



Universidad Nacional Mayor de San Marcos
Universidad del Perú. Decana de América
Facultad de Ciencias Biológicas
Escuela Académico Profesional de Ciencias Biológicas

**Repartición de recursos en dos especies simpátricas del
género *Ameiva* (*Sauria: Teiidae*) en el Parque Nacional
Cerros de Amotape, Tumbes, Perú**

TESIS

Para optar el Título Profesional de Biólogo con mención en
Zoología

AUTOR

Juan Carlos JORDÁN ARIZMENDI

ASESOR

Letty Edith SALINAS SÁNCHEZ

Lima, Perú

2010



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Jordán, J. (2010). *Repartición de recursos en dos especies simpátricas del género Ameiva (Sauria: Teiidae) en el Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes, Perú*. [Tesis de pregrado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Escuela Académico Profesional de Ciencias Biológicas]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.



UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS
(Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ACTA DE SESIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL
DE BIÓLOGO CON MENCIÓN EN ZOOLOGÍA
(MODALIDAD: SUSTENTACIÓN DE TESIS)

Siendo las 16:50 horas del 10 de DICIEMBRE de 2010, en el Salón de Grados de la Facultad de Ciencias Biológicas y en presencia del jurado formado por los profesores que suscriben, se dio inicio a la sesión para optar al Título Profesional de Biólogo con mención en Zoología de JUAN CARLOS JORDÁN ARIZMENDI.

Luego de dar lectura y conformidad al expediente No. 019- EACB-2010, el titulando expuso su tesis: **Repartición de recursos en dos especies simpátricas del género Ameiva (Sauria: Teiidae) en el Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes, Perú**, y el Jurado efectuó las preguntas del caso calificando la exposición con la nota 19, calificativo: SOBRESALIENTE CON MENCIÓN

Finalmente, el expediente será enviado a la Escuela Académico Profesional de Ciencias Biológicas y al Consejo de Facultad para que se apruebe otorgar el Título Profesional de Biólogo con mención en Zoología a JUAN CARLOS JORDÁN ARIZMENDI y se eleve lo actuado al Rectorado para conferir el respectivo título, conforme a ley.

Siendo las 18:25 horas se levantó la sesión.

Ciudad Universitaria, 10 de DICIEMBRE de 2010.

Dr. VÍCTOR PACHECO T.

(PRESIDENTE)

Blga. LETTY SALINAS S.

(ASESORA)

Blga. ELIANA QUISPITÚPAC Q.

(MIEMBRO)

Blgo. OSWALDO CORNEJO G.

(MIEMBRO)

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, Luis y Angela por su constante apoyo, comprensión y sabiduría, por sus enseñanzas, ejemplo, cariño y esfuerzo en todo momento y su amor inmenso hacia mí.

A mis hermanos, Luis y María, por estar de alguna o cualquier manera a mi lado y hacerme reír en todo momento, por su apoyo, frescura y diversión en este largo camino.

A Karen, por su amor, fortaleza y confianza, por su aliento y apoyo invaluable durante la realización de este trabajo, porque con una sonrisa suya, ya nada es imposible.

A Alejandro, por compartir momentos alegres en las expediciones y el tremendo esfuerzo caminando con kilos de víveres (y pisco) de madrugada por los bosques de Tumbes.

A Letty Salinas, mi asesora, por su encantadora paciencia y fe en este proyecto en todo momento, por su confianza en mi persona.

A José Pérez, coasesor y amigo, por su invaluable apoyo y enseñanzas (¡ya 10 años!), compartiendo viajes, proyectos y una gran amistad. Igualmente para Katya Balta, y porque sean muchísimos años más.

A los policías destacados al Puesto de Vigilancia El Caucho, Brigadier PNP Zacarías Mogollón Farías, SOT1 Jorge Dios Rojas, SOT1 Mauro Coronado Dioses, SOT2 Edgar Seminario Rueda, y del Puesto de Vigilancia de Fronteras Sargento Figueroa, Brigadier PNP Wilmer Talledo Peña, por su apoyo desinteresado, por las anécdotas y risas compartidas durante nuestra estadía y los buenos recuerdos que perduran.

A la comunidad de La Angostura, a la familia Mauriola: Cecia, Jacko, Jesús, Dency, a sus padres, a Don Teófilo García y doña Hermelinda, a su hijo Alan, a todos mis amigos de esta simpática comunidad, por su amistad antes, durante y después de la realización de este proyecto; al personal guardaparque y staff de la Jefatura de la Reserva de Biósfera del Noroeste por su apoyo y amistad, especialmente al Ing. Eduardo Ríos, a los Guardaparques Oficiales Martín, Yufani, “Chavo”, “Hualaca”, Peña, a la secretaria Janett y a todo el personal.

A los miembros del Departamento de Herpetología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (César Aguilar, Juanita Suárez, Claudia Tores, Karen Siu-Ting, Daniel Rodríguez y César Ramírez) por su amistad, apoyo y buen humor Al jefe del Departamento, Prof. Jesús Córdova Santagadea, por permitirme el acceso y uso de sus instalaciones, a Margarita Medina, por haberme dado la oportunidad de conocer un ecosistema tan maravilloso, con toda su diversidad biológica y cultural.

A la Society for the Study of Amphibians and Reptiles (SSAR), por su apoyo económico a través de un Grant-in-Herpetology (International Category) otorgado al autor.

Y a todos aquellos que sin intenciones omito en este agradecimiento pero que hicieron posible de alguna manera llegar hasta aquí.

Gracias.

RESUMEN

Se han identificado tres dimensiones de importancia del nicho ecológico para los saurios: espacial, temporal y trófico, las cuales son explotadas de manera diferencial para minimizar o evitar la competencia. Entre setiembre y diciembre del 2006, se evaluaron estas tres dimensiones en dos especies de saurios, *Ameiva septemlineata* y *A. edracantha* para determinar posibles diferencias en el nicho ecológico. En el Parque Nacional Cerros de Amotape (Tumbes, Perú), *Ameiva septemlineata* y *A. edracantha* presentaron una alta sobreposición en el nicho espacial ($\Phi_{jk} = 0,81$) y temporal ($\Phi_{jk} = 0,88$) y una sobreposición media en el nicho trófico ($\Phi_{jk} = 0,52$). Ambas especies presentaron patrones de actividad (08:00-16:00 h) y temperaturas corporales similares (*Ameiva septemlineata*: 35,9° C y *A. edracantha*: 36,6° C), aunque experimentaron ambientes termales distintos, posiblemente relacionado a los microhábitats usados. Un análisis de componentes principales del nicho espacial muestra diferencias estructurales con respecto a la composición vegetal de los microhábitats usados por ambas especies ($F_{1,137} = 13,59$; $p < 0,05$). *Ameiva septemlineata* ocupa microhábitats con mayor cobertura arbórea y vegetal, mientras que *A. edracantha* ocupa microhábitats más expuestos al sol. Ambas especies consumen una dieta similar (grillos, arañas, termitas y larvas de insectos). Apparently, el valor intermedio del índice de sobreposición trófico podría estar asociado a una alta abundancia de presas. Las diferencias estructurales identificadas en los microhábitats usados por ambas especies (distancia a la cobertura rocosa más cercana, porcentaje de cobertura vegetativa, cobertura arbórea y de hojarasca) estarían generando diferencias en el nicho trófico, actuando como estrategia de repartición de recursos entre estos dos saurios en el Parque Nacional Cerros de Amotape.

Palabras clave: Repartición de recursos, nicho ecológico, Parque Nacional Cerros de Amotape, *Ameiva edracantha*, *A. septemlineata*.

ABSTRACT

Three dimensions of the ecological niche have paramount importance for saurians: spatial, temporal and trophic niche. Saurians use these dimensions differentially to minimize or avoid competition. During the period from September and December of 2006, I compared resource use in two saurians species, *Ameiva septemlineata* and *Ameiva edracantha*, by evaluating these three niche dimensions. In Cerros de Amotape National Park (Tumbes, Perú), *Ameiva septemlineata* and *A. edracantha* presented high overlap in spatial ($\Phi_{jk} = 0,81$) and temporal niches ($\Phi_{jk} = 0,88$), while trophic niche overlap was intermediate ($\Phi_{jk} = 0,52$). Both lizard species showed similar activity patterns (08:00-16:00 h) and body temperatures (35, 9° y 36, 6° C, respectively), although they faced different thermal environments, and selected different microhabitats. A principal component analysis of spatial niche indicated structural differences in microhabitat composition ($F_{1,137} = 13,59$; $p < 0,05$) for both species. *Ameiva septemlineata* selected more forest-covered microhabitats, while *A. edracantha* used more sun-exposed microhabitats. Both species consumed a similar diet (crickets, spiders, termites and insect larvae). The intermediate overlap in the trophic niche index could be associated with high prey abundance. Structural differences in microhabitats used by these lizards (i.e. to the nearest rock cover, arboreal, vegetative and leaf-litter cover percentage) could contribute to niche trophic differences leading to resource partitioning between these two species at Cerros de Amotape National Park.

Key words: Resource partitioning, ecological niche, Cerros de Amotape National Park, *Ameiva edracantha*, *Ameiva septemlineata*.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Objetivos e hipótesis	4
2. MARCO TEÓRICO	5
3. METODOLOGÍA	9
3.1.Área de estudio	9
3.1.1 Esfuerzo de muestreo	10
3.2. Análisis de datos	12
3.2.1 Patrones de actividad y Ecología Termal	12
3.2.2. Uso de microhábitat	13
3.2.3. Dieta y Análisis Morfológico	15
3.2.4. Amplitud y Sobreposición de nichos	17
4. RESULTADOS	20
4.1. Patrones de actividad y Ecología Termal	20
4.2. Uso de microhábitat	26
4.3. Dieta y Análisis Morfológico	29
5. DISCUSIÓN	33
5.1. Patrones de actividad y Ecología Termal	33

5.2. Uso de Microhábitat	36
5.3. Dieta y Análisis Morfológico	38
5. 4. Repartición de recursos como estrategia de coexistencia	43
6. CONCLUSIONES	49
7. RECOMENDACIONES	50
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	51

1. INTRODUCCIÓN

En el noroeste del Perú se ubican las ecorregiones del Bosque Seco Ecuatorial y el Bosque Tropical del Pacífico (Brack-Egg, 1986), los cuales están protegidos por tres unidades de conservación, el Parque Nacional Cerros de Amotape (PNCA), la Reserva Nacional de Tumbes (RNT) y el Coto de Caza El Angolo (CCA). En conjunto, estas tres unidades conforman la Reserva de Biosfera del Noroeste, la cual ha sido calificada a nivel global como *sobresaliente* por su diversidad biológica (Ponce, 2001). Cabe resaltar que la Reserva de Biósfera del Noroeste ha sido incluida dentro de los hotspots mundiales, conformando el hotspot del “Tumbes-Chocó-Magdalena” (Mittermeier *et al.*, 2005).

El Bosque Tropical del Pacífico ocupa unas 15 000 hectáreas representando el extremo sur de la distribución de este ecosistema en América Latina (Wust, 1998). Comparada con los escasos remanentes presentes en el Ecuador, es una porción relativamente bien conservada (Wust, 1998). Actualmente el Parque Nacional Cerros de Amotape incluye dentro de su área a la antigua Zona Reservada de Tumbes (D.S.046-2006-AG), la cual fue establecida para proteger al ecosistema de Bosque Tropical del Pacífico.

En el Perú, son escasos los estudios relacionados con la ecología de saurios (Huey, 1974; Pefaur y López-Tejeda, 1983; Pérez y Jhancke, 1998; Pérez, 2005; Catenazzi *et al.*, 2005; Jordán, 2006; Pérez, 2005b; Pérez y Balta, 2005 a, b; Catenazzi y Donnelly, 2007; Pérez *et al.*, 2007; Quispitúpac y Pérez, 2009). Los estudios que evalúan la repartición de recursos entre especies de lagartijas simpátricas y las estrategias empleadas por ellas para coexistir en una misma comunidad no son particularmente abundantes en ecosistemas costeros (Huey, 1979, Pérez, 2005a, Catenazzi y Donnelly, 2007, Pérez y

Balta, 2007) aún cuando estos organismos son considerados sujetos de estudio “ideales” para diversos campos de la ecología (Huey *et al.*, 1983, Vitt y Pianka, 1994).

En 1998 se realizó una expedición científica a algunas áreas ubicadas en la antigua Zona Reservada de Tumbes (actualmente Parque Nacional Cerros de Amotape), con el objetivo de evaluar la biodiversidad presente en el área y proponer medidas de conservación que aseguren su viabilidad en el largo plazo (Wust, 1998). Como parte de esta expedición, Tello (1998) realizó la evaluación de la herpetofauna, encontrando 40 especies entre saurios y anfibios, reportando nuevos registros de reptiles para el Perú, así como una especie nueva de anfibio de la familia Dendrobatidae del género *Colosthetus*. Estos resultados ponen en evidencia la escasa información y estudios sobre la herpetofauna en el Parque Nacional Cerros de Amotape (PNCA).

Por lo tanto, los estudios orientados a generar datos básicos sobre la ecología de las especies de saurios que habitan en los ecosistemas protegidos por el PNCA, particularmente en la porción del Bosque Tropical del Pacífico, son sumamente importantes, ya que ofrecerían datos novedosos debido a las singularidades que presenta, como el origen de su biota, fragilidad, reducida extensión y amenazas (Wust, 1998; Leal-Pinedo y Linares-Palomino, 2005; Aguirre *et al.*, 2006; Pacheco *et al.*, 2009).

Este estudio evalúa la repartición de recursos (nichos temporal, espacial y trófico) de dos especies de lagartijas del género *Ameiva*: *Ameiva septemlineata*, Dumeril y Dumeril, 1851 y *Ameiva edracantha*, Bocourt, 1874. Ambas especies compartirían características ecológicas y morfológicas similares, siendo potenciales competidores en una escala local. Por tanto, *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* son ideales para examinar la repartición

de recursos en áreas de simpatria como estrategia de coexistencia en el Parque Nacional Cerros de Amotape.

1.1 Objetivos e Hipótesis

Objetivos:

- Evaluar los patrones de actividad, uso de microhábitat y dieta de *Ameiva edracantha* y *Ameiva septemlineata* en el Parque Nacional Cerros de Amotape.
- Analizar la importancia de estas tres dimensiones del nicho (espacial, temporal y trófico) para la coexistencia de *Ameiva edracantha* y *Ameiva septemlineata* en el Parque Nacional Cerros de Amotape.

Hipótesis:

- H_0 : Las especies *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* no presentan diferencias en las dimensiones temporal, espacial y/o trófico del nicho ecológico en el Parque Nacional Cerros de Amotape.
- H_1 : Las especies *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* presentan diferencias en las dimensiones temporal, espacial y/o trófico del nicho ecológico en el Parque Nacional Cerros de Amotape.

2. MARCO TEÓRICO

El nicho ecológico puede ser definido como la suma total de las adaptaciones que un organismo presenta, o como sus relaciones con respecto al medio que habita, estando fuertemente relacionado con el fenómeno de la competencia (inter-o intraespecífica) y con los patrones de uso de recursos (Pianka, 1993; Jacksic y Marone, 2007). Los nichos ecológicos son multidimensionales (el nicho hipervolumétrico de Hutchinson, 1957) ya que consideran diversas variables ambientales (temperatura, humedad, diversidad de microhábitats, variedad de presas, intensidad de depredación, entre otras) que se relacionan entre sí (Tracy y Christian, 1986; Schoener, 1986) y con las cuales interactúa una especie (específicamente, un individuo de determinada especie, Jacksic y Marone, 2007).

En el caso de los reptiles, se han identificado hasta cinco dimensiones de importancia del nicho ecológico: espacial, temporal, trófica, tácticas reproductivas y tácticas de escape las cuales están fuertemente interrelacionadas entre sí (Pianka, 1993). Sin embargo, diversos estudios han demostrado que las lagartijas generalmente reparten sus recursos en tres dimensiones principales del nicho ecológico: trófico, espacial y temporal, presentando un uso diferencial de los recursos del ambiente, es decir, diferencias en sus respectivos nichos ecológicos (Pianka, 1973; 1986, Schoener, 1974; Vitt *et al.* 1999, Vanhooydonck *et al.*, 2000; Vitt *et al.*, 2003). Por ejemplo, dos especies pueden ser similares en el uso de recursos a lo largo de una dimensión del nicho ecológico, pero disímiles con respecto a otra como estrategia de coexistencia para ambas especies dentro de una comunidad (Pianka, 1973, 1974; Schoener, 1974,1986; Huey y Pianka, 1977; Huey, 1979; Toft, 1985). Diversas hipótesis han sido planteadas para explicar los patrones exhibidos por diferentes organismos, entre ellas las Hipótesis de compensación de las dimensiones del nicho,

Hipótesis de compresión del nicho e Hipótesis de similitud límite, entre otras (Jacksic y Marone, 2007).

Las causas que provocan diferencias en las características ecológicas de las especies y que se relacionan con la repartición de recursos dentro de una comunidad son diversas y complejas: la competencia (Schoener, 1982), factores fisiológicos, morfológicos y/o conductuales (Chase *et al.*, 2005), parásitos compartidos (Leal *et al.*, 1998) y/o características ecológicas definidas en alopatría como usos de microhábitat y dieta (Huey y Pianka, 1977; Huey, 1979) estarían involucrados en el uso diferencial de recursos por las especies que conforman una comunidad (Leal *et al.*, 1998; Losos, 2000). Otros estudios sugieren que las diferencias históricas (filogenéticas) podrían haber jugado un papel importante en la repartición de recursos en una comunidad al delimitar “a priori” las características de un clado, familia, género y/o especies y por tanto, sus relaciones con otros organismos dentro de una comunidad (Vitt y Congdon, 1978; Losos, 1994, Vitt *et al.*, 1999; Pérez, 2005a).

El género *Ameiva* (Sauria: Teiidae) incluye 32 especies reconocidas de lagartijas terrestres diurnas que habitan principalmente en las Indias Orientales, América Central y del Sur, ocupando una gran diversidad de hábitats como bosques tropicales, playas arenosas y sabanas (Hillman, 1969; Vitt y Colli, 1994; Hower y Blair, 2003). Sin embargo, la mayoría de investigaciones sobre la ecología de las especies de *Ameiva* han sido llevadas a cabo principalmente en el Caribe, América Central y Brasil (Hillman, 1969; Colli, 1991; Vitt y Colli, 1994; Vitt y Zani, 1996a; Colli *et al.*, 1997; Sartorius *et al.*, 1999; Sproston *et al.*, 1999).

Una característica resaltante en todas estas investigaciones es que las diferencias en los nichos espacial, temporal y trófico en las especies de *Ameiva* y otros teiidos, están

fuertemente relacionados al modo de forrajeo activo que presentan, el cual es una característica “enraizada” en el clado de los Scleroglossa, donde se incluye a la familia Teiidae (Cooper, 1994, Vitt *et al.*, 2000).

Por ejemplo, Vitt *et al.* (2000) analizaron la segregación de recursos en tres especies de teíidos, *Ameiva ameiva*, *Kentropyx pelviceps* y *K. altamazonica*. A pesar que estas tres especies ocupan microhábitats distintos, las dos especies de *Kentropyx* presentan una mayor similaridad con respecto a la dieta comparadas con *A. ameiva*. Estas diferencias podrían atribuirse a las diferencias en tamaño que presentan las tres especies, reflejando la relación entre el tamaño del predador y el de la presa. Al analizar la morfología de quince especies de teíidos tropicales, incluidas *A. ameiva*, *K. pelviceps* y *K. altamazonica*, Vitt *et al.* (2000) encontraron una baja variación morfológica entre ellas, lo que indica una forma corporal conservativa que probablemente reflejaría restricciones en la evolución morfológica de estas lagartijas asociadas a su modo de forrajeo (Vitt y Zani, 1996b, Vitt *et al.*, 2000). Sin embargo, cuando forman parte de una misma comunidad, estas lagartijas presentan una variación en su tamaño corporal, lo cual se relaciona con el tamaño de las presas consumidas, contribuyendo aparentemente con la repartición de recursos en tal comunidad (Sproston *et al.*, 1999, Vitt y Zani, 1996b, Vitt *et al.*, 2000).

En un estudio realizado en Costa Rica con tres especies de lagartijas simpátricas del género *Ameiva* (*A. quadrilineata*, *A. festiva* y *A. leptophrys*) Hillman (1969) demostró que estas utilizan de manera diferencial sus recursos, específicamente, en cuanto al uso de microhábitat y dieta. De manera similar, Sproston *et al.* (1999), analizaron los nichos ecológicos de tres especies de *Ameiva* simpátricas en Hispaniola (*A. chrysolaema*, *A. leberi* y *A. taeniura*) y reportaron diferencias en el uso de microhábitats y en el tamaño de las presas consumidas. *Ameiva taeniura*, la especie más pequeña, ocupaba un microhábitat

distinto al empleado por *A. chrysolema* y *A. leberi* y consumía presas más grandes que las consumidas por las otras dos especies. Sproston *et al.* (1999) concluyeron que estas tres especies simpátricas reparten sus recursos diferenciándose en el uso de microhábitats y en el tamaño de las presas consumidas como estrategia de coexistencia.

En el Perú se han registrado cuatro especies de lagartijas del género *Ameiva*, de las cuales, dos especies ocurren en el noroeste del Perú: *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* (Carrillo e Icochea, 1995). Ambas especies presentan distribuciones alopátricas en gran parte de su rango en Perú: *A. edracantha* se distribuye en el desierto costero y bosques secos del noroeste del Perú (departamentos de Ancash, La Libertad, Lambayeque, Piura y Tumbes; Carrillo e Icochea, 1995), mientras que *A. septemlineata* ocurre en el bosque tropical del Pacífico, restringida a una pequeña área dentro de Tumbes. En Ecuador, ocupa áreas boscosas húmedas donde no se ha registrado *A. edracantha* (Peters, 1964; Parker *et al.*, 1992; Torres-Carvajal, 2001). Sin embargo, en el Parque Nacional Cerros de Amotape, ocurren en simpatria estas dos especies de lagartijas terrestres en un área de contacto reducida (Tello, 1998).

3. METODOLOGÍA

3.1. Área de estudio

Este estudio se realizó en el Parque Nacional Cerros de Amotape situado en la región Tumbes, al norte del Perú. La investigación se llevó a cabo específicamente en los alrededores de la Estación Biológica El Caucho (S 03°48' 23.3", W 080°16'00.4", 651 m.s.n.m.; Fig. 1), en las quebradas Las Pavas, La Unión, Faical, El Naranjo, entre otras. Este sector del PNCA presenta un clima isotérmico, con una temperatura media anual que sobrepasa los 26 °C, presentando una estacionalidad marcada que se diferencia en dos épocas, seca y otra lluviosa (Ponte, 1998). Excluyendo las variaciones interanuales en la precipitación debido a la influencia del evento de El Niño, la precipitación anual promedio en el área de estudio es de 1450 mm (Instituto Nacional de Recursos Naturales, 2001; Ponte, 1998).

Según el sistema de clasificación de Holdridge (Ponte, 1998) el área de estudio comprende un Bosque Seco Premontano Tropical (bs-PT) y Bosque Seco Tropical (bs-T). De acuerdo a Wust (1998) y Pacheco *et al.* (2009) esta área presenta un tipo de bosque denso semicaducifolio, con grandes porciones de bosques secundarios en las partes bajas. El tipo de vegetación es transicional entre el bosque seco y el bosque tropical del Pacífico. Entre las especies vegetales comunes se presentan *Bauhinia aculeata* subesp. *grandiflora*, *Phytolacca weberbaueri*, *Trichilia hirta*, *Ficus maxima*, *Ficus eximia*, *Acacia huarango*, *Morus celtidifolia*, *Psidium rostratum*, *Piper arboreus*, *Croton erythrochilus*, *Baccharis trinervis*, *Triplaris cumingiana*, *Cavanillesia platanifolia*, *Ficus jacobii*, *Bougainvillea peruviana*, *Ceiba trichistandra*, *Mutingia calabura*, *Tessaria integrifolia*, y *Mimosa pellita* (Leal-Pinedo y Linares-Palomino, 2005).

3.1.1 Esfuerzo de muestreo

Se realizaron cuatro expediciones al área de estudio con una duración total de 35 días de evaluación, entre los meses de setiembre a diciembre del 2006 antes del inicio de la temporada de lluvias (630 horas para la colecta de datos de campo). Todos los muestreos fueron realizados en transectos libres seleccionados al azar, procurando cubrir el máximo de área posible por recorrido. El equipo de investigación estuvo compuesto por dos herpetólogos, los cuales evaluaron y capturaron individuos de *Ameiva edracantha* (Figura 2) y *A. septemlineata* (Figura 3) entre las 7:00 y las 18:00 horas.

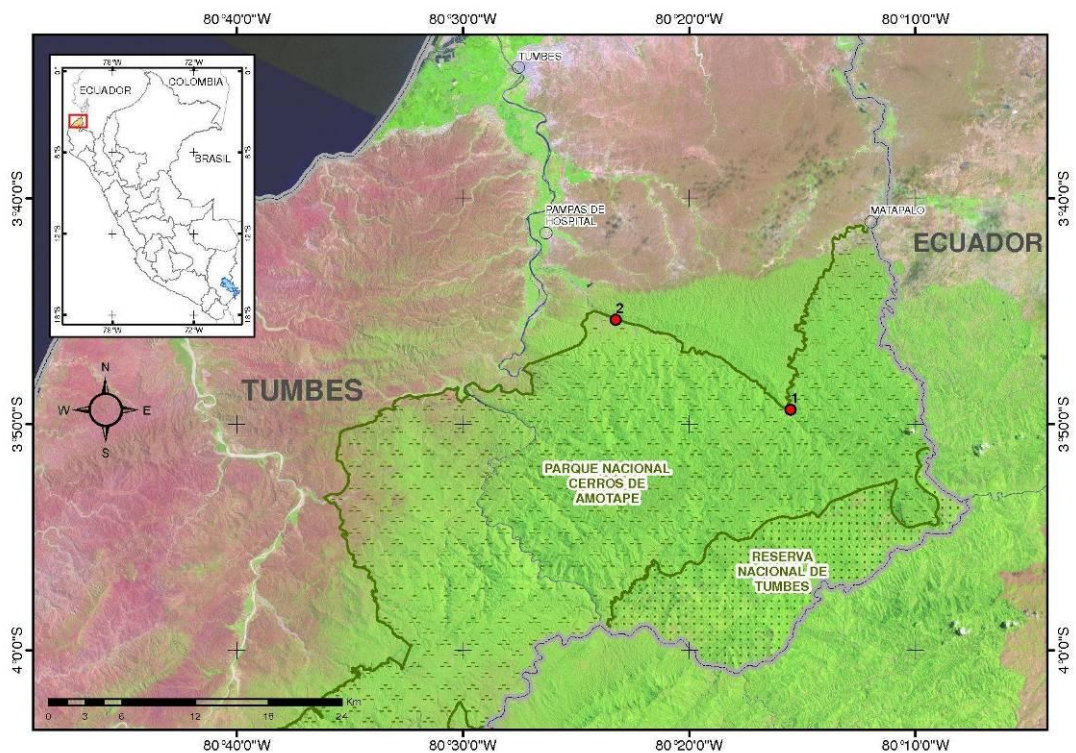


Figura 1. Mapa de ubicación del área de estudio. 1: Estación Biológica El Caucho, 2: Puesto de Control La Angostura (Parque Nacional Cerros de Amotape).



Figura 2. *Ameiva edracantha* Bocourt, 1874 (Sauria:Teiidae) en el Parque Nacional Cerros de Amotape



Figura 3. *Ameiva septemlineata* Dumeril y Dumeril, 1851 (Sauria:Teiidae) en el Parque Nacional Cerros de Amotape

3.2. Análisis de datos

3.2.1 Patrones de actividad y Ecología Termal

Se determinaron los patrones de actividad de las dos especies de *Ameiva* recorriendo senderos seleccionados al azar dentro del área de estudio durante todo el período de evaluación. Los senderos no tuvieron una longitud establecida, procurándose cubrir la mayor extensión de área y registrar la mayor cantidad de individuos de ambas especies, siendo recorridos en una única oportunidad por día de evaluación para evitar la pseudoreplicación de datos. Para cada individuo observado (*Ameiva septemlineata*, n=160 y *A. edracantha*, n=124) se registró la hora de avistamiento. En base a los registros de hora de avistamiento se elaboró un histograma que muestra el número de lagartijas versus la hora de avistamiento para cada una de las especies en intervalos de una hora. Se empleó un test Kolmogorov-Smirnov para determinar posibles diferencias en los patrones de actividad de ambas especies.

Se registró la temperatura corporal en °C para cada individuo (*Ameiva edracantha*, n=26, *A. septemlineata*, n=25), inmediatamente después de su captura dentro de un tiempo máximo de 30 segundos. Los individuos fueron sujetados por los miembros inferiores para evitar la transferencia de calor por parte del investigador (Vitt y Carvalho, 1995). Se registraron también la temperatura del aire (a 2 centímetros sobre el sustrato donde fue observada la lagartija inicialmente) y la temperatura del sustrato (presionando el bulbo contra el sustrato). Estas temperaturas fueron medidas con un termómetro cloacal Miller and Weber® (0,2° C de precisión). Los datos termales de hembras y machos fueron empleados en conjunto debido al reducido tamaño de la muestra. Además, Huey and Pianka (2007) señalan, en un análisis de 56 especies de saurios que las diferencias

termales entre sexos son muy raras, por lo que no se presentarían sesgos en los datos atribuidos a diferencias sexuales en ambas especies de *Ameiva*.

Se analizó la relación entre la temperatura corporal y las temperaturas del aire y del sustrato mediante una regresión simple y una regresión múltiple para cada especie. También se buscaron probables diferencias entre las temperaturas corporales y las temperaturas del microhábitat (aire y sustrato) tanto para cada especie como entre especies de *Ameiva* mediante un Análisis de Varianza (ANOVA).

Se registró el grado de exposición al sol de cada individuo avistado, categorizado de la siguiente manera: expuesto, en sombra y sol filtrado (bajo vegetación, no recibiendo la radiación solar directamente). Para determinar si el grado de exposición afecta las temperaturas corporales de ambas especies de *Ameiva*, se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) con los grados de exposición como factores. El grado de exposición al sol puede afectar las temperaturas corporales de las lagartijas en una base horaria y diaria, al limitar o favorecer su comportamiento termorregulatorio, exponiéndolas a diferentes ambientes termales y modulando sus patrones de actividad entre otras características (comportamiento, forrajeo, reproducción, entre otros, Vitt *et al.*, 1995).

3.2.2 Uso de microhábitat

Para cada individuo se registró el microhábitat donde fue originalmente observado, al mismo tiempo que se evaluaron los patrones de actividad y ecología termal. Se identificaron ocho categorías de microhábitats presentes en el lugar de estudio: (1) hojarasca (sustrato cubierto totalmente por hojarasca), (2) suelo (sustrato sin hojarasca), (3) piedras (mayores a 5 cm), (4) arena, (5) ramas de árboles, (6) troncos (incluye tocones

de árboles talados), (7) vegetación (rastrera, herbácea, arbustiva) y (8) grava (piedras menores a 5 cm de diámetro aproximadamente). Se aplicó el test de Kolmogorov-Smirnov para determinar posibles diferencias en el patrón de uso de microhábitats para ambas especies de *Ameiva*.

Para complementar este análisis, se cuantificaron las características estructurales del microhábitat empleado por ambas especies de lagartijas. Para ello, se definió un cuadrado con un área de 1 m², cuyo centro es el punto exacto donde fue avistado el individuo (modificado de Vanhooydonck *et al.*, 2000). Se registraron las siguientes variables dentro de este cuadrado: (1) distancia a la cobertura vegetal más cercana, (2) distancia a la cobertura rocosa más cercana, (3) porcentaje de cobertura vegetal rastrera, (4) porcentaje de vegetación herbácea, (5) porcentaje de cobertura arbustiva, (6) porcentaje de cobertura de árboles y (7) porcentaje de cobertura por hojarasca y/o material vegetal seco. Las variables 1 y 2 fueron medidas con una cinta métrica de 5 mts; las variables 3-7 fueron cuantificadas por estimación visual siguiendo el método y los intervalos o clases de Braun-Blanquet (Matleuci y Colma, 1982) para limitar la subjetividad de las evaluaciones. Las variables continuas (variables 1 y 2) fueron transformadas a logaritmo natural (ln) luego de adicionársele una unidad ($\ln(x+1)$) y las variables porcentuales (variables 3 a 7) fueron transformadas a la raíz cuadrada del arcoseno, sumándosele 0,5 ($\sqrt{\arcsen X + 0,5}$) para reducir los efectos de la heterocedasticidad (Zar, 1999, Schulte II *et al.*, 2004).

Debido al alto número de variables, éstas fueron reducidas mediante un Análisis de Componentes Principales, empleándose el método del *scree plot* para determinar los factores significativos que fueron usados en análisis posteriores. Se calcularon los valores de los residuos los cuales fueron usados en un Análisis de Varianza (ANOVA) con las

especies de lagartijas como factores, para determinar las diferencias en el uso de microhábitat para las especies de *Ameiva* de acuerdo a la metodología propuesta por Herrel *et al.* (2001) para diferentes poblaciones de *Urosaurus ornatus*.

3.2.3 Dieta y Análisis Morfológico

Se colectaron un total de 83 individuos (*Ameiva edracantha*, n= 43; *A. septemlineata*, n= 40), ya sea manualmente o con la ayuda de un lazo o ligas. La colecta fue realizada bajo la autorización regulada por el Instituto Nacional de Recursos Naturales (ahora Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas, SERNANP-Permiso de colecta N° 041 C/C-2006-INRENA-IANP). Los individuos fueron sacrificados inmediatamente y sus estómagos extraídos, preservándolos en alcohol de 70° en el campo en recipientes herméticos adecuados. El análisis de los estómagos fue realizado en el Departamento de Entomología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos. El contenido estomacal fue disgregado en una placa petri y examinado con la ayuda de un estereoscopio, identificando los ítems alimenticios al nivel de orden en el caso de los artrópodos adultos o a nivel de morfoespecies en el caso de las larvas de insectos. No se consideraron diferencias intersexuales ni etarias en este análisis debido al pequeño tamaño de la muestra. Para determinar diferencias en cuanto a los órdenes (categorías de presas) consumidos por ambas especies, se empleó el test de Kolmogorov-Smirnov.

Se calculó la importancia de cada ítem o índice de importancia "IP" (Powell *et al.*, 1990) mediante la siguiente fórmula modificada:

$$I = (\% \text{Numérico} + \% \text{Frecuencia})/2$$

La fórmula original incluye también datos volumétricos; sin embargo, no se consideraron estos datos debido al reducido número de ítemes alimenticios enteros registrados, lo cual no permitió calcular con precisión sus volúmenes.

Se registraron las siguientes medidas en los individuos capturados: longitud hocico – cloaca (LHC), el ancho, longitud y alto de la cabeza (AC, LC, HC, respectivamente) con un calibrador digital Mitutoyo® (precisión de 0,1 mm). El peso (P) de cada individuo fue registrado con la ayuda de balanzas Pesola® de 50 y 100 (precisión de 0,1 g). Sólo se consideraron las medidas de aquellos individuos adultos, es decir, individuos machos con testículos grandes y turgentes, e individuos hembras con folículos vitelogénicos, huevos o ambos. Los datos fueron transformados a \log_{10} para normalizar la distribución de las medidas para propósitos comparativos (Vitt *et al.*, 1994, Vitt y Zani, 1997, Vitt *et al.*, 2001). Con el objetivo de eliminar el posible efecto del tamaño del cuerpo (LHC) se realizaron regresiones simples entre el LHC y las otras medidas morfológicas, extrayéndose los residuos, los cuales fueron empleados para determinar posibles diferencias entre las variables morfológicas mediante un Análisis de Varianza (ANOVA).

Todos los análisis estadísticos de los datos fueron realizados con el programa Statistica® Versión 5.0 for Windows, estableciéndose un nivel de significancia de $\alpha > 0,05$. Para determinar la homogeneidad de varianzas se empleó el test de Levene. Los especímenes colectados fueron depositados en el Departamento de Herpetología del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

3.2.4 Amplitud y Sobreposición de nichos

Se estimó la amplitud de nicho (nicho temporal, espacial y trófico) a partir de la fórmula recíproca de Simpson (Pianka, 1973; Vitt y Zani, 1996) :

$$B = 1 / \sum_{i=1}^n p_i^2$$

donde p_i es el uso proporcional del recurso i y n es el número de categorías de recursos empleados. El valor de la amplitud de nicho varía de 1 a n , donde valores bajos indican un uso restringido de recursos mientras que valores altos indican una mayor diversidad en el uso de recursos (Vitt y Zani, 1996).

Adicionalmente, se calculó la amplitud del nicho trófico para cada individuo de ambas especies de *Ameiva*. Los promedios de amplitud de nicho trófico para cada especie fueron comparados mediante un Análisis de Varianza (ANOVA) para determinar diferencias (o similitudes) interindividuales e interespecíficas en la dieta de ambas especies de lagartija.

Pianka (1973) propuso un índice para determinar la similaridad o diferencias en el uso de recursos de dos especies simpátricas de lagartijas (u otros organismos). Para este índice, una alta sobreposición en alguna dimensión del nicho ecológico indica una alta similaridad en el uso de un determinado recurso, la cual es compensada por una baja sobreposición en otra dimensión, provocando diferencias en el uso de recursos empleados por dos especies de lagartijas simpátricas (Pianka, 1973, 1986).

Para determinar el grado de sobreposición en los siguientes ejes del nicho: patrones de actividad, uso de microhábitat y dieta entre *Ameiva edracantha* y *Ameiva septemlineata*, se empleó el índice simétrico de sobreposición (Φ_{jk}) donde valores cercanos a 0 indican una baja sobreposición y valores cercanos a 1 ó 1, una sobreposición mayor en el uso del recurso evaluado (Pianka, 1973, 1986):

$$\phi_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n p_{ij}^2 \sum_{i=1}^n p_{ik}^2}}$$

donde p_{ij} y p_{ik} son los usos proporcionales del recurso i por parte de las especies j y k , y n es el número de categorías de recursos utilizados.

Para determinar si la sobreposición en cualquiera de las dimensiones del nicho ecológico considerados (patrones de actividad, uso de microhábitat y dieta) es producto del azar o es una estructura real, se compararon las matrices de datos “reales” con matrices simuladas generadas mediante un análisis de Monte Carlo empleando el algoritmo R3 de la fórmula de sobreposición de Pianka (Pianka, 1973, 1986). El algoritmo R3 retiene la amplitud de nicho (o grado de especialización) de cada especie en las matrices simuladas, pero “permite” el uso potencial de otros recursos no explotados, siendo un algoritmo recomendado (Winemiller y Pianka, 1990; Gotelli y Entsminger, 2004; Rouag *et al.*, 2007). Se generaron 1000 repeticiones de las matrices reales de uso de recursos utilizando el programa EcoSim 700 (Gotelli y Entsminger, 2004), comparándose los valores de sobreposición de nicho reales con los valores de sobreposición simulados. Diversos estudios han demostrado que las lagartijas presentan un patrón real de uso de

recursos particularmente con respecto al consumo de presas, es decir, la sobreposición del nicho trófico entre un par de especies dadas no sería producto del azar si no que estaría influenciada por otros factores (ecológicos, filogenéticos, conductuales o una combinación de ellos: Vitt y Carvalho, 1995; Vitt *et al.*, 1996b; Vitt y Zani, 1998; Vitt *et al.*, 2000; Rouag *et al.*, 2007) por lo que se esperó encontrar un resultado similar con respecto a las dos especies de *Ameiva* analizadas.

4. RESULTADOS

4.1 Patrones de actividad y Ecología Termal

Ameiva septemlineata (n=160) y *A. edracantha* (n=124) presentan un patrón de actividad netamente diurno, iniciado su actividad a las 08:00 horas hasta las 16:00 horas aproximadamente (Figura 2). Se registró un pico de actividad entre las 10 y 12 horas para *A. septemlineata* registrándose el 58,7% de los individuos mientras que el 50% de los avistamientos de *A. edracantha* fue registrado entre las 11 y 13 horas (Figura 2). No hubo una diferencia significativa entre los patrones de actividad de ambas especies ($D_{\max} = 0,25$, $p > 0,05$). La amplitud del nicho temporal (B_t) fue de 4,63 y 5,52 para *A. septemlineata* y *A. edracantha*, respectivamente, mientras que el índice de sobreposición del nicho temporal entre ambas especies, obtenido a través de una simulación de Monte Carlo fue de 0,87 ($p_{\text{obs} \geq \text{esp}} = 0,05$) (Tabla 6).

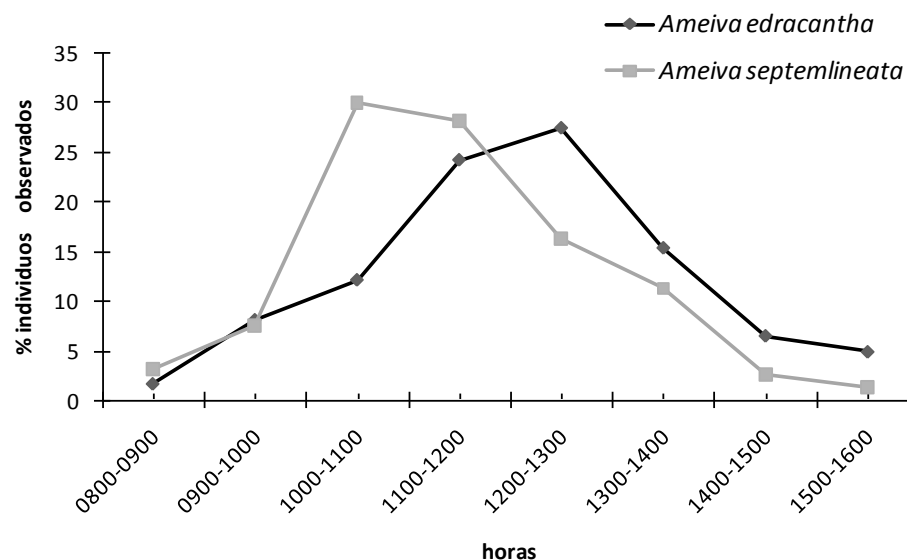


Figura 4. Patrones de actividad de *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* en el Parque Nacional Cerros de Amotape. Se observan patrones de actividad similares entre ambas especies.

Ameiva edracantha presentó una temperatura corporal (T_b) promedio de $36,6 \pm 2,77$ °C (n=26), variando entre 30 a 40°C. La temperatura del aire (T_a) presentó un promedio de $34,7 \pm 4,55$ °C , variando entre 25 y 44,6 °C y la temperatura del sustrato (T_s) presentó un promedio de $30,5 \pm 2,79$ °C, variando entre 24,8 y 48,6°C. *Ameiva septemlineata* presentó una temperatura corporal promedio de $35,9 \pm 2,66$ °C (n=25), variando entre 25,2 a 39,2°C. La temperatura del aire (T_a) presentó un promedio de $31,2 \pm 3,11$ °C, variando entre 24,8 y 39,4°C y la temperatura del sustrato (T_s) presentó un promedio de $30,5 \pm 2,79$ °C entre 25 y 35,6°C (Tabla 1, Figura 5).

Tabla 1. Temperaturas corporales (T_b), del aire y del sustrato (T_a , T_s) para *Ameiva edracantha* (n=26) y *A. septemlineata* (n=25) en el PNCA.

Especies	T_b (°C)	T_a (°C)	T_s (°C)
<i>Ameiva edracantha</i>	$36,6 \pm 2,77$ (30,0-40,0)	$34,7 \pm 4,55$ (25,0-44,6)	$35,4 \pm 5,34$ (24,8-48,6)
<i>Ameiva septemlineata</i>	$35,9 \pm 2,66$ (25,2-39,2)	$31,2 \pm 3,11$ (24,8-39,4)	$30,5 \pm 2,79$ (25-35,6)

No se detectaron diferencias con respecto a las temperaturas corporales de ambas especies de *Ameiva* ($F_{1,47} = 1,42$; $p=0,23$) pero si con respecto a las temperaturas del aire ($F_{(1,47)} = 8,03$; $p=0,006$) y del sustrato ($F_{(1,47)} = 13,11$; $p < 0,001$) asociadas. La T_b de *Ameiva edracantha* no fue significativamente diferente a la T_a y la T_s ($F_{2,75} = 1,69$; $p=0,19$) mientras que la T_b de *A. septemlineata* fue significativamente mayor a la T_a y la T_s ($F_{2,72} = 25,97$; $p < 0,001$).

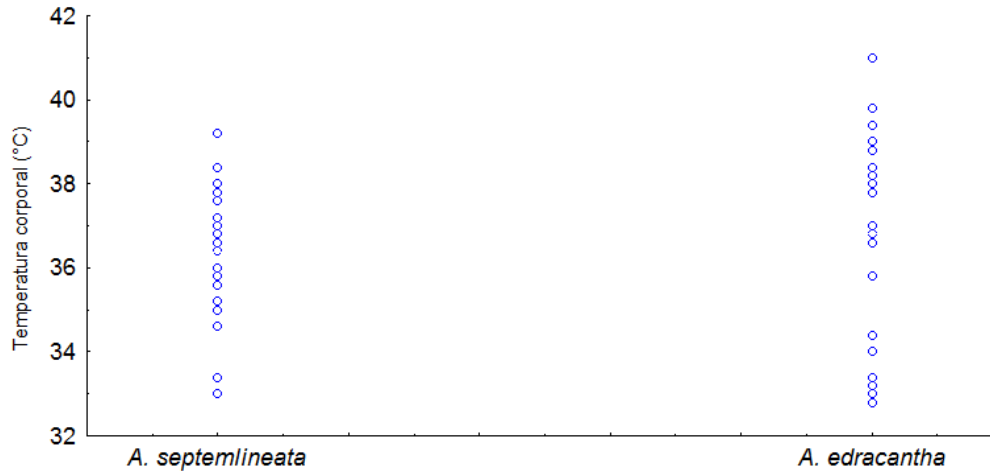


Figura 5. Temperaturas corporales de *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* en el Parque Nacional Cerros de Amotape.

La temperatura corporal de *Ameiva edracantha* se relacionó significativamente con la temperatura del aire ($R^2=0,61$; $F_{1,22} = 35,53$; $p < 0,01$, $n=24$; Figura 6) y con la del sustrato ($R^2=0,48$; $F_{1,22} = 20,36$; $p=0,001$; $n=24$; Figura 7). De manera similar, la regresión múltiple muestra una interacción significativa entre las temperaturas del aire y del suelo y la temperatura corporal de *A. edracantha* ($R^2= 0,66$; $F_{2,17} = 17,15$; $p < 0,05$; $n=22$). La temperatura corporal de *A. septemlineata* no se relacionó significativamente con la temperatura del aire ($R^2= 0,02$; $F_{1,22} = 0,62$; $p= 0,43$; $n=24$; Figura 8) ni con la del sustrato ($R^2= 0,01$; $F_{1,22} = 0,42$; $p= 0,51$; $n=24$; Figura 9). La regresión múltiple indicó similares resultados ($R^2= 0,15$; $F_{2,16} = 1,48$; $p= 0,25$; $n=19$).

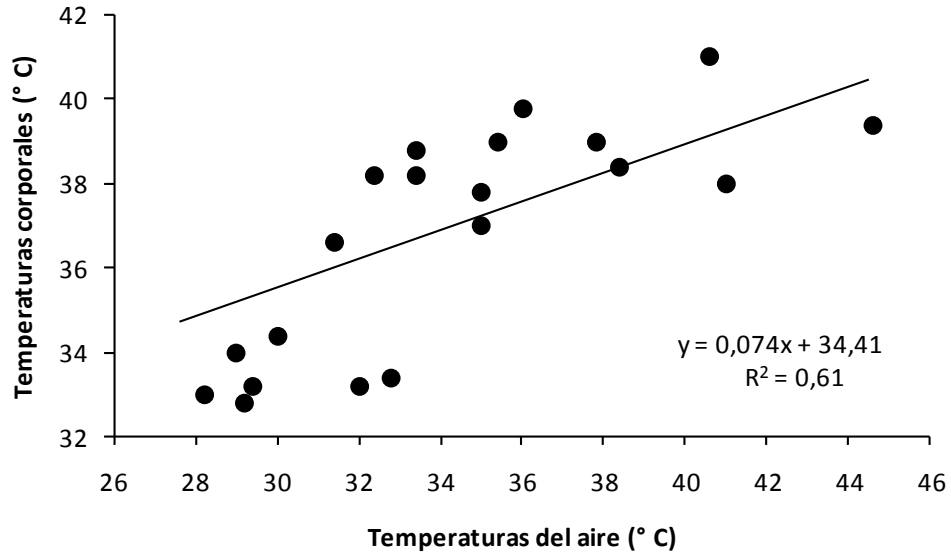


Figura 6. Relación significativa ($R^2=0,61$; $F_{1,22} = 35,23$; $p<0,05$; $n=24$) entre la temperatura corporal y la temperatura del aire para los individuos activos de *Ameiva edracantha* en el Parque Nacional Cerros de Amotape.

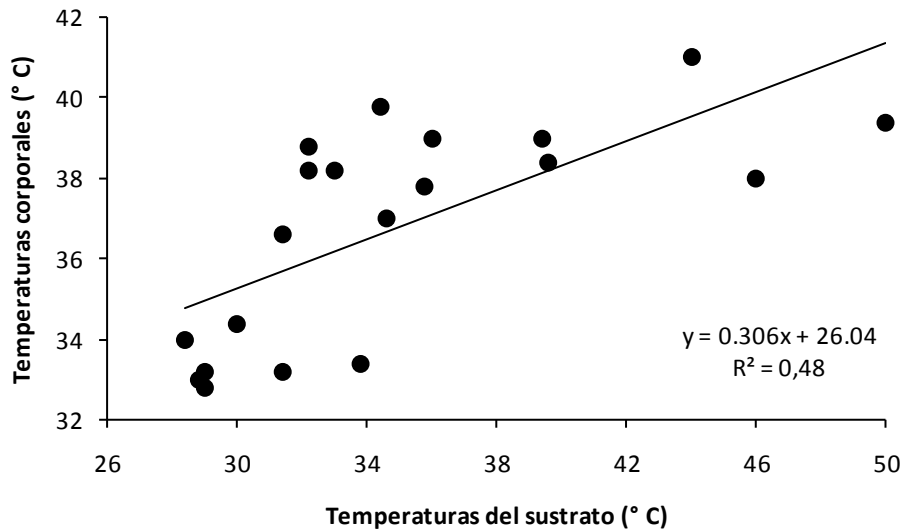


Figura 7. Relación significativa ($R^2=0,48$; $F_{1,22} = 20,36$; $p=0,001$; $n=24$) entre la temperatura corporal y la temperatura del sustrato para los individuos activos de *Ameiva edracantha* en el Parque Nacional Cerros de Amotape.

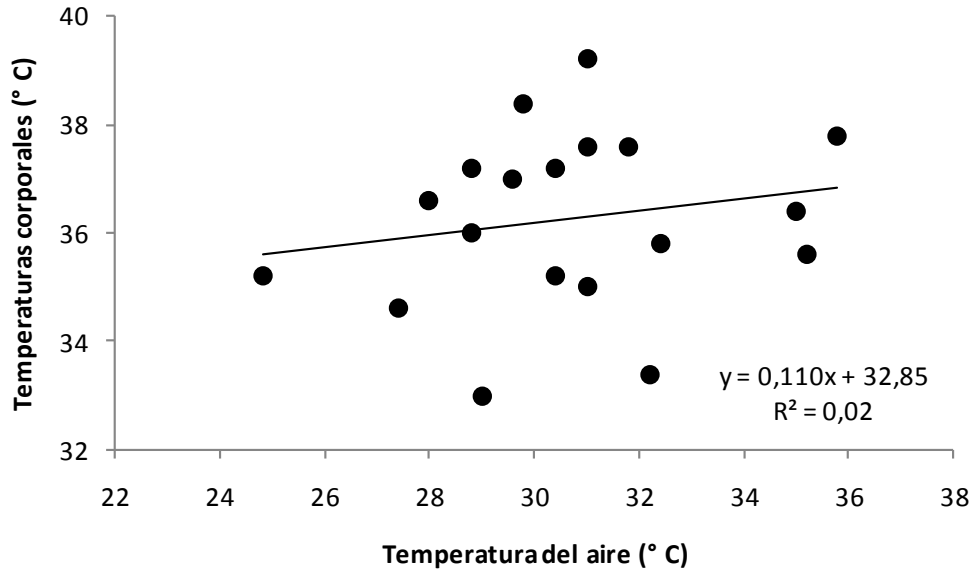


Figura 8. Relación no significativa ($R^2=0,02$; $F_{1,22} = 0,62$; $p=0,43$; $n=24$) entre la temperatura corporal y la temperatura del aire para los individuos activos de *Ameiva septemlineata* en el Parque Nacional Cerros de Amotape.

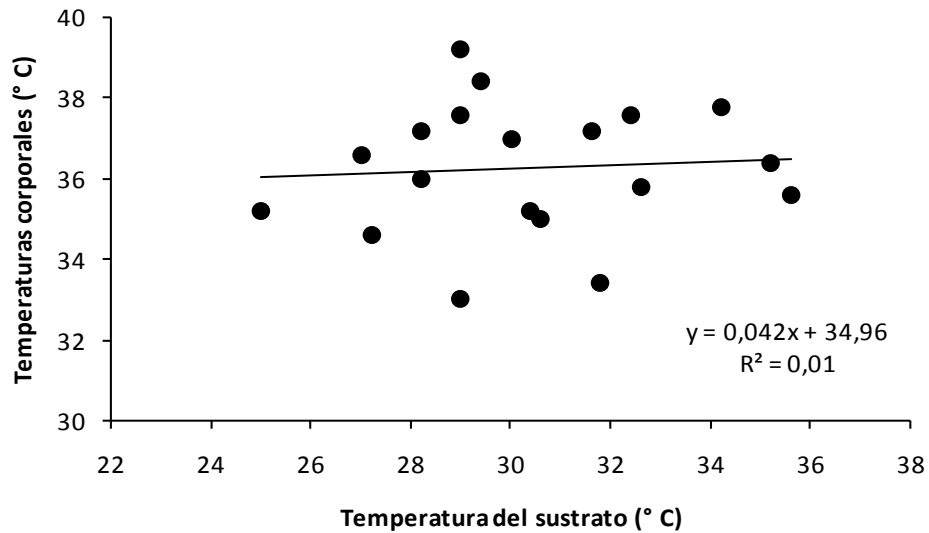


Figura 9. Relación no significativa ($R^2=0,01$; $F_{1,22} = 0,42$; $p= 0,51$; $n=24$) entre la temperatura corporal y la temperatura del sustrato para los individuos activos de *Ameiva septemlineata* en el Parque Nacional Cerros de Amotape.

Se encontró una mayor proporción de individuos de *Ameiva septemlineata* bajo sol filtrado (20 individuos, 60,6%), mientras que una proporción menor fue registrada bajo exposición directa al sol (10 individuos, 30,3%) y sombra (3 individuos, 9%). En contraposición, *A. edracantha* fue registrada mayormente expuesto al sol (13 individuos, 72,2%), una pequeña proporción en sol filtrado (5 individuos, 27,7%) y ninguna a la sombra (Figura 10).

En total, el 45,1% de los individuos observados de ambas especies estuvieron expuestos al sol, mientras que el 49% fue registrado bajo sol filtrado y sólo un 5,8% bajo sombra. No se detectaron diferencias entre las temperaturas corporales de *Ameiva septemlineata* con respecto a las categorías de exposición al sol ($F_{1,13} = 1,255$; $p=0,322$) ni entre las temperaturas corporales de *A. edracantha* y las mismas categorías ($F_{1,19} = 4,137$; $p=0,056$).

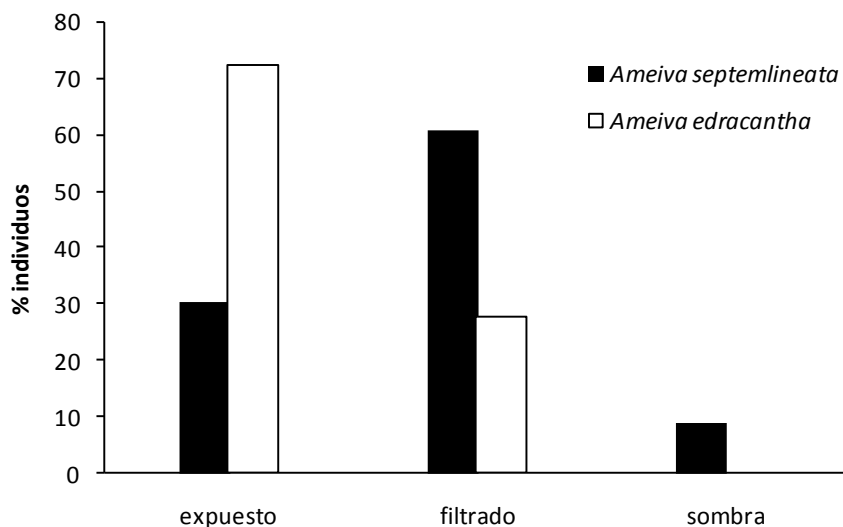


Figura 10. Porcentaje de individuos de *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* registrados para cada categoría de exposición al sol, expuesto, filtrado y sombra, en el Parque Nacional Cerros de Amotape. Se observa que *A. edracantha* fue registrado mayormente expuesto al sol y sol filtrado, mientras que *A. septemlineata* fue registrado bajo sol filtrado y sombra, principalmente.

4.2 Uso de microhábitat

Para *Ameiva septemlineata* (n= 156), la hojarasca fue el microhábitat más usado (59,6%) seguido por las piedras (16,0 %) y suelo (12,1%), mientras que *A. edracantha* (n= 111) ocupa con mayor frecuencia el suelo (37,8%) seguido de la hojarasca (33,3%) y piedras (18,9%) (Figura 11). No hubo una diferencia significativa en los patrones de uso de microhábitat de ambas especies ($D_{\max} = 0,25$; $p > 0,05$). Las amplitudes del nicho espacial (B_s) para *A. septemlineata* y *A. edracantha* fueron 2,49 y 3,39, respectivamente, mientras que el índice de sobreposición del nicho espacial entre ambas especies, obtenido a través de una simulación de Monte Carlo, fue de 0,81, con un valor de $p_{\text{obs} \geq \text{esp}} = 0,02$ (Tabla 11).

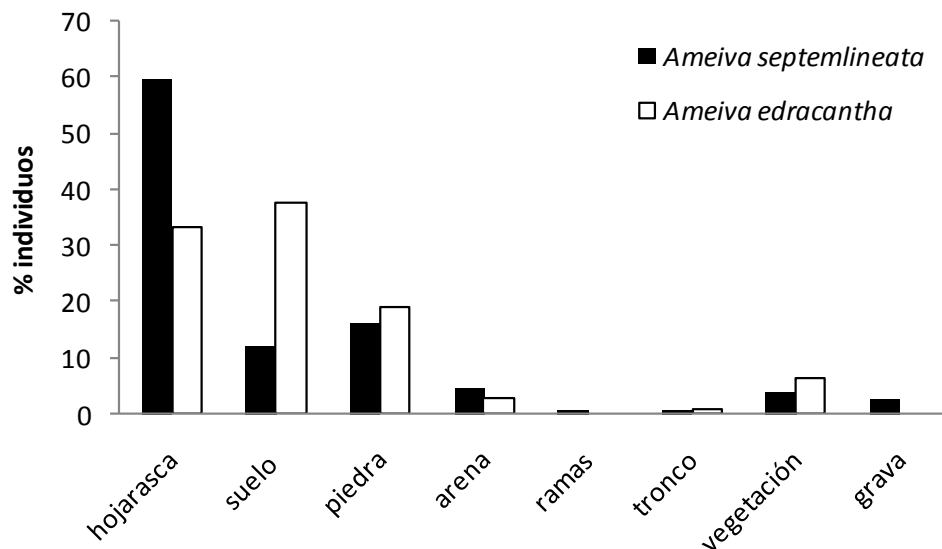


Figura 11. Frecuencia (%) en el uso de microhábitats de *Ameiva septemlineata* (n =156) y *A. edracantha* (n =111) en el Parque Nacional Cerros de Amotape. Se observa una similitud en el uso de microhábitats por ambas especies de lagartijas.

El análisis de componentes principales (PCA) de los microhábitats evaluados generó dos nuevas variables o componentes principales que, juntas explican el 48,9 % de la variación total (Tabla 2). De acuerdo a los resultados del análisis de varianza (ANOVA) realizado, se observó que los puntajes de los factores (o *factor scores*) para los dos nuevos componentes principales generados difieren entre especies.

Tabla 2. Análisis de Componentes Principales (PCA) basados en los datos estructurales de los microhábitats empleados por *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* en el Parque Nacional Cerros de Amotape (valores significativos en negrita).

Microhábitats	PC 1	PC 2
Eigenvalues	2,10	1,32
% variación explicada	30,04	18,88
Distancia a cobertura rocosa	-0,664	0,113
Distancia a cobertura vegetal	0,074	0,588
% cobertura vegetal	-0,667	0,075
% cobertura herbácea	0,446	0,584
% cobertura arbustiva	-0,245	-0,666
% cobertura arbórea	-0,650	0,400
% hojarasca	-0,729	0,113

El primer componente principal (PC 1) estuvo correlacionado negativamente con la distancia a la cobertura rocosa más cercana, el porcentaje de cobertura vegetativa, el porcentaje de cobertura arbórea y con el porcentaje de cobertura por hojarasca presente en el punto donde fueron observados los individuos. De acuerdo a los resultados del ANOVA, los puntajes individuales de los factores (*factor scores*) difirieron entre especies para el primer componente principal ($F_{1,137} = 13,59$; $p < 0,05$) lo cual indica que las dos especies de *Ameiva* emplean microhábitats que se diferencian en las cuatro características estructurales relacionadas (Tabla 2).

El segundo componente principal (PC 2) estuvo correlacionado positivamente con la distancia a la cobertura vegetativa más cercana, el porcentaje de cobertura herbácea y negativamente con el porcentaje de cobertura arbustiva. Para el segundo componente principal, el ANOVA no determinó diferencias significativas entre especies, es decir, ambas especies de lagartijas presentarían algunas similitudes con respecto a las características de los microhábitats representadas por el segundo componente principal (Tabla 2).

De acuerdo a los gráficos de los puntajes de los factores (*factor scores*, Figura 12) por especie en el “ecoespacio” (espacio definido por las variables que conforman cada uno de los componentes principales), *Ameiva septemlineata* presenta una tendencia a ocupar áreas alejadas de zonas rocosas, con cobertura vegetativa, arbórea y de hojarasca con respecto al primer componente principal (Figura 12). Por otro lado, *A. edracantha* ocupa áreas cercanas a áreas rocosas (quebradas, principalmente) con escasa cobertura vegetativa, arbustiva, arbórea y de hojarasca con respecto al mismo componente principal (Figura 12). En relación al segundo componente principal, *A. septemlineata* ocupa áreas con cobertura vegetativa cercana, poca cobertura herbácea y abundante cobertura arbustiva mientras que *A. edracantha* ocupa áreas distantes a cobertura vegetativa, con regular cobertura herbácea y poca cobertura arbustiva (Figura 12). A pesar de la alta sobreposición del nicho espacial detectada, que indicaría el uso de categorías similares, el PCA sí indica diferencias a nivel estructural provocando diferencias en el uso de microhábitat a ese nivel.

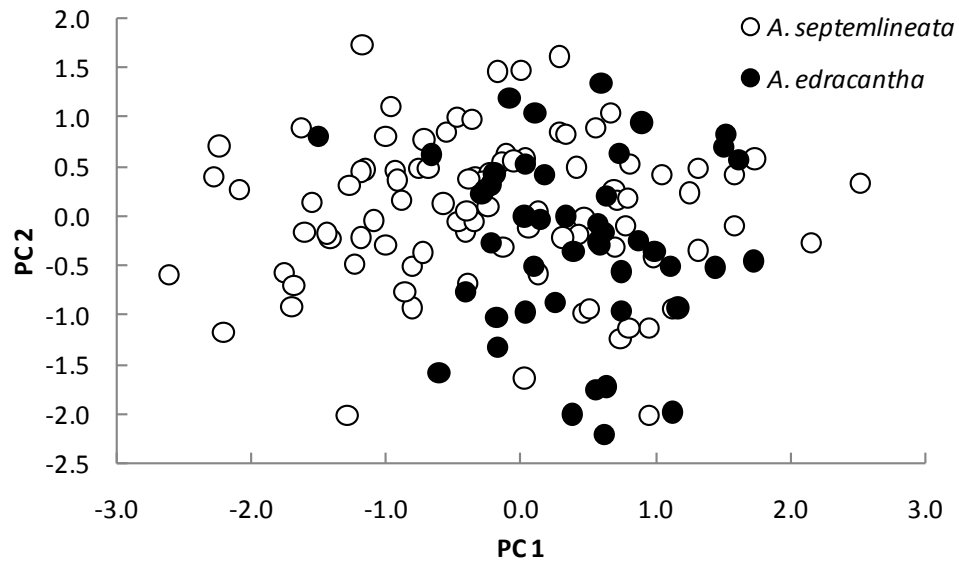


Figura 12. Puntajes de los factores (*factor scores*) para *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* en el “ecoespacio” definidos por los componentes principales 1 y 2 (PC 1 y PC 2) en el Parque Nacional Cerros de Amotape. Se observa que *A. edracantha* presenta mayormente una tendencia positiva mientras que *A. septemlineata* presenta una tendencia negativa en el “ecoespacio” con respecto al PC 1 mientras que para PC 2, la tendencia positiva es similar para ambas especies.

4.3 Dieta y Análisis Morfológico

Ameiva septemlineata y *A. edracantha* consumen una amplia variedad de presas, principalmente ártropodos y ocasionalmente, moluscos, siendo las presas más consumidas, tanto en número como en frecuencia, los órdenes Isoptera, Orthoptera, Aranae y larvas de insectos (Tabla 3 y 4), los cuales representan en conjunto el 86,2 % de la dieta total de ambas especies de lagartijas.

Ameiva septemlineata consume principalmente artrópodos pertenecientes a los órdenes Orthoptera, Aranae, Isoptera, Hymenoptera (Formicidae) y larvas de insectos (Tabla 3),

los cuales comprenden en conjunto el 86,4% de su dieta en términos numéricos. Las presas encontradas con mayor frecuencia fueron los Aranae y Orthoptera mientras que el índice de importancia indica que las presas más consumidas por esta especie son los Orthoptera, Aranae, Isoptera, Formicidae, Blattodea y larvas de insectos (Tabla 3). *Ameiva edracantha* consume principalmente artrópodos pertenecientes a los órdenes Aranae, Coleoptera, Isoptera, Orthoptera y larvas de insectos (Tabla 4) los cuales comprenden el 93,8% de su dieta en términos numéricos. Las presas encontradas con mayor frecuencia fueron los Aranae, Orthoptera y larvas de insectos mientras que el índice de importancia indica que las presas más consumidas por esta especie son los Isoptera, Aranae, Orthoptera, Coleoptera, Hymenoptera (Formicidae) y larvas de insectos (Tabla 4).

Tabla 3. Dieta de *Ameiva septemlineata* (n=40) en el Parque Nacional Cerros de Amotape. Para cada ítem se indica el número de individuos (N), frecuencia (F), porcentajes (%) e índice de importancia (IP). Los datos fueron ordenados de acuerdo al valor del IP.

<i>A. septemlineata</i>					
Ítemes alimenticios	N	%	F	F %	IP
Orthoptera	47.0	29.0	24.0	68.6	63.3
Aranae	32.0	19.8	13.0	37.1	38.3
Larvas	22.0	13.6	7.0	20.0	23.6
Isoptera	22.0	13.6	1.0	2.9	15.0
Hymenoptera (Formicidae)	17.0	10.5	1.0	2.9	11.9
Blattodea	5.0	3.1	5.0	14.3	10.2
Hemiptera	3.0	1.9	3.0	8.6	6.1
Opiliona	3.0	1.9	2.0	5.7	4.7
Phasmatodea	2.0	1.2	2.0	5.7	4.1
Phasmoptera	2.0	1.2	2.0	5.7	4.1
Mantodea	2.0	1.2	2.0	5.7	4.1
Lepidoptera	2.0	1.2	1.0	2.9	2.7
Coleoptera	1.0	0.6	1.0	2.9	2.0
Apidae	1.0	0.6	1.0	2.9	2.0
Mollusca	1.0	0.6	1.0	2.9	2.0

Tabla 4. Dieta de *Ameiva edracantha* (n=43) el Parque Nacional Cerros de Amotape. Para cada ítem se indica el número de individuos (N), frecuencia (F), porcentajes (%) e índice de importancia (IP). Los datos fueron ordenados de acuerdo al valor del IP.

Ítemes alimenticios	<i>Ameiva edracantha</i>				
	N	%	F	F %	IP
Isoptera	210.0	58.8	8.0	19.0	68.3
Larvas	75.0	21.0	28.0	66.7	54.3
Orthoptera	18.0	5.0	15.0	35.7	22.9
Aranae	21.0	5.9	13.0	31.0	21.4
Coleoptera	11.0	3.1	9.0	21.4	13.8
Hymenoptera (Formicidae)	7.0	2.0	7.0	16.7	10.3
Hemiptera	6.0	1.7	6.0	14.3	8.8
Blattodea	4.0	1.1	4.0	9.5	5.9
Phasmoptera	2.0	0.6	2.0	4.8	2.9
Apidae	1.0	0.3	1.0	2.4	1.5
Neuroptera	1.0	0.3	1.0	2.4	1.5
Scorpiones	1.0	0.3	1.0	2.4	1.5

La amplitud de nicho trófico (B_d) calculada para *Ameiva septemlineata* fue de 5,76 y para *A. edracantha* fue de 2,33 (Tabla 6). Cabe destacar que la primera especie consume una mayor variedad de presas que la segunda (15 vs. 12 categorías de ítemes alimenticios). Las proporciones de ítemes alimenticios consumidos por ambas especies son similares entre sí ($D_{max} = 0,10$; $p > 0,05$). Adicionalmente, la amplitud del nicho trófico considerando los datos individuales para cada especie de *Ameiva* fue en promedio de 2,32 para *A. septemlineata* y 2,03 para *A. edracantha*. Estos valores no presentaron diferencias significativas entre sí ($F_{1,74} = 0,4$; $p = 0,49$; $n = 76$), es decir, ambas especies estarían consumiendo pocos ítemes alimenticios, algunos de ellos con mayor frecuencia (ver Tabla 3 y 4). El índice de sobreposición del nicho trófico fue de 0,52 ($p_{obs \geq esp} = 0,08$) (Tabla 5). El 10% de individuos de *A. septemlineata* y el 4,6% de individuos de *A. edracantha* presentaron estómagos vacíos.

Ambas especies difieren en la longitud corporal y peso, siendo *Ameiva septemlineata* más grande ($F_{1,39} = 54,2$; $p < 0,001$; $n = 41$) y pesada que *A. edracantha* ($F_{1,39} = 50,5$; $p = 0,001$, $n = 41$) (Tabla 05). Así mismo, ambas especies presentaron diferencias con respecto al HC ($F_{1,40} = 17,5$; $p < 0,001$), AC ($F_{1,40} = 26,9$; $p < 0,001$) y LC ($F_{1,40} = 26,6$; $p < 0,001$) (Tabla 06). De acuerdo a estos valores, *A. septemlineata* posee una cabeza más grande, ancha y alta que *A. edracantha*. Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas entre las variables consideradas (AC, LC, HC, P) para ambas especies después de haber eliminado el efecto de LHC.

Tabla 05. Medidas morfológicas de *Ameiva edracantha* ($n=22$) y *A. septemlineata* ($n=20$) en el Parque Nacional Cerros de Amotape. Para cada variable se indica promedio (X), desviación estándar (DS), valores mínimos (mín.) y máximos (max). Las medidas lineales están expresadas en mm y peso en g.

	<i>Ameiva septemlineata</i>			<i>Ameiva edracantha</i>		
	X ± DS	mín.	max.	X ± DS	mín.	max.
Long. hocico-cloaca (LHC)	108,7 ± 17,38	77,9	147,4	75,8 ± 10,52	57,7	94,5
Alto de la cabeza (HC)	12,9 ± 2,98	8,7	17,4	9,4 ± 2,47	6,7	16,2
Ancho de la cabeza (AC)	16,4 ± 3,72	10,9	22,5	11,3 ± 2,52	6,4	16
Long. de la cabeza (LC)	28,5 ± 5,50	20,6	37,2	20,2 ± 5,02	7,7	29,7
Peso (P)	38,5 ± 16,93	14	68	11,2 ± 4,66	5,2	20,1

Tabla 06. Amplitud de nicho temporal, espacial y trófico de *Ameiva septemlineata* y *A. edracantha* e índice de sobreposición de nicho en el Parque Nacional Cerros de Amotape.

Especies	Amplitud de nicho ecológico		
	Temporal (Bt)	Espacial (Bs)	Trófico (Bd)
<i>Ameiva septemlineata</i>	4,63	2,49	5,76
<i>Ameiva edracantha</i>	5,52	3,39	2,33
Sobreposición de nicho (O_{jk})	0,88	0,81	0,52

5. DISCUSIÓN

5.1 Patrones de actividad y Ecología termal

Las dos especies de *Ameiva* presentan un patrón de actividad netamente diurno coincidente con las horas de mayor radiación solar, un patrón común para la familia Teiidae (Vitt y Colli, 1994, Vitt *et al.*, 2003). Este patrón de actividad está fuertemente relacionado con las altas temperaturas corporales exhibidas por especies del género *Ameiva* (Vitt y Colli, 1994, Vitt *et al.*, 1996, Vitt y Zani, 1996a, Sproston *et al.*, 1999) y con el tipo de forrajeo activo que exhibe tales especies pertenecientes a esta familia de lagartijas (Huey y Pianka, 1981, Garland *et al.*, 1991, Cooper, 1994). Debido a estas características comunes, *Ameiva septemlineata* y *A. edracantha* presentan una sobreposición del nicho temporal bastante alta. Las simulaciones de Monte Carlo muestran que la semejanza en el patrón de actividad observado entre *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* es real y no producto del azar, lo cual es congruente con el patrón de actividad diurno de la familia Teiidae (Vitt *et al.*, 2003), inclusive entre especies simpátricas (Vitt *et al.*, 2000). Por lo tanto, esta considerable semejanza entre estas dos especies serían producto principalmente de su cercanía filogenética (especies congénéricas), y también producto de la oferta termal disponible en su medio ambiente.

La similitud en las temperaturas corporales de *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* reflejaría la proximidad filogenética entre ellas: especies filogenéticamente más relacionadas presentan temperaturas corporales similares, aún cuando ocupen microhábitats con características termales distintas, a diferencia de especies no emparentadas (el punto de vista *estático*: Bogert, 1949; Hertz *et al.*, 1983, Van Damme, 1989, 1990). En el caso de las dos especies de *Ameiva* sujetas de estudio, a pesar que

A. edracantha ocupa microhábitats con temperaturas ambientales (T_a y T_s) mayores a aquellos ocupados por *A. septemlineata*, sus T_b no son estadísticamente diferentes. Por tanto, la similitud en las temperaturas corporales de ambas especies podría atribuirse a su proximidad filogenética.

Las temperaturas corporales promedio exhibidas por *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* son similares a las presentadas por otras especies pertenecientes al mismo género que ocupan diversos microhábitats en bosques tropicales, tales como *Ameiva ameiva* ($37,9 \pm 0,09$ °C; Vitt y Colli, 1994), *A. taeniura*, *A. leberi* y *A. chrysomela* ($37,2 \pm 0,4$ °C, $38,1 \pm 0,5$ °C, $36,6 \pm 0,4$ °C, respectivamente; Sproston *et al.*, 1999) y *A. festiva* ($35,6 \pm 0,5$ °C; Vitt y Zani, 1996). Sin embargo, la ligera diferencia observada en las temperaturas corporales de ambas especies en el Parque Nacional Cerros de Amotape podría estar relacionado con sus tamaños corporales y los ratios de ganancia y pérdida de calor asociados (Zug *et al.*, 2001).

Ameiva edracantha y *A. septemlineata* experimentan condiciones termales distintas, probablemente relacionadas con el uso de microhábitat. Sin embargo, exhiben temperaturas corporales similares entre sí, las cuales mantendrían a través de medios conductuales, independientemente de las temperaturas ambientales. Resultados similares fueron obtenidos por Vitt y Colli (1994) para diferentes poblaciones de *Ameiva ameiva* en diversos ecosistemas en Brasil (caatinga, cerrado, bosques tropicales amazónicas, savanas amazónicas) así como por Mesquita y Colli (2003) para diferentes poblaciones pertenecientes a cuatro especies de *Cnemidophorus* en Brasil.

Por otro lado, la baja relación entre la temperatura corporal y las temperaturas ambientales de *Ameiva septemlineata* podría estar relacionada con su alta movilidad

asociada al modo de forrajeo “widely foraging” que presenta (Jordán, observ. pers.), un patrón generalizado para la familia Teiidae (Cooper, 1994). Cuando los individuos de esta especie atraviesan diferentes microhábitats en búsqueda de alimentos se exponen a un mosaico termal heterogéneo tanto espacial como temporalmente, por lo que las temperaturas ambientales no afectarían directamente la temperatura corporal del individuo en un momento dado. También se ha reportado una baja relación entre las temperaturas corporales promedio y las temperaturas ambientales asociadas, particularmente con la temperatura del sustrato en otras especies de teiidos (Vitt y Colli, 1994, Vitt *et al.*, 1996, Vitt *et al.*, 2001, Mesquita y Colli, 2003 a, b) o ninguna (*Ameiva taeniura* y *A. chrysomela*, Sproston *et al.*, 1999).

De acuerdo a los resultados, el grado de exposición al sol de los microhábitats evaluados no afecta la temperatura corporal de *Ameiva septemlineata* ni de *A. edracantha*. Sin embargo, el valor de p obtenido para esta última especie ($p=0,056$) es muy cercano al valor de aceptación de la hipótesis alterna establecida para este estudio ($p < 0,05$), por lo cual podría considerarse como marginalmente significativo. Es decir, la temperatura corporal ligeramente superior de *A. edracantha* con respecto a *A. septemlineata* estaría relacionado con su mayor exposición al sol: esta especie seleccionaría parches soleados con mayor frecuencia para termorregular (entre otras actividades), lo cual no excluye otras estrategias (fisiológicas y/o conductuales) que le permitan alcanzar temperaturas corporales óptimas.

Por otro lado, la falta de relación entre el grado de exposición al sol y la temperatura corporal promedio de *Ameiva septemlineata* puede ser atribuido a la alta movilidad que presenta esta especie y al empleo de mecanismos conductuales compensatorios para mantener altas temperaturas corporales y sostener sus niveles de actividad (p.e.

alternando entre sitios sombreados y soleados, alterando su posición con respecto al sol, Huey y Slatkin, 1976). Resultados similares fueron reportados por Vitt *et al.*, (2000) para *Ameiva ameiva*, *Kentropyx pelviceps* y *K. altamazonica* así como para *Kentropyx calcarata* y *Mabuya nigropunctata* (Vitt *et al.*, 1997) en bosques tropicales brasileños.

5.2 Uso de Microhábitat

Los teiidos presentan una alta movilidad asociada al modo de forrajeo activo, característica propia de esta familia (Huey y Pianka, 1981, Cooper, 1994, Vitt *et al.*, 2000). Debido a ello, las dos especies de *Ameiva* atraviesan diferentes microhábitats en el bosque tropical en busca de presas que les son accesibles, al igual que otros teiidos en ecosistemas tropicales (Vitt *et al.*, 2000). Esta movilidad constante resulta en una alta similitud en el uso de microhábitat y un alto índice de sobreposición de microhábitats para ambas especies de *Ameiva*. Inclusive, la similitud observada sería una estructura real para estas dos especies simpátricas de lagartijas y no un patrón generado al azar.

Adicionalmente, las categorías de microhábitats considerados para este análisis son del tipo cualitativo, sin considerar la estructura de los mismos. Subjetivamente, estas categorías son las más abundantes dentro del hábitat evaluado en el área de estudio, lo que explicaría la alta similitud en el uso de microhábitats por ambas especies de *Ameiva*.

La tendencia a la diferenciación en términos estructurales de los microhábitats empleados por ambas especies de *Ameiva* ha sido observada anteriormente en otros teiidos. Por ejemplo, en la restinga de Abaeté, Brasil, Dias y Rocha (2007) reportaron que dos especies de *Cnemidophorus* (Teiidae) ocupan el mismo hábitat y microhábitat (restinga y hojarasca bajo arbustos, respectivamente). Sin embargo, se detectaron diferencias

relacionadas a la estructura del microhábitat: *Cnemidophorus ocellifer* ocupó microhábitats con un rango de altura de la vegetación entre 50-100 cm mientras que *C. abaetensis* fue registrada con mayor frecuencia bajo vegetación mayor a 150 cm.

Las diferencias estructurales en los microhábitats de ambas especies de *Ameiva* se relacionan con el grado de exposición al sol así como con su ecología termal, similar a los resultados presentados por Dias y Rocha (2007). Estas tendencias también podrían ser atribuidas a diferentes preferencias de microhábitat observadas en alopatria. Así, *Ameiva edracantha* ocupa principalmente ambientes secos, habiendo sido registrada en los bosques secos del norte del Perú (Carrillo e Icochea, 1995), matorrales secos (Lehr, 2002) y lomas (Aguilar *et al.*, 2007), mientras que *A. septemlineata* ha sido registrada mayormente en bosques húmedos y secos tropicales (Peters, 1964; Parker *et al.*, 1992; Torres-Carvajal, 2001). Este patrón ha sido descrito para saurios de otras familias en el Desierto costero peruano. Por ejemplo, Huey (1979) reportó que los patrones de uso de microhábitat en tres especies simpátricas de *Phyllodactylus* en el noroeste del Perú (Cerro Illescas, Piura) son similares a los patrones exhibidos por cada una de ellas en alopatria.

Vitt *et al.* (2000), reportan diferencias en el uso de microhábitat y tamaño cuando dos o más especies de teiidos están presentes en una comunidad de saurios. En el caso de *Ameiva septemlineata* y *A. edracantha*, la primera especie presenta una longitud corporal superior a la última especie (ver Dieta y Análisis Morfológico), por lo que se esperaría que haya una diferenciación en el uso de microhábitat. De acuerdo a los resultados del PCA, tal diferenciación se presenta con respecto a variables estructurales. Un análisis más detallado, que incluya el muestreo de localidades al sur y norte del sitio de estudio sería necesario para determinar si el uso de microhábitat registrado para las dos especies de

Ameiva es resultado de patrones definidos en alopatria o resultado de competencia (Dunham, 1980; Smith, 1981).

El canibalismo y la saurofagia son fenómenos frecuentes en diferentes especies de reptiles (Polis y Meyers, 1985; Mitchell, 1986). En el Perú, ha sido reportada para especies del género *Microlophus* en el desierto costero (Pérez, 2005a; Pérez y Balta, 2005a; Pérez y Balta, 2005b). Observaciones realizadas en campo, sugieren una ligera división espacial entre adultos y juveniles de *Ameiva septemlineata* (Jordán, obs. pers.) existiendo la probabilidad que *A. septemlineata* consuma adultos y juveniles de *Ameiva edracantha* o inclusive juveniles de su misma especie, influyendo en los patrones de distribución espacial de ambas especies en los bosques del Parque Nacional Cerros de Amotape.

5.3 Dieta y Análisis Morfológico

Las estrategias de forrajeo de los saurios son clasificadas entre dos extremos claramente diferenciados: forrajeo por emboscada y forrajeo activo (Huey y Pianka, 1981; Cooper, 1995). Las especies que presentan una estrategia de forrajeo por emboscada usualmente capturan presas móviles, desplazándose cortas distancias por movimiento y por unidad de tiempo, mientras que las especies que presentan una estrategia de forrajeo activo (por ejemplo, las especies de la familia Teiidae) se desplazan distancias considerables buscando activamente sus presas, usualmente sedentarias (Huey y Pianka, 1981; Cooper, 1995).

Al ser especies que presentan un modo de forrajeo activo, los teiidos consumen principalmente presas que son relativamente sedentarias o que se presentan agrupadas

(como las termitas y larvas de insectos), recorriendo distancias considerables buscando sus presas en el suelo, entre la hojarasca, debajo de árboles, en la carroña, etc. (Huey y Pianka, 1981; Pianka, 1986; Bergallo y Rocha, 1994). Al igual que en otros forrajeadores activos, en los teidos la detección e identificación de las presas está basado principalmente en el análisis de señales químicas a través del aparato vomeronasal (Cooper, 1990, 1994, 1995).

Las dietas de *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* son similares a las dietas consumidas por otros teidos en ambientes tropicales, como *Ameiva ameiva* (Vitt y Colli, 1994), *Ameiva festiva* (Vitt y Zani, 1996a), *Kentropyx altamazonica* (Vitt et al., 2001), *K. pelviceps* (Vitt et al., 1994), *Cnemidophorus ocellifer*, (Mesquita y Colli, 2003) y *Cnemidophorus littoralis* (Menezes et al., 2006). *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* fueron observadas buscando activamente sus presas entre la hojarasca, bajo troncos y otros microhábitats, detectándolas con la lengua. Este comportamiento ha sido registrado para esta familia (Cooper, 1995). *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* consumen una gran cantidad de termitas y larvas de insectos, presas “agrupadas” y sedentarias, respectivamente pero también consumen grillos y arañas, las cuales son presas usualmente móviles. Las predicciones de Huey y Pianka (1981) coinciden con los datos registrados para las dietas de *A. edracantha* y *A. septemlineata* (forrajeadores activos consumiendo presas sedentarias). Sin embargo, ambas especies de lagartijas consumen también una amplia variedad de presas “móviles”. Aparentemente, las dos especies de *Ameiva* consumirían estos tipos de presas debido a una mayor probabilidad de encuentro con las mismas, reportándoles una mayor ganancia energética.

Los valores de amplitud del nicho trófico de ambas especies indican que consumen una considerable diversidad de presas, similar a los valores exhibidos por otras especies de

Ameiva y teiidos en general (Vitt y Colli, 1994; Vitt *et al.*, 2000; Mesquita y Colli, 2003; Menezes *et al.*, 2006). La mayor diversidad de presas consumidas por *Ameiva septemlineata* podría estar relacionado con su mayor tamaño corporal, los microhábitats ocupados o con preferencias particulares sobre determinadas presas. Sin embargo, al considerar la amplitud del nicho trófico por individuo para ambas especies, los valores fueron bajos y similares entre sí comparados con el índice de amplitud del nicho trófico por especie. Tal resultado podría atribuirse a un sesgo muestral en el que muchos individuos de *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* consumen pocos ítemes (órdenes) en mayor frecuencia mientras que pocos individuos consumen una mayor diversidad de ítemes. En general, el valor intermedio del índice de sobreposición del nicho trófico estaría relacionado con diferencias en los tipos de presas consumidas por ambas especies de *Ameiva*.

El hallazgo de que *Ameiva septemlineata* consume principalmente grillos, arañas, larvas y termitas y que *A. edracantha* consume principalmente termitas, larvas y grillos es consistente con estudios previos en otros teiidos (Vitt y Colli, 1994; Vitt *et al.*, 1994; Vitt y Zani, 1996a; Vitt *et al.*, 2001; Mesquita y Colli, 2003; Menezes *et al.*, 2006). Al igual que en este caso, las termitas constituyen una de las presas más consumidas por las lagartijas del Cerrado brasileño (Colli *et al.*, 2006), particularmente de los teiidos (Vitt y Colli, 1994, Vitt y Zani, 1996, Sproston *et al.*, 1999, Vitt *et al.*, 2000, Mesquita y Colli, 2003, Menezes *et al.*, 2006). Debido a que las termitas naturalmente se les encuentra agrupadas en gran número y son presas pequeñas, muestran una alta representatividad numérica en los análisis de amplitud de nicho a pesar de tener una baja frecuencia de consumo comparada con otros tipos de presas, como en el caso de *A. edracantha* y *A. septemlineata*. Por tanto, su contribución, a pesar de su relativamente baja frecuencia de consumo, tiene un impacto significativo en la dieta para estas especies.

En el bosque seco, *Ameiva edracantha* presenta una amplitud del nicho trófico mayor que el reportado para el bosque tropical (Jordán, en revisión) consumiendo principalmente larvas de insectos (45,6% de su dieta), siendo un ítem importante tanto en términos numéricos, frecuencia como por su índice de importancia. Tal tendencia fue observada en este estudio. Así mismo, presenta un porcentaje y frecuencia considerable de consumo de grillos, arañas y escarabajos, similar a su dieta en el área de estudio. Estos resultados sugieren dos posibles escenarios: 1) esta especie estaría seleccionando este tipo de presas, un patrón exhibido tanto en alopatria como en simpatria, 2) estos tipos de presas son particularmente abundantes en ambos hábitats. Tales escenarios convendrían ser analizados con mayor detalle posteriormente.

Huey *et al.* (2001) señalan que las lagartijas usualmente presentan un balance energético positivo, es decir, tienen presas en sus estómagos. Los teídos, en particular, presentan una tasa baja de estómagos vacíos lo cual está relacionado con su modo de forrajeo activo; al tener una alta demanda energética diaria, encontrarían a sus presas con rapidez al buscarlas activamente. Ambas especies de *Ameiva* presentaron un porcentaje bajo de estómagos vacíos, concordante con las predicciones de Huey *et al.* (2001).

En muchas especies de lagartijas, las dimensiones de la cabeza y el tamaño corporal se relacionan significativamente con las dimensiones y/o volumen de las presas ingeridas (Schoener, 1967; Vitt *et al.*, 1996; Vitt y Zani, 1998 a,b; Vitt *et al.*, 2000); es decir, a mayor tamaño del individuo, mayor el tamaño de la presa consumida.

Los teídos presentan una morfología conservativa entre sus especies: cuerpos elongados, cabezas cónicas y colas largas (Vitt *et al.*, 2000); tal similitud puede estar

relacionado a las restricciones impuestas por su modo de forrajeo (Vitt y Congdon, 1971; Huey y Pianka, 1981). Algunos estudios sobre comunidades de lagartijas que involucran teiidos han determinado que donde hay más de una especie de teiido presente, se observan diferencias en cuanto al tamaño corporal más no en su morfología general (Vitt y Zani, 1996; Sproston, *et al.*, 1999; Vitt *et al.*, 2000). Al analizar la morfología de quince especies de teiidos tropicales, incluidas *A. ameiva*, *K. pelviceps* y *K. altamazonica*, Vitt *et al.* (2000) encontraron una baja variación morfológica entre ellas, lo que indica una forma corporal conservativa que probablemente reflejaría restricciones en la evolución morfológica de estas lagartijas asociadas a su modo de forrajeo (Vitt *et al.*, 2000, Vitt y Zani, 1996b).

En el caso del Parque Nacional Cerros de Amotape, donde cohabitan dos especies de *Ameiva*, una especie, *A. septemlineata*, presenta un tamaño significativamente mayor que la otra especie, *A. edracantha*, por lo que presumiblemente, la primera especie tendería a consumir presas de mayor tamaño. Sin embargo, ambas especies no presentan diferencias en cuanto a las dimensiones absolutas de sus cabezas pero si en su longitud corporal, similar a lo reportado en otros estudios que involucran especies de *Ameiva* (Sproston *et al.*, 1999; Vitt *et al.*, 2000; Vitt *et al.*, 2003). Vitt *et al.* (1994) y Vitt *et al.* (2000) evidencian una relación significativa positiva entre el tamaño de la lagartija y la longitud y volumen de sus presas, lo cual ha sido señalado como estrategia de repartición de recursos en comunidades donde están presentes especies del género *Ameiva* u otros teiidos.

En el bosque seco de Tumbes, se registró una falta de relación entre el tamaño corporal y dimensiones de la cabeza con respecto a la longitud y volumen de las presas consumidas por *Ameiva edracantha* (Jordán, en revisión). Inclusive, el volumen de las presas presentaron una desviación estándar y rango bastante elevados ($99,08 \pm 120,90$ mm,

0,52-395,84 mm) por lo que no se apreció una tendencia hacia el consumo de una o algunas categorías de tamaño de presas. Aparentemente, esta especie (y probablemente también *A. septemlineata*) selecciona a sus presas en base a parámetros no considerados en este estudio y no con respecto a su longitud y/o volumen. Es necesario contar con mayores datos sobre longitud y volumen de las presas consumidas por ambas especies de lagartija en esta área de estudio para dilucidar si existe un patrón de repartición basado en tales parámetros físicos. Así mismo, sería interesante contar con datos morfométricos de ambas especies en áreas de distribución alopátrida para determinar la ocurrencia de desplazamiento de caracteres donde son simpátricas en el Parque Nacional Cerros de Amotape, tal como ha sido reportado para otras especies de teiidos, como el género *Cnemidophorus* (Case, 1983, Radtkey *et al.*, 1997).

5. 4. Repartición de recursos como estrategia de coexistencia

La competencia entre dos o más especies ha sido considerada como un factor clave para la estructuración de una comunidad (MacArthur y Levins, 1964; Schoener, 1968,1974, 1982, 1986; Chase *et al.*, 2002), particularmente en especies muy similares (Dunham, 1980; Smith, 1981; Case, 1983). Sin embargo, factores como caracteres fisiológicos, morfológicos y/o conductuales (Dunham, 1983; Leal *et al.*, 1998; Losos, 2000); depredadores, parásitos compartidos (Leal *et al.*, 1998); características definidas en alopatría (Huey y Pianka, 1977; Huey, 1979) y la contribución de factores históricos (Vitt y Congdon, 1978; Pianka, 1986; Losos, 1994; Vitt *et al.*, 1999; Pérez, 2005a) podrían jugar un rol importante en la diferenciación ecológica de las especies de saurios, relacionada con la repartición de recursos y la estructura de una comunidad (Dunham, 1983; Toft, 1985; Vitt y Zani, 1998); factores que, probablemente, estén involucrados en la repartición de recursos de ambas especies de *Ameiva* en el Parque Nacional Cerros de Amotape.

El modo de forrajeo de los teiidos, incluidas *Ameiva septemlineata* y *A. edracantha* supone restricciones y ventajas reflejadas en la dieta, patrones de actividad, ecología termal, morfología, fisiología, entre otras (Vitt *et al.*, 2000, 2003). Este factor histórico, fuertemente enraizado en el grupo de los teiidos (Cooper, 1994; Vitt *et al.*, 2000, 2003), estaría provocando similitudes en el uso de recursos por ambas especies de *Ameiva* en el Parque Nacional Cerros de Amotape. Los datos obtenidos en esta investigación muestran que *Ameiva edracantha* y *Ameiva septemlineata* presentan una alta sobreposición en cuanto al uso de recursos en los nichos temporal y espacial, con el valor de sobreposición más bajo en el nicho trófico.

Diferencias en los nichos temporales conllevarían a diferencias en las presas consumidas por predadores simpátridos al exponerse a conjuntos diferentes de presas, sin embargo, este patrón no necesariamente se cumple en todos los casos (Huey y Pianka, 1983). Pérez (2005a) determinó que en las lomas con árboles de la Reserva Nacional de Lachay, *Microlophus tigris* (una especie de tropidúrido diurno) y *Phyllodactylus lepidopygus* (un gecónido nocturno) consumen con mayor frecuencia isópodos, a pesar de una nula sobreposición en el nicho temporal. Por otro lado, Rouag *et al.* (2007) reportaron diferencias en los patrones de actividad de dos especies diurnas de lacértidos, *Psammmodromus algirus* y *Acanthodactylus erythrurus*, pero que presentan dietas similares basadas en artrópodos.

Por un lado, las presas podrían presentar un patrón de actividad más amplio que el de los predadores. Por otro lado, el modo de forrajeo de los teiidos, que involucra la detección de presas potenciales a través de señales químicas, provoca una mayor frecuencia de encuentros con presas escondidas e inactivas, sin descartar aquellas activas durante el

forrajeo (Huey y Pianka, 1981). Además, ambas especies son activas a las mismas horas, por lo que se verían expuestas al mismo conjunto de presas que ofrece el hábitat. Por lo tanto, el nicho temporal no parece ser un aspecto relevante como estrategia de repartición de recursos para estas dos especies de *Ameiva* ni para otros teiidos (Vitt *et al.*, 2000) aunque se presenten ligeras diferencias (Dias y Rocha, 2007).

Con respecto a los microhábitats, algunos estudios han reportado su uso diferencial entre las especies de teiidos (Vitt *et al.*, 2000, Dias y Rocha, 2007), mientras que otros reportan una similitud alta (Vitt y Carvalho, 1995). *Ameiva edracantha* y *A.septemlineata* presentan una similitud considerable con respecto a las categorías de microhábitats usados en la zona de estudio. Sin embargo, a pesar de esta alta similitud, se presentaron diferencias estructurales en los mismos. En particular, las diferencias estructurales presentes son consistentes con el uso de microhábitat que *A. edracantha* exhibe en alopatría (Jordán, en revisión). Además, el análisis de Monte Carlo indica que el patrón de uso de microhábitat es una estructura real y no causada por el azar. Por tanto, estas diferencias podrían estar funcionando como mecanismo de coexistencia para ambas especies de *Ameiva*. Adicionalmente, las ligeras diferencias en las temperaturas corporales de ambas especies de *Ameiva* reflejan características diferenciales en la estructura de sus microhábitats y por tanto, estarían más relacionadas con su grado de exposición que a sus patrones de actividad, resultado similar al reportado por Vitt *et al.* (2000) para tres especies de teiidos en Brasil.

Las similitudes en la dieta de *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* estarían relacionadas a similitudes en el uso de microhábitats y a su modo de forrajeo asociadas a su filogenia como ha sido reportado en otros teiidos (Cooper, 1994, Vitt *et al.*, 2000). En un análisis sobre la repartición de recursos en tres especies de teiidos (*Ameiva ameiva*, *Kentropyx pelviceps* y *K.*

altamazonica), Vitt *et al.* (2000) hallaron que, a pesar que estas tres especies ocupan microhábitats distintos, las dos especies de *Kentropyx* presentan una mayor similaridad con respecto a la dieta comparadas con *A. ameiva*. Estas diferencias podrían atribuirse a las diferencias en tamaño que presentan las tres especies, reflejando la relación entre el tamaño del predador y el de la presa como también a características fijadas por un ancestro común.

Aparentemente, *Ameiva edracantha* presentaría una tendencia a consumir con mayor frecuencia larvas, las cuales constituyen uno de los ítemes más importantes para este saurio. En el bosque seco, esta especie consume principalmente larvas, tanto numéricamente como en frecuencia (Jordán, en revisión). Dos escenarios posibles podrían explicar estos resultados: a) esta especie presenta una mayor predilección por esta clase de presa (larvas) ya que les reportarían una mayor ganancia energética; b) este tipo de presa sea la más abundante en ambos ecosistemas, por lo que la dieta de esta especie simplemente estaría reflejando la abundancia de esta presa en particular en ambos tipos de hábitats.

En el primer escenario, la selección por un tipo(s) particular(es) de presas (órdenes o tamaños) por *Ameiva edracantha*, aparentemente un patrón adquirido en alopatría, provocaría la repartición de recursos a través de una estrategia de complementariedad de nichos, similar a los resultados presentados por Huey (1979) para geckos del género *Phyllodactylus* en el desierto de Sechura o por Pérez (2005a) para *Microlophus tigris* y *Phyllodactylus lepidopygus* en las lomas con árboles de la Reserva Nacional de Lachay.

En el caso del segundo escenario donde la abundancia de presas sería mayor a la demanda de las mismas, ambas especies de *Ameiva* estarían consumiendo una dieta medianamente similar, con un índice de sobreposición medio debido a la abundancia de

presas en el hábitat. El análisis de Monte Carlo apoya esta hipótesis, ya que de acuerdo a ello, el índice de sobreposición para ambas especies indicaría que su similitud (o diferencia) podría ser resultado del azar y no necesariamente un patrón de consumo establecido. Es decir, aquellas presas más abundantes serán consumidas con mayor frecuencia por ambas especies de *Ameiva* debido al incremento de las tasas de encuentro entre el predador y la presa.

Otros estudios sobre comunidades de lagartijas, que incluyen a especies del género *Ameiva* u otros teidos (Sproston *et al.*, 1999, Vitt *et al.*, 1994, Vitt *et al.*, 2000), demuestran que especies del género *Ameiva* u otros teidos dividen los recursos alimenticios por categorías de tamaño. Es probable que, debido a la abundancia de presas en el medio, *Ameiva edracantha* no estaría seleccionando a sus presas en base a sus dimensiones en el bosque seco, lo cual también podría ocurrir en el área de estudio para ambas especies de *Ameiva*.

Adicionalmente, las fluctuaciones en la abundancia de las presas a nivel local podrían contribuir a diferencias o similitudes en la composición de las dietas de dos especies simpátricas en un ambiente estacional (Núñez *et al.*, 1989). En el caso del bosque tropical, se presentan dos temporadas, una húmeda de Diciembre a Marzo, con fuertes lluvias y otra seca, de Abril a Noviembre, sin embargo, tal patrón es afectado ante la ocurrencia del fenómeno de El Niño, el cual tiene un fuerte impacto sobre las comunidades terrestres de plantas y animales (Holmgren *et al.*, 2001, 2006). Diferencias estacionales (y espacio-temporales) podrían provocar diferencias en los patrones de uso de las diferentes dimensiones del nicho ecológico de *Ameiva edracantha* y *A.septemlineata*, tal como ha sido sugerido para otros organismos (Schoener, 1986, Jacksic y Marone, 2007) y saurios en particular (Dunham, 1980, 1983, Smith, 1981).

En el Parque Nacional Cerros de Amotape habitan *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata*, las cuales presentan similitudes en sus patrones de actividad, ecología termal, uso de microhábitat y dieta, reflejando la historia evolutiva común que presenta la familia Teiidae. Ambas especies presentan una alta sobreposición en los nichos espacial y temporal y una sobreposición media en el nicho trófico. Este último resultado puede ser atribuido a una alta abundancia de presas en una escala local u otros factores distintos a la competencia, permitiendo la coexistencia de ambas especies en este ecosistema. Sin embargo, las diferencias estructurales identificadas en la composición de los microhábitats empleados por ambas especies de *Ameiva*, podrían intervenir de manera sustancial en las diferencias observadas en el nicho trófico y ligeramente en los patrones de actividad y sus temperaturas corporales, contribuyendo a la repartición de recursos entre *Ameiva edracantha* y *A. septemlineata* en el Parque Nacional Cerros de Amotape.

6. CONCLUSIONES

- *Ameiva edracantha* y *Ameiva septemlineata* presentaron similitudes en sus características ecológicas relacionadas con su historia evolutiva al ser especies congénéricas y simpátricas en la localidad de estudio dentro del Parque Nacional Cerros de Amotape.
- *Ameiva septemlineata* y *Ameiva edracantha* exhiben similaridades con respecto a su nicho temporal y espacial. Sin embargo, un análisis detallado del nicho espacial indica diferencias atribuidas a variables estructurales en la composición de los microhábitats ocupados por ambas especies.
- Ambas especies de *Ameiva* no presentan diferencias significativas en sus temperaturas corporales, pero sí en las temperaturas del sustrato y del aire asociadas. Tales similitudes estarían asociadas a características propias de la familia Teiidae, como su modo de forrajeo, mientras que las diferencias en las temperaturas del sustrato y del aire podrían ser atribuidas a las diferencias estructurales de los microhábitats ocupados.
- En el nicho trófico, se observan similitudes con respecto a la diversidad de presas consumidas y amplitud de nicho individual en

ambas especies de *Ameiva*, así como un valor intermedio en el índice de sobreposición.

- El análisis de Monte Carlo sobre los datos de dieta indican que no hay una estructura real entre ambas especies de *Ameiva*, por lo que el valor intermedio del índice de sobreposición podría estar asociado a una alta abundancia de presas en una escala local en el área de estudio.
- Las diferencias estructurales en los microhábitats usados por *Ameiva edracantha* y *Ameiva septemlineata* podrían actuar como estrategia de repartición de recursos entre ambas especies de saurios en el Parque Nacional Cerros de Amotape.

7. RECOMENDACIONES

- Se sugiere realizar análisis más detallados que permitan identificar con mayor precisión otras variables (p.e. morfometría de las presas, contenido energético de presas, adaptaciones alopátridas, desplazamiento de caracteres, etc.) que intervengan en la repartición de recursos entre ambas especies de *Ameiva* en el Parque Nacional Cerros de Amotape.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUILAR, C. M. LUNDBERG, K. SIU-TING y M.E. JIMÉNEZ. Nuevos registros para la herpetofauna del Departamento de Lima, descripción del renacuajo de *Telmatobius rimac* Schmidt, 1954 (Anura: Ceratophrydae) y una clave de los anfibios. *Revista Peruana de Biología*. 2007, vol. 14, n° 2, p. 209-216

AGUIRRE, Z., R. LINARES-PALOMINO y L. KVIST. Especies leñosas y formaciones vegetales en los bosques estacionalmente secos de Ecuador y Perú. *Amaldoa*. 2006, vol 13, n° 2, 2006, p.324-350

BERGALLO, H. G. y C. F D. ROCHA. Activity patterns and body temperatures of two sympatric lizards with different foraging tactics in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*. 1993, vol. 14, p.312–315

BERGALLO, H. G. y C. F D. ROCHA. Spatial and trophic niche differentiation in two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* y *Cnemidophorus ocellifer*) with different foraging tactics. *Australian Journal of Ecology*. 1994, vol. 19, p.72–75.

CARRILLO, N. y J. ICOCHEA. Lista taxonómica preliminar de los reptiles vivientes del Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, UNMSM (A)*. 1995. vol. 49, p. 1-27

CASE, T. Sympatry and size similarity in *Cnemidophorus*. In: R.B. Huey, E.R. Pianka y T.W. Schoener (Eds.). *Lizard Ecology, Studies of a model organism*. USA. Harvard University Press, 1983, p. 297-325

CATENNAZZI, A. y M. DONNELLY. Distribution of geckos in northern Peru: Long-term effect of strong ENSO events? *Journal of Arid Environments*. 2007, vol. 71, p. 327-332

CATENNAZZI, A., J. CARRILLO y M.A. DONNELLY. Seasonal and geographic eurythermy in a coastal Peruvian lizard. *Copeia*, 2005, vol. 4, p. 713-723

CHASE, J., P. ABRAMS, J. GROVER, S. DIEHL, P. CHEESON, R. HOLT, S. RICHARDS, R. NISBET y T. CASE. The interaction between predation y competition: a review y synthesis. *Ecology Letters*. 2002, vol.5, p. 302-315

COLLI, G., R. CONSTANTINO y G. COSTA. Lizards and termites revisited. *Austral Ecology*. 2006, vol. 31, p. 417-424

COOPER Jr., W.E. Prey chemical discrimination, foraging mode and phylogeny. In: L.J. VITT and E.R. PIANKA (eds.). *Lizard Ecology: historical and experimental perspectives*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ. 1994, p. 1-16.

DUNHAM, A. An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Ecological monographs*. 1980, vol. 50, n° 3, p. 309-330

DUNHAM, A. Realized niche overlap, resource abundance, and intensity of interspecific competition. In: R.B. Huey, E.R. Pianka and T.W. Schoener (Eds.). *Lizard Ecology, Studies of a model organism*. USA. Harvard University Press, 1983, p. 261-280

GARCÍA-VILLACORTA, R. 2009. Diversidad, composición y estructura de un hábitat altamente amenazado: los bosques estacionalmente secos de Tarapoto, Perú. Revista Peruana de Biología. 2009. vol. 16, n° 1, p.81-92

GOTELLI, N.J. y G.L. ENTSMINGER. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. and Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. 2004. Disponible en: <http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>.

HERREL, A., J. MEYERS y B. VANHOOYDONCK. Correlations between habitat use and body shape in a phrynosomatid lizard (*Urosaurus ornatus*): a population-level analysis. Biological Journal of the Linnaean Society. 2001, vol. 74, p. 305-314

HILLMAN, P. Habitat specificity in three sympatric species of *Ameiva* (Reptilia: Teiidae). Ecology. 1969, vol. 50, n° 3, p.476-481

HOFER, U., L.F. BERSIER YD. BORCARD. Relating niche and spatial overlap at the community level. OIKOS. 2004, vol. 106, p.366-376

HOLDRIDGE, L.R. Life Zone Ecology. Tropical Science Center. San José, Costa Rica.

HOLMGREN, M., SCHEFFER, M., EZCURRA, E., GUTIERREZ, J.R., MOHREN, G.M.J. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. Trends in Ecology and Evolution. 2001, vol. 16, p. 89–94.

HOLMGREN, M., STAPP, P., DICKMAN, C.R., GRACIA, C., GRAHAM, S., GUTIÉRREZ, J.R., HICE, C., JAKSIC, F., KELT, D.A., LETNIC, M., LIMA, M., LÓPEZ, B.C., MESERVE, P.L., MILSTEAD, W.B., POLIS, G.A., PREVITALI, M.A., RICHTER, M., SABATÉ, S. Y

SQUEO, F.A. Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2006, vol. 4, p. 87–95.

HOWER, L. y S. BLAIR HEDGES. Molecular Phylogeny and Biogeography of West Indian Teiid lizards of the Genus *Ameiva*. *Caribbean Journal of Science*. 2003, vol. 39, n° 3, p. 298-306

HUEY, R.B. y E.R. PIANKA. Lizard thermal biology: Do genders differ? *The American Naturalist*. 2007, vol. 170, n° 3, p. 473-478

HUEY, R.B. y E.R. PIANKA. Temporal separation activity and interspecific dietary overlap. In: R.B. Huey, E.R. Pianka and T.W. Schoener (Eds). *Lizard Ecology, Studies of a model organism*. Harvard University Press, USA. 1983, p. 281-296

HUEY, R. y E.R. PIANKA. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*. 1981, vol. 62, n°4, p. 991-999

HUEY, R.B. Parapatry and niche complementary of Peruvian desert geckos (*Phyllodactylus*): the ambiguous role of competition. *Oecologia*. 1979, vol. 38, p. 249-259

HUEY, R.B. y E.R. PIANKA. Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae: *Mabuya*). *Ecology*. 1977, vol. 58, n° 1, p. 119-128

HUEY, R. B. y M. SLATKIN. Cost and Benefits of Lizard Thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 1976. vol. 51, n° 3, p. 363-384

HUTCHINSON, G.E. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. Vol. 22, p. 415-442.

INSTITUTO NACIONAL DE RECURSOS NATURALES (INRENA). Estrategia de Conservación y Desarrollo Sostenible de la Reserva de Biosfera del Noroeste 2001-2010. Lima-Perú, 2001, p. 1-55.

JACKSIC, F. y L. MARONE. Ecología de comunidades. Segunda edición ampliada. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago de Chile, Chile. 2007. 336 pp.

JANZEN, D.H. 1988. Tropical dry forest. The most endangered major tropical ecosystem,. In E O Wilson (ed) Biodiversity. National Academy Press, Washington DC, p.130-137

JORDÁN, J.C. Dieta de *Phyllodactylus reiisi* en la Zona Reservada de Tumbes. Revista Peruana de Biología. 2006, vol. 13, n°1, p. 121-23

JORDÁN, J.C. Diet of *Ameiva edracantha* Bocourt 1874 (Sauria: Teiidae) in the Dry Forest of Cerros de Amotape National Park, Tumbes, Peru. Revista Peruana de Biología. En revisión.

LEAL, M., J. RODRÍGUEZ-ROBLES y J. LOSOS. An experimental study of interspecific interactions between two Puerto Rican *Anolis*. Oecologia. 1998, vol. 117, p. 273-278

LEAL-PINEDO, J. y R. LINARES-PALOMINO. Los bosques secos de la Reserva de Biosfera del Noroeste (Perú): Diversidad arbórea y estado de conservación. Caldasia. 2005. Vol. 27, n° 2, p.195-211.

LEHR, E. Amphibien und reptilien in Peru. Natur und Tier Verlag. Münster, Deutschland. 2002, p. 236

LINARES-PALOMINO, R. Phytogeography and floristics of seasonally dry forests in Peru. In: R.T Pennington, G.P. Lewis & J.A. Ratter (Eds.), Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography and Conservation. CRC, Boca Raton, FL. 2006. p. 257-279.

LOSOS, J. Ecological character displacement and the study of adaptation. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2000, vol. 97, p. 5693-5695

LOSOS, J. Historical contingency and lizard community ecology. In: L.J. Vitt and E.R. Pianka (Eds.). Lizard Ecology, Historical and Experimental Perspectives. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 1994. p. 319-333

MACARTHUR, R. y R. LEVINS. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. Proceedings of the National Academy of Sciences. 1964, vol. 51, p. 1207-1210.

MARCELO-PEÑA, J.L., REYNEL-RODRIGUEZ, C., ZEVALLOS-POLLITO, P., F. BULNES-SORIANO y A. PÉREZ-OJEDA DEL ARCO. Diversidad, composición florística y endemismos en los bosques estacionalmente secos alterados del distrito de Jaén, Perú. Ecología Aplicada. 2007, vol.6, n° 1-2, p.9-22.

MATLEUCI, S.D. y A. COLMA.. Metodología para el estudio de la vegetación, Serie de Biología. Monografía 22. Organización de los Estados Americanos, Washington, USA. 1982. p. 44 - 47

MEDEL, R., P. MARQUET y F. JACKSIC. Microhabitat shifts of lizard under different contexts of sympatry: a case study with South American *Liolaemus*. *Oecologia*. 1988, vol. 76, p.567-569

MENEZES, VA., AMARAL, VC., SLUYS, MV. Y ROCHA CFD. Diet and foraging of the endemic lizard *Cnemidophorus littoralis* (Squamata, Teiidae) in the restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ. *Brazilian Journal of Biology*. 2006, vol. 66, n° 3, p. 803-807.

MITCHELL, J.C. Cannibalism in reptiles: A worldwide review. *SSAR Herpetological Circular*, 1986, vol. 15, p. 1-37

MITTERMEIER, R.A., P. ROBLES GIL, M. HOFFMAN, J. PILGRIM, T. BROOKS, C. GOETTSCHE MITTERMEIER, J. LAMOREUX y G.A.B. DA FONSECA. Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most threatened terrestrial ecoregions, Conservation International, Washington. Cemex Books on Nature, N° 2. 2005

MILES, L.A.C., R.S. NEWTON, C. DEFRIES, I. RAVILIOUS, S. MAY, V. BLYTH, KAPOS y J.E. GORDON. A global overview of the conservation status of tropical dry forest. *Journal of Biogeography*. 2006, vol. 33, p.491-505

MURPHY y LUGO. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1986, vol 17, p.67-88.

PACHECO V., R. CADENILLAS, S. VELAZCO, E. SALAS y U. FAJARDO. Noteworthy bat records from the Pacific Tropical rainforest region and adjacent dry forest in northwestern Peru. *Acta Chiropterologica*. 2007, vol. 9, nº2, p. 409-422.

PARKER, T.A., III, and J.L. CARR (Eds). Status of forest remnants in the Cordillera de la Costa and adjacent areas of southwestern Ecuador. Conservation International, RAP Working Papers 2. 1992. p. 172

PÉFAUR, J. y E. LÓPEZ-TEJEDA. Ecological notes on the lizard *Tropidurus peruvianus* in southern Peru. *Journal of Arid Environments*. 1983, vol. 6, p. 155-160.

PÉREZ., J., K. BALTA, R. RAMÍREZ y D. SUSANÍBAR. *Succinea peruviana* (Gastropoda) en la dieta de la lagartija de las Lomas *Microlophus tigris* (Sauria) en la Reserva Nacional de Lachay, Lima, Perú. *Revista Peruana de Biología*. 2008, vol.15, nº 1, p. 109-110

PÉREZ, J. Ecologia de duas espécies de lagartos simpátricos em uma formação vegetal de lomas no deserto costeiro peruano central. Orientador: Carlos Frederico Duarte da Rocha. Dissertação apresentada para obtenção do grau de Mestre em Biologia (Ecologia). Universidade do estado do Rio de Janeiro, Ríó de Janeiro, Brasil. 2005a

PÉREZ , J. *Microlophus peruvianus*. Cannibalism. *Herpetological Review*, 2005b, vol. 36, nº 1, p. 63

PÉREZ Z., J. y K. BALTA. *Microlophus theresiae*. Saurophagy. *Herpetological Review*. 2005a, vol. 36, nº 1, p. 63.

PÉREZ Z., J. y K. BALTA. *Microlophus quadrivittatus*. Cannibalism. Herpetological Review. 2005b, vol. 36, n° 2, p. 180.

PÉREZ Z., J. y K. BALTA. Ecología de la comunidad de saurios diurnos de la Reserva Nacional de Paracas. Revista Peruana de Biología. 2007, vol. 13, n° 3, p. 169-176

PÉREZ J. y J. JHANCKE. Saurios como consumidores de ectoparásitos de aves guaneras. Boletín del Instituto del Mar de Perú. 1998, p. 81-86.

PETERS, J. A. The lizard genus *Ameiva* in Ecuador. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences. 1964, vol. 63, n° 3, p. 113-127

PIANKA, E.R. The many dimensions of a lizard's ecological niche. In: E.D. Valakos, W. Böhme, V. Pérez-Mellado and P. Maragou. (Eds.). Lacertids of the Mediterranean region, A biological approach. Hellenic Zoological Society, Athens, Bonn, Alicante. 1993. p. 121-154

PIANKA, E.R. Ecology and Natural history of desert lizards. Princeton University Press. New Jersey, USA. 1986. p. 208

PIANKA, E.R. Niche overlap and diffuse competition. Proceedings of National Academy of Sciences USA. 1974, vol.71, n° 5, p. 2141-2145

PIANKA, E. The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics. 1973, vol. 4, p. 53-74

POLIS, G. y C.A. MEYERS. A survey of intraspecific predation among reptiles and amphibians. Journal of Herpetology. 1985, vol. 19, n° 1, p. 99-107

PONCE, F. C. Referencia de Algunas Nuevas Iniciativas de Reservas Biosferas en América Latina, con Especial Énfasis en Reservas Transfronterizas (Transboundary Biosphere Reserves). En: Lily O. Rodríguez, (Ed.). Memorias del Symposium Internacional sobre "El Manu y otras experiencias de investigación y manejo en bosques neotropicales". UNESCO, APECO, INRENA. 2001, p. 251-264

PONTE, M. Inventario y análisis florístico de la estructura del bosque. En: W. H. Wust (Ed.). La Zona Reservada de Tumbes: Biodiversidad y Diagnóstico Socioeconómico. The John D. and Catherine C. MacArthur Foundation, PROFONANPE, INRENA. 1998, p.45-65

POWELL, R. J.S. PARMELEE, M.A. RICE y D.D. SMITH. Ecological observations on *Hemidactylus brooki haitianus* Meerwath (Sauria: Gekkonidae) from Hispaniola. 1990, Caribbean Journal of Sciences, vol. 26, p. 67-70

QUISPITÚPAC, E. y J. PÉREZ. Dieta de la lagartija de las playas *Microlophus peruvianus* (Reptilia: Tropicuridae) en la playa Santo Domingo, Ica, Perú. Revista Peruana de Biología. 2009, vol. 15, n° 2, p. 129-130

RADTKEY, R., S. FALLON y T. CASE. Character displacement in some *Cnemidophorus* lizards revisited: A phylogenetic analysis. Proceedings of the National Academy of Sciences. 1997, vol. 94, p. 9740-9745

ROUAG, R., H. DJILALI, H. GUERAICHE y L. LUISELLI. Resource partitioning patterns between two sympatric lizard species from Algeria. Journal of Arid Environments. 2007, vol. 69, p. 158-168

SARTORIUS, S.S., L.J. VITT y G. COLLI. Use of naturally and anthropogenically disturbed habitats in Amazonian rainforest by the teiid lizard *Ameiva ameiva*. *Biological Conservation*. 1999, vol. 90, p. 91-101.

SCHLAEPFER, M. y T. GAVIN. Edge effects on lizards and frogs in tropical forest fragments. *Conservation Biology*. 2001, vol. 15, n° 4, p. 1079-1090

SCHOENER, T.W. The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science*. 1967, vol. 155, p.474-477

SCHOENER, T.W. The *Anolis* lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*. 1968, vol. 49, n° 4, p.704-726

SCHOENER, T.W. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 1974, vol. 185, p. 27-39.

SCHOENER, T. W. The controversy over interspecific competition. *American Scientist*. 1982, vol. 70, p. 586-595.

SCHOENER, T. W. Resource partitioning. In: KIKKAWA, J. y ANDERSON, D. J. (Eds.). *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Carlton, Victoria, USA. 1986, p. 91–126.

SCHULTE II, J., J.B. LOSOS, F.B. CRUZ y H. NÚÑEZ. The relationship between morphology, escape behavior and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus*

(Iguanidae: Tropicurinae*: Liolaemini). Journal of Evolutionary Biology. 2004, vol. 17, p. 408-420

SMITH, D. Competitive interactions of the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*) and the tree lizard (*Urosaurus ornatus*). Ecology. 1981, vol. 62, n°3, p. 679-687

SPROSTON, A., R.E. GLOR, L.M. HARTLEY, E.J. CENSKY, R. POWELL y J.S. PARMELEE. Niche differences among three sympatric species of *Ameiva* (Reptilia: Teiidae) on Hispaniola. Journal of Herpetology. 1999, vol. 33, n° 1, p.131-136

STATSOFT. STATISTICA for Windows. StatSoft, Inc. 1995. Tulsa, Oklahoma, U.S.A.

TELLO, G. Herpetofauna de la Zona Reservada de Tumbes. En: W. H. Wust (ed.). La Zona Reservada de Tumbes Biodiversidad y Diagnóstico Socioeconómico. The John D. and Catherine C. MacArthur Foundation, PROFONANPE, INRENA. 1998. p. 81-86

TOFT, C. Resource partitioning in amphibians and reptiles. Copeia. 1985, vol 1, p. 1-21.

TORRES-CARVAJAL, O. Lizards of Ecuador: checklist, distribution, and systematic references. Smithsonian Herpetological Information Service. 2001. p. 131:1-35

VITT, L.J., E.PIANKA, W.COOPER y K. SCHWENCK. History and the global ecology of squamates reptiles. The American Naturalist. 2003, vol. 162, n° 1, p. 44-60

VITT, L., S. SARTORIUS, T.S. AVILA-PIRES y M.C. ESPÓSITO. Life at the river's edge: ecology of *Kentropyx altamazonica* in Brazilian Amazonia. Canadian Journal of Zoology. 2001, vol. 79, p.1855-1865

VITT, L., S. SARTORIUS, T.S. AVILA-PIRES, M.C. ESPÓSITO y D.B. MILES. Niche segregation among sympatric Amazonian teiid lizards. Oecologia. 2000, vol. 122, p. 410-420

VITT, L., P. ZANI y M. ESPÓSITO. Historical ecology of Amazonian lizards: implications for community ecology. OIKOS. 1999, vol. 87, p. 286-294

VITT, L. y P. ZANI. Prey use among sympatric lizard species in lowland rain forest of Nicaragua. Journal of Tropical Ecology. 1998a, vol. 14, p. 537-559

VITT, L. y P. ZANI. Ecological relationships among sympatric lizards in a transitional forest in northern Brasil. Journal of Tropical Ecology. 1998b, vol. 14, p. 63-86

VITT, L.J. P. ZANI y C. LIMA. Heliotherms in tropical rainforest: the ecology of *Kentropyx calcarata* (Teiidae) and *Mabuya nigropunctata* (Scincidae) in the Curuá-Uná of Brazil. Journal of Tropical Ecology. 1997, vol. 13, p. 199-220

VITT, L. y P. ZANI. Ecology of the lizard *Ameiva festiva* (Teiidae) in Southeastern Nicaragua. Journal of Herpetology. 1996a, vol. 30, n°1, p. 110-117

VITT, L. y P. ZANI. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. Canadian Journal of Zoology. 1996b. vol. 74, p.1313-1335

VITT, L.J. y C.M. DE CARVALHO. Niche partitioning in a Tropical Wet Season: Lizards in the Lavrado Area of Northern Brazil. *Copeia*. 1995, vol. 2, p. 305-329

VITT, L. y G. COLLI. Geographical ecology of a Neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Canadian Journal of Zoology*. 1994, vol. 72, p. 1986-2008

VITT, L. J. y E. R. PIANKA. Introduction and acknowledgments. En: Vitt, L. J. and E. R. Pianka (eds.), *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press. 1994. 403 pp.

VITT, L.J. y DE CARVALHO, C. M. Life in the trees: the ecology and life history of *Kentropyx striatus* (Teiidae) in the lavrado area of Roraima, Brazil, with comments on the life histories of tropical teiid lizards. *Canadian Journal of Zoology*. 1992, vol. 70, p. 1995-2006.

VITT, L.J. y J.D. CONGDON. Body shape, reproductive effort and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist*. 1978. vol. 112, p. 595-608

VANHOODYDONCK, B.; R. VAN DAMME y P. AERTS. Ecomorphological correlates of habitat partitioning in Corsican lacertid lizards. *Functional Ecology*. 2000, vol. 14, p. 358-368

WINEMILLER, K.O. y E.R. PIANKA. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*. 1990. vol 60, p. 27-55

WUST, W. La Zona Reservada de Tumbes: Biodiversidad y Diagnóstico Socioeconómico.
En: W. H. WUST, (ed.). The John D. and Catherine C. MacArthur Foundation,
PROFONANPE, INRENA. 1998. p. 180

ZUG, G., L.J. VITT and J. CALDWELL. Herpetology: An introductory biology of amphibians
and reptiles. Second Edition. Academic Press, California, USA. 2001. p. 188