patterns of allopatric divergence and interspecies interactions in the evolutionary history of Sceloporus Lizards. *Ecology and Evolution* 11(6): 2796-2813. <https://doi.org/10.1002/ece3.7237>
- Rocha CFD. 2000. Selectivity in plant food consumption in the lizard *Liolaemus lutzae* from southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna Environment*, 35: 14-18. [https://doi.org/10.1076/0165-0521\(200004\)35:1](https://doi.org/10.1076/0165-0521(200004)35:1)
- Sales LP, Hayward MW, Loyola R. 2021. What do you mean by "niche"? Modern ecological theories are not coherent on rhetoric about the niche concept. *Acta Oecologica* 110: 103701. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103701>
- Semhan RV. 2014. Análisis comparativo de ensamblajes de lagartos del Género de *Liolaemus* factores ecológicos y limitantes históricos. Tesis para optar el título de Doctora en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Tucumán.
- Sheu Y, Zurano JP, Ribeiro-Junior MA, Áviles-Pires TC, Rodrigues MT, Colli GR, Werneck FP. 2020. The combined role of dispersal and niche evolution in the diversification of Neotropical lizards. *Ecology and Evolution* 10: 2608-2625. <https://doi.org/10.1002/ece3.6091>
- Sillero N, Barbosa AM. 2021. Common mistakes in ecological niche models. *International Journal of Geographical Information Science* 35(9):1-14. <https://doi.org/10.1080/13658816.2020.1798968>
- Silva DP, Vilela B, De Marco Jr. P, Nemesio A. 2014. Using Ecological Niche Models and Niche Analyses to Understand Speciation Patterns: The Case of Sister Neotropical Orchid Bees. *PLoS ONE* 9(11). <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0113246>
- Simões M, Romero-Álvarez D, Nuñez-Penichet C, Jiménez L, Cobos ME. 2020. General theory and good practices in ecological niche modeling: A basic guide. *Biodiversity Informatics* 15(2): 67-68. <https://doi.org/10.17161/bi.v15i2.13376>
- Slatyer RA, Hirst M, Sexton P. 2013. Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern. *Ecology Letters* 16: 1104-1114. <http://doi.org/10.1111/ele.12140>
- Soberón J, Peterson AT. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10:1115-1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- Strathdee AT, Bale JS. 1998. Life on the edge: Insect Ecology in Arctic Environments. *Annual Review of Entomology* 43: 85-106. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.43.1.85>
- Taiyun V. 2021. An introduction to corrplot Package. <https://cran.r-project.org/web/packages/corrplot/vignettes/corrplot-intro.html>
- Tullberg BS, Gamberale-Stille G, Solbrek C. 2000. Effects of food plant and group size on predator defense: differences between two co-occurring aposematic Lygaeinae bugs. *Ecology Entomologic* 25: 220-225. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2000.00238.x>
- Uetz P, Freed P, Aguilar R, Reyes F & Hosek, J. (eds). 2023. The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org>
- Valle NG, Simões MVP. 2022. New Distributional Records and Characterization of the Climatic Niche of Lepyrus (Lepyrus) limpidus Bates, 1872 (Coleoptera, Cerambycidae): Sink or Source Population?. *Insects* 13(11): 1069. <https://doi.org/10.3390/insects13111069>
- VanDerWal J, Shoo LP, Johnson CN, Williams SE. 2009. Abundance and the Environmental Niche: Environmental Suitability Estimated from Niche Models Predicts the Upper Limit of Local Abundance. *The American Naturalist* 174(2). <https://doi.org/10.1086/600087>

- Vanhooydonck B, Cruz FB, Abdala CS, Moreno Azócar DL, Bonino MF, Herrel A. 2010. Sex-specific evolution of bite performance in Liolaemus lizards (Iguania: Liolaemidae): the battle of the sexes. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 461-475. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01519.x>
- Velasco JA, González C. 2019. Akaike information criterion should not be a “test” of geographical prediction accuracy in ecological niche modelling. *Ecological Informatics* 51: 25:32. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2019.02.005>
- Verrastro L, Ely I. 2015. Diet of the lizard *Liolaemus occipitalis* in the coastal sand dunes of southern Brazil (Squamata-Liolaemidae). *Brazilian Journal of Biology* 75(2): 289-299. <http://doi.org/10.1590/1519-6984.11013>
- Vidal MA, Labra A. 2008. Dieta de Anfibios y Reptiles. In Vidal M & Labra A (Eds.), *Herpetología de Chile*. Science Verlag. Santiago de Chile.
- Villavicencio HJ, Acosta JC, Cánovas MG. 2005. Dieta de *Liolaemus ruibali* Donoso Barros (Iguania: Liolaeminae) en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo, San Juan, Argentina. *Multequina* 14: 47-52. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=42801404>
- Vitt LJ, Pianka ER. 2007. Feeding Ecology in the Natural World. In book: *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging Mode* (pp.141-172). Chapter: 5. Cambridge University Press. Editors: Reilly SM, McBrayer LD and Miles D. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511752438.007>
- Vitt LJ, Caldwell JP. 2013. *Herpetology: An introductory Biology of amphibians and reptiles*. Academic Press.
- Warren DL, Glor RE, Turelli M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62: 2868-2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Warren DL, Wright AN, Seifert SN, Shaffer HB. 2014a. Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern. *Diversity and Distributions* 20: 334-343. <https://doi.org/10.1111/ddi.12160>
- Warren DL, Cardillo M, Rosauer DF, Bolnick DI. 2014b. Mismatching geography for biology: inferring processes from species distributions. *Trends in Ecology and Evolution* 29 (10): 572-580 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.08.003>
- Warren DL, Matzke NJ, Cardillo M, Baumgartner JB, Beaumont LJ, Turelli M, Glor RE, Huron NA, Simões M, Iglesias TL, Piquet JC, Dinnage R. 2021. ENMTools 1.0: an R package for comparative ecological biogeography. *Ecography* 44(4): 504-511. <https://doi.org/10.1111/ecog.05485>
- Weber DC, Lundgren JG. 2009. Assessing the trophic ecology of the Coccinellidae: Their roles as predators and as prey. *Biology Control* 51: 199-214. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.013>
- Westfall P. 1997. Multiple Testing of General contrasts Using Logical Constraints and correlations. *Journal of American Statistical Association* 92(437): 299-306. <https://doi.org/10.2307/2291474>
- Whiting A. 2023. *BYU Herpetology Collection (Arctos)*. Brigham Young University. <https://doi.org/10.15468/tekwwq>. Acceso via GBIF.org in 18/07/2023. <https://www.gbif.org/occurrence/3864857540>
- Wiens JJ, Graham CH. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 519-539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- Wilcox RR. 2021. *Introduction Robust Estimation and Hypothesis Testing*. 5<sup>th</sup> Edition. <https://doi.org/10.1016/C2010-0-67044-1>
- Zamora-Abrego JG, Ortega-León AM. 2016. Ecología trófica de la lagartija *Xenosaurus mendozai* (Squamata: Xenosauridae) en el estado de Querétaro, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 140-149. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.01.011>
- Zeballos H, López E, Villegas L, Jiménez P, Gutiérrez R. 2002. Distribución de los reptiles de Arequipa, Sur del Perú. *Dilloniana Revista de Investigación* 2(1): 27-34.
- Zhang J. 2016. Package spaa: Species Association Analysis Versión 0.2.2. <https://github.com/helixcn/spaa>

#### Agradecimientos / Acknowledgments:

Agradecemos al Dr. Evaristo López director del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de San Agustín, Arequipa (MUSA), por permitirnos el acceso para revisión de muestras. A Reynaldo Rivera, Max Camilo, Ling Huamani por sus sugerencias y comentarios en la elaboración de MNE. A Gianfranco Paniura, Melissa Oblitas, Heidy Cárdenas, Roy Santa-Cruz, Angie Ardiles, Vanessa Quequejana, Luis Arapa, Jefferson Bedregal, Oscar Quispe-Colca, Percy Rojas y Jesús Postigo por su apoyo en el trabajo de campo. Los comentarios y sugerencias del Editor en Jefe, José Pérez y revisores anónimos que mejoraron significativamente las diferentes versiones de este trabajo.

#### Conflicto de intereses / Competing interests:

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

#### Rol de los autores / Authors Roles:

CYS-Y: Conceptualización, Metodología, Análisis formal, Investigación, Escritura-Preparación del borrador original, Redacción: revisión y edición.

IBL: Análisis formal, Metodología, Validación de datos y Escritura-Preparación del borrador original.

MRD: Metodología, Validación de datos y Escritura-Preparación del borrador original.

DH: Metodología, Validación de datos y Escritura-Preparación del borrador original.

CAP: Conceptualización, Metodología, Análisis formal, Investigación, Escritura-Preparación del borrador original; Redacción: revisión y edición y Supervisión..

#### Fuentes de financiamiento / Funding:

Esta investigación es parte del proyecto PSINFINV código B22100032 del Vicerrectorado de Investigación y Postgrado de la UNMSM.

#### Aspectos éticos / legales; Ethics / legals:

Los autores declaran no haber violado u omitido normas éticas o legales al realizar la investigación y esta obra.