Aspectos sobre la Historia Natural de *Norops* aquaticus (Sauria: Polychrotidae) de Costa Rica

Cruz M. Márquez B¹., Federico Bolaños², Lady D. Márquez R³., Solanda P. Rea P³. & Jefferson A. Márquez R.⁴

¹Av. 18 de Febrero y Marchena, Puerto. Ayora, Isla Santa Cruz, Galápagos, Ecuador. E-mail: cruz.marquez02@gmail.com

²Escuela de Biología 2060; Universidad de Costa Rica; San Pedro de Montes de Oca; Costa Rica.

³Departamento de Ciencias, Casilla 17-01-3891 Fundación Charles Darwin; Puerto Ayora, Isla Santa Cruz; Islas Galápagos, Ecuador.

⁴Lindblad, Expeditions, 96 Morton Street, 9th Floor, New York, New York10014 1.800. Expedition 212-765-7740

RESUMEN

Se estudió el comportamiento de Norops aquaticus (Taylor 1956), una especie semiacuática, cerca de la quebrada La Palma de Puriscal, Costa Rica (9º45'N, 84°27'O). Métodos de observación, medida, marcación y recaptura fueron establecidos para la estimación de la densidad poblacional. Los resultados indican que en la estación lluviosa, los machos, las hembras y los juveniles se alejan más del agua que en la seca. Las hembras tardan más tiempo bajo el agua que los machos y los juveniles. La abundancia de machos, hembras y juveniles, es mayor en la estación seca; y pasan la mayor parte del día perchados, dependen del movimiento de la presa para localizarla y capturarla. No existe competencia por el tamaño de presa entre los adultos y los juveniles; el tamaño promedio de las presas que consumieron los adultos y juveniles fue 17,43 y 5,81 mm, respectivamente. Estas lagartijas no comen presas muertas, requieren del movimiento para atraparlas y comerlas. Los machos adultos presentan mayor rango de acción anual que las hembras y juveniles. En su territorio, no toleran lagartijas intrusas de su especie y de otras especies a menos de 1 m.

Palabras clave.- Norops aquaticus, Costa Rica.

ABSTRACT

The behavior of *Norops aquaticus* (Taylor 1956), a semi-acuatique species, was studied near to La Palma de Puriscal creek (9° 45′ N, 84°27′ 0). Observation measurement, marking and recapturing methods where used to estimate the population rate. During the rainy season males, females and juveniles tend to stay away from the water more frequently than during the dry season. Female resist underwater more than males and juveniles. The abundance of males,

females and juveniles is seasonal; they are more exposed in a greater number during the dry season males, females and juveniles spent most of the day perching and depend on the prey's movement to locate it. It was found a difference of the percentage between those lizards that moved and those that not moved during a 30 minutes observation. There is no competition for prey size between adults and juveniles. The prey size average of adults and juveniles was 17.43 and 5.81mm, respectively. These lizards don't feed on dead preys as they depend on its movements to catch it. Inside their territory, they don't suffer other individuals to approach less than one meter.

Key words.- *Norops aquaticus,* Costa Rica.

ISSN 1390-3004 Recibido: 16-02-2011 Aceptado: 08-07-2011

INTRODUCCIÓN

Los géneros *Norops* y *Anolis* (Sauria: Polychrotidae), comúnmente conocido como anolinos se distribuye desde Estados Unidos hasta Brasil, desde el nivel del mar hasta los 2000 m s.n.m. (Williams, 1976; Duelman, 1978; Guyer & Savage, 1986; Frost & Etheridge 1989; Savage & Guyer, 1989). La longitud del cuerpo de los *Norops* y *Anolis* de Costa Rica, varía desde 41 mm (D. *humilis* Peters 1863) hasta 160 mm (D. *insignis*; Cope 1871). *Norops* está entre las lagartijas más pequeñas y numerosas del infraorden Iguania, ocupan una amplia variedad de microhabitats en todo el neotrópico, desde el arbóreo al terrestre, y aún el semiacuático. Pocas especies han sido estudiadas con detalle (Campbell, 1973; Hertz, 1975; Rand & Rand, 1976).

Entre las 25 especies de *Norops*, 4 de *Anolis* y 1 de *Dactyloa* o *Ctenonotus* de Costa Rica analizadas por (Taylor, 1956; Fitch, 1970; Savage y Villa, 1986) a la especie de este estudio, se la consideró como *Norops aquaticus*. Estas lagartijas son de hábitos diurnos y se alimentan durante el día de invertebrados que capturan en la hojarasca y arbustos. Los adultos se alimentan de presas de tamaño mediano, con relación a otras especies de mayor tamaño (Andrews, 1971; Sexton *et al.*, 1972; Campbell, 1973; Andrews y Rand, 1990).

No existen estudios detallados acerca de la historia natural de la especie endémica *N. aquaticus* (Taylor 1956) en Costa Rica, por lo que este trabajo persigue proporcionar información más completa acerca de la historia natural de la especie, involucrando algunos aspectos como son generar conocimiento acerca de su ambiente y aspectos conductuales como ámbito de hogar, tiempo de inmersión, patrones de actividad diaria, extensión potencial del hábitat y parásitos.

METODOLOGÍA

La investigación se llevó a cabo desde marzo, 1991 a marzo de 1993, en la quebrada La Palma de Puriscal, ubicada a 16 km de Santiago de Puriscal por la vía a Quepos, Provincia de San José, Costa Rica (9º45'00"N,84º27'00"O), a

una altitud de 910 m (Fig. 1). Se trabajó con 292 individuos incluidos machos, hembras y juveniles.

Área de Estudio.- La quebrada La Palma de Puriscal, nace en las estribaciones de los montes de Turrubares en el sector Norte de la cordillera de Talamanca y desemboca en el río Quibel. En la estación seca su cauce mide 0.89 ± 0.30 m en promedio 0.30 ± 0.30 a 0.30 ± 0.30 m en promedio 0.30 ± 0.30 m

El sitio de estudio se encuentra localizado, según el sistema de zonas de vida de Holdrige, en el bosque húmedo Premontano (Valerio, 1991). Según los tipos de vegetación de Costa Rica (Gómez, 1986), se clasifica entre las formaciones estacionales con un bosque tropical húmedo de altura media. En cuanto a clima se presenta entre la región de clima húmedo con estación lluviosa moderada y una estación seca corta (Herrera, 1985) (Fig. 1).

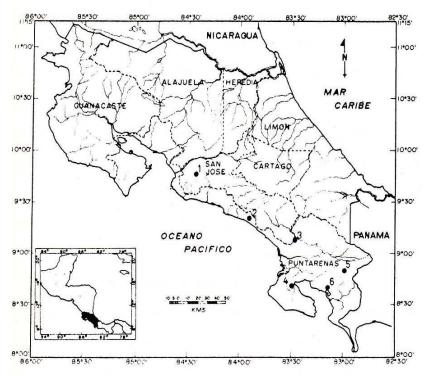


Figura 1. Ubicación del sitio de estudio y distribución de los Norops aquaticus en Costa Rica.

Extensión Potencial del Hábitat.- La extensión potencial del hábitat fue estimada de la siguiente manera: con una cinta métrica, se midió la distancia desde el lugar donde se encontró cada lagartija hasta el borde del agua más cercano. En la rama más próxima al lugar de captura, se dejó una cinta

plástica con fecha y número del animal, para la referencia en la siguiente captura (recaptura). Cada individuo capturado fue ubicado en un mapa detallado de todas las cascadas que conforman la quebrada. Esta información sirvió para registrar el ámbito de hogar.

A lo largo de la quebrada el ámbito hogareño fue calculado de la siguiente manera: se midió la distancia que recorrió cada *Norops* entre las capturas (de 2 a 7 veces las hembras y juveniles, y de 2 a 8 veces los machos) a lo largo de la quebrada. Para obtener la longitud total recorrida de cada individuo, se consideró que las lagartijas podrían alejarse para arriba y abajo 406 m, que fue la longitud del sitio de estudio más húmedo y boscoso de la quebrada.

Para conocer la dispersión de los animales al derredor de la quebrada, se establecieron 10 transectos líneas transversales de 20 m, de largo cada una, desde el borde del agua hacia afuera de la quebrada. Se buscaron los animales 100 m fuera del área de estudio, tanto hacia el nacimiento de la quebrada como hacia su desembocadura (Fig. 2).

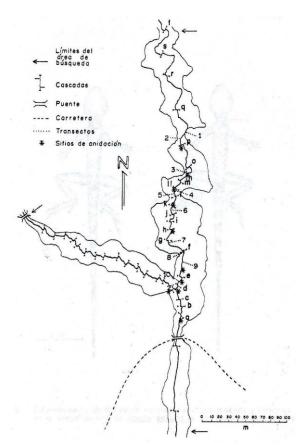


Figura 2. Área de estudio quebrada La Palma, Puriscal (a-f = distribución de las cascadas)

Aspectos Conductuales.- Para determinar cuánto tiempo podrían permanecer los *Norops* bajo el agua, sujetos en manos se sumergieron a propósito a una profundidad entre 10 y 20 cm por 1 a 2 minutos (1 a 6 veces), 97 animales entre machos, hembras y juveniles. También hubieron individuos que al liberarlos, en huida, solos se sumergieron bajo el agua y permanecieron sumergidos por tiempo similar.

Para determinar la actividad diaria de *N. aquaticus*, a cada lagartija que se encontró se la observó por 30 min, esto se lo realizó (desde las 06:00 h hasta las 18:00 h). Se cuantificó el tiempo (cronometró) en que los individuos estuvieron perchados, caminaban, comían, movían el abanico gular (los machos), movieron la cabeza, balancearon el cuerpo, cortejaron, copularon, giraron el cuerpo o que persiguieron a otro. A cada actividad que realizaron machos, hembras y juveniles durante los 30 minutos de observación, se le calculó: duración de la actividad sobre el tiempo total de observación (o sea fracción del tiempo de observación dedicada a tal comportamiento). Se cambió de animal y sitio cada media hora para buscar nuevos individuos en dirección contracorriente de la quebrada. Después de localizar cada animal, se dio 10 min., hasta que el animal se acostumbrara al observador. A continuación la descripción de cada parámetro conductual.

Perchado.- Se consideró perchado a todo *N. aquaticus* que estuvo parado en una percha (roca, tronco, rama u hoja) con la cabeza levantada por más de 25 min. El comportamiento se definió con los siguientes términos: Mueve cabeza.- Se anotó como movimiento de la cabeza a la acción de mover (girar) la cabeza a la derecha o a la izquierda, mientras las lagartijas estuvieron estacionadas. Camina.- Se registró como caminar al desplazamiento de los animales de un lugar a otro, por capturar presas, acercarse a otra lagartija, cambiar de percha y buscar refugios. Gira.- La acción de girar fue considerada cuando el animal giró su cuerpo a uno u otro lado en pocos segundos. Come.- Se registró que un animal comía, cuando éste ingería un insecto o una flor. Balanceo del cuerpo.- Se anotó como balanceo del cuerpo al movimiento que realizaron las lagartijas de bajar y subir el cuerpo impulsado por las patas delanteras sin caminar. Perseguir.- Se consideró como perseguir, cuando una lagartija persiguió a otra algunos centímetros o metros de distancia. Despliegue de abanico gular (DAG).- Se registró como despliegue de abanico gular de los machos, el efecto de extender y retraer la papada. En los machos, en ocasiones este movimiento estuvo asociado al balanceo del cuerpo. Cortejo.- Se anotó como cortejo de los machos, al despliegue del abanico gular (papada), balanceo del cuerpo y el pasar la lengua por la cadera de la hembra. Cópula.- se define como cópula a la monta e intromisión del genital del macho en la cloaca de la hembra.

Asimismo se cronometró el tiempo que tardaron los machos, hembras y juveniles en detectar una presa e ir hacia ella; luego que terminaban los 30 min de observación, con una cinta métrica se midió la distancia entre la lagartija y la presa. Dicha observación fue hecha con un binocular y se

registró el tipo del insecto (presa) que comían, el cual fue posteriormente identificado.

Para conocer la abundancia por hora y el lugar donde dormían los *N. aquaticus* se contó y anotó el sexo de los animales en un tramo de 100 m dentro de la quebrada, durante varias horas durante dos días (desde las 06:00 a las18:00 h) de cada mes. Asimismo en las noches (desde las 19:00 a las 20:00 h) se contaron los individuos que estuvieron dormidos en los espacios de aire que se formaban bajo las 5 cascadas revisadas durante el día.

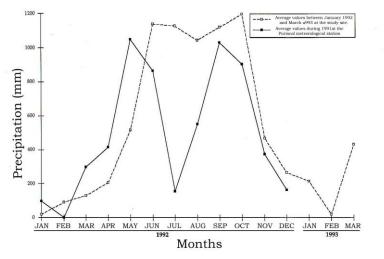


Figura 3. Precipitación promedio mensual en 1991 en la estación meteorológica de Puriscal, y de enero-diciembre 1992 y enero-marzo de 1993 en la quebrada La Palma de Puriscal.

Se construyó una jaula de malla de 95,5 x 67 x 66 cm y se la colocó en pequeños flujos de agua dentro de la quebrada, para conocer si N. aquaticus depende del movimiento de la presa para localizarla. En el interior se colocaron troncos de madera húmedos y en descomposición, tratando de mantener su ambiente semejante a donde se encuentran naturalmente. En grupos de dos o tres individuos, fueron introducidos en la jaula a un total de 11 hembras mayores de 58 mm y 12 machos mayores de 62 mm de longitud hocico ano (LHA). Una vez que las lagartijas estuvieron dentro de la jaula, se les ofreció 14 presas (8 libélulas y 6 mariposas) muertas atadas a un hilo negro. A los insectos muertos atados a un hilo se les indujo movimiento desde 3 m de distancia. Al tercer día se pusieron en la jaula 3 mariposas y 4 libélulas vivas atadas a un hilo negro, éstas aunque sujetas al hilo de vez en cuando movieron sus alas y cuerpo. Asimismo se liberó dentro de la jaula a 6 mariposas y 8 libélulas vivas (largo del cuerpo promedio 17,1 y 43,7 mm respectivamente). Los N. aquaticus, observaron a las presas entre 21 y 27 s, primero las lagartijas hembras iniciaron a acercarse, capturaron y comieron a las presas más pequeñas (mariposas) y los machos cazaron y comieron a las presas más grandes (libélulas); pero también uno de los machos comió una mariposa.

Para registrar las condiciones ambientales en el lugar de estudio, se instaló un pluviómetro, y un termómetro de máxima y mínima. En los días de muestreo, se usó un sicómetro para medir la humedad relativa. La estación meteorológica más cercana se encuentra en Santiago de Puriscal a 16 km de la quebrada. La estación seca corresponde a los meses de diciembre-abril (<300 mm de precipitación) y la lluviosa de mayo a noviembre (>300mm de precipitación). Los dos años de estudio tuvieron una precipitación promedio mensual diferente, con picos en mayo-septiembre de 1991 (promedio anual = 2103 mm) y de junio-octubre de 1992 (promedio anual = 2279 mm) (Fig. 3). Los promedios mensuales de la humedad relativa dentro y fuera de la quebrada en los meses de estudio fueron variables (Fig. 4). Asimismo lo fueron los promedios mensuales de las temperaturas máxima, mínima y media en el sitio de estudio en 1992 y enero-marzo 1993 (Fig. 5).

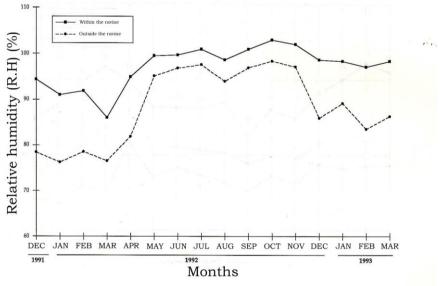


Figura 4. Humedad Relativa (H. R.) promedio mensual, diciembre de 1991, enero-diciembre 1992 y enero-marzo de 1993, en la quebrada La Palma de Puriscal.

Análisis de los datos.- Se usó el paquete estadístico SPSS, para correr las pruebas de ANOVA y comparar las diferentes actividades diarias que realizaron los machos, hembras y juveniles entre las estaciones seca y lluviosa; y la de Newman-Keuls, para comparar el ámbito de hogar. Se utilizó Tukey para conocer la diferencia de tiempo de inmersión entre los machos, las hembras y los juveniles. Se usó correlación-regresión lineal, para la relación distancia de la lagartija a la presa vs. el tiempo en capturarla. Se usó correlación para la relación de la cantidad de animales que fueron observados durante el día y la noche debajo de las cascadas, y Chi-cuadrado para

comparar la frecuencia de recaptura entre machos, hembras y juveniles (Zar, 1999).

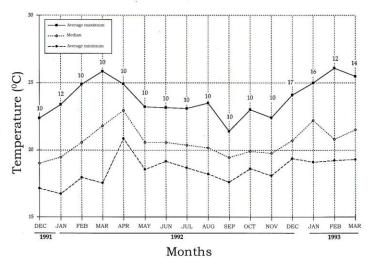


Figura 5. Temperaturas promedio máximas, mínimas y actuales, diciembre de 1991, enerodiciembre 1992 y enero-marzo de 1993, en la quebrada La Palma de Puriscal.

RESULTADOS

Ambiente.- Los *N. aquaticus* fueron encontrados en superficies rocosas expuestas, y rara vez en troncos en descomposición, en ramas y hojas cerca del agua, en los márgenes de las corrientes de agua a lo largo de la quebrada. Las densidades poblacionales de lagartijas, fueron mayores donde hubo presencia de manantiales y el bosque era denso con una cubierta completa de dosel. La cantidad de lagartijas disminuyó en los lugares donde no hubo manantiales, y la presencia de claros que permitían la penetración solar (Información sobre la demografía y densidad poblacional de esta especie fue publicada por Márquez *et al.*, [2009]).

Tabla 1. Ámbito hogareño promedio de *Norops aquaticus* en las estaciones seca (diciembre-abril) y lluviosa (mayo-noviembre), en la quebrada La Palma de Puriscal.

Estaciones	Sexo	N	$\bar{\times}_{\pm \mathrm{DE} (\mathrm{m}^2)}$	Rango (m ²)
Seca	M (macho)	69	$28,52 \pm 3,08$	0,38 - 544
	H (hembras)	45	$18,32 \pm 2,87$	0.59 - 315,9
	J (juvenil)	70	$10,72 \pm 3,85$	0,54 - 125,4
Lluviosa	M	40	$77,01 \pm 6,18$	1,20 - 1540
	Н	39	$27,56 \pm 6,72$	0,42 - 390
	J	55	$14,75 \pm 3,58$	0,41 - 97,5

Ámbito Hogareño.- El ámbito hogareño de las lagartijas machos en la estación seca fue ligeramente más pequeño que en la lluviosa. En la temporada lluviosa, las hembras se movilizaron en un área más grande que en la seca. Los juveniles en la época seca se desplazaron en una superficie más pequeña que en la lluviosa (Tabla 1). Este desplazamiento se muestra en la

figura 6. Los promedios intra, e inter-sexo y entre las estaciones no difieren $(F_{2,09} = 2,15 \text{ y } 2,93, P > 0,28 \text{ y } 0,25)$.

En la época seca y lluviosa, no se encontró diferencia en el tamaño del ámbito hogareño anual y estacional entre los machos vs. hembras, machos vs. juveniles y hembras vs. juveniles (Newman Keuls = P > 0,05). Sin embargo, en la época lluviosa los machos presentaron ámbitos significativamente mayores que los juveniles (Newman = P < 0,05). Al comparar las estaciones seca vs. lluviosa para las hembras y los juveniles por separado, se detectó que no había diferencia entre estaciones (ambos dieron Newman = P > 0,05). Los machos, las hembras y los juveniles mostraron ámbitos de hogar significativamente mayores en la estación lluviosa (Newman = P < 0,05).

Extensión Potencial del Hábitat.- En la época seca, machos, hembras y juveniles percharon ligeramente más cerca del agua, y en la época lluviosa, estuvieron relativamente más distantes del agua (Tabla 2). Se encontró una ligera diferencia entre machos, hembras y juveniles en la distancia de alejamiento del agua, tanto en la estación seca como en la lluviosa ($F_{18,5}$ = 19,216, P > 0,048). La mayoría de las lagartijas estuvieron perchadas en rocas, con excepción de cuatro animales que se encontraron en troncos de madera en descomposición, uno en una rama seca y otro sobre una hoja.

Tabla 2. Promedios de la distancia a la que se encontró *Norops aquaticus* desde el agua y hacia afuera, en la época seca (diciembre-abril) y lluviosa (mayo-noviembre), en la quebrada La Palma de Puriscal (N= número de individuos por categoría de sexo).

r anna de l'arisear (14- hamero de marvidaos por ealegoria de sexo).					
Estaciones	Sexo	N	$\bar{\times}_{\pm \mathrm{DE} (\mathrm{m})}$	Rango	
Seca	M	43	$1,64 \pm 0,45$	0.04 - 4.90	
	Н	45	$1,44 \pm 0,51$	0,10-3,90	
	J	70	$1,20 \pm 0,56$	0.04 - 3.80	
Lluviosa	M	40	$2,04 \pm 0,38$	0,25-7,0	
	Н	39	$1,61 \pm 0,63$	0.05 - 5.20	
	J	55	$1,51 \pm 0,45$	0.05 - 3.90	

Aspectos Conductuales

Coloración.- Los *N. aquaticus* al momento de la captura dentro de las grietas eran de color marrón sin bandas de color azul celeste; pero segundos después de ser atrapados le aparecían en su cuerpo y cola entre ocho a 11 bandas transversales de color celeste, mientras mantenían el color marrón en todo el cuerpo (Figura 7).

Tiempo de inmersión.- Los machos permanecieron bajo el agua un tiempo similar al de los juveniles antes de sacudirse e intentar liberarse para indicar que requerían subir a la superficie. Las hembras permanecieron sumergidas bajo el agua ligeramente mayor tiempo con relación a los machos y los juveniles (Tabla 4) pero las diferencias entre los grupos no fueron significativas (Tukey = P > 0.05). En los 21 individuos que naturalmente se sumergieron en huida, el tiempo de inmersión cayó dentro de los promedios expuestos en la tabla 3.

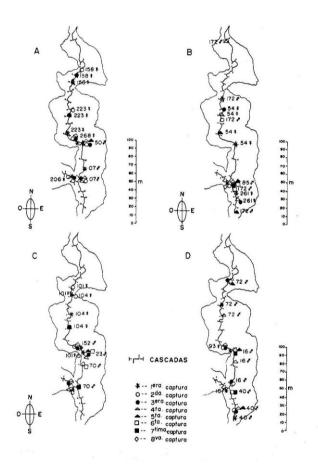


Figura 6. Movilización anual y estacional de *Norops aquaticus* machos, hembras y juveniles de la quebrada La Palma de Puriscal.



Figura 7. Vista latero-dorsal de un *Norops aquaticus* macho adulto, mostrando sus bandas transversales en el cuerpo y cola respectivamente.

Tabla 3. Tiempo promedio de inmersión en minutos, a propósito y en forma natural que tardaron bajo el agua los *Norops aquaticus* de la quebrada La Palma de Puriscal.

Sexo	N	× ± DE (min.)	Rango (min.)
M	33	$3,61 \pm 2,87$	0,20-7,43
Н	32	$5,05 \pm 4,16$	0,25 - 7,50
J	34	$3,37 \pm 3,34$	0,13 - 5,90
MHJ*	21	$4,28 \pm 3,46$	0,19-6,61

Min. = Minuto; $\overline{\times}$ = Promedio; DE = Desviación Estándar*= Muestra de animales que se sumergieron en forma natural en huida, al liberarlos.

Ciclo diurno.- En la época seca la abundancia de machos, hembras y juveniles fue diferente durante las horas del día. Se observó que a las 12:00 la cantidad de lagartijas fue la misma en los tres grupos; a las 10:00 y 14:00 se contó una menor cantidad de juveniles pero igual número de adultos machos y hembras. Sin embargo, de las 15:00 a las 16:00, la cantidad de juveniles aumentó y la de adultos disminuyó, a las 17:00 hubo ausencia de juveniles y un mayor número de adultos (Fig. 8a).

Los juveniles el penúltimo par de horas de la tarde, lo dedicaron a alimentarse, y fueron los primeros en retirarse de las perchas a las 17:00 y buscar refugios para el descanso.

En la estación lluviosa la cantidad de machos, hembras y juveniles fue diferente durante las horas del día, a excepción de las 9:00 en que la cantidad de animales en los tres grupos fue similar. A las 11:00 los machos y los juveniles estuvieron ausentes y el número de hembras fue menor (Fig. 8b). Existe una relación negativa significativa entre la hora del día y el número de lagartijas machos observados ($\mathbf{r}_{0.46}$ = -0,50, gl= 12, P< 0,025), no significativa para las hembras ($\mathbf{r}_{0.41}$ = 0,40, gl= 12, P> 0,05), pero diferente para los juveniles ($\mathbf{r}_{0.53}$ = 0,59, gl = 12, P< 0,01).

Perchado.- En la época lluviosa el 97,25% en promedio, de las lagartijas machos, hembras y juveniles, permanecieron perchadas y el 96,65% en la seca. No se encontró diferencia significativa entre los promedios del tiempo que los animales permanecieron perchados entre las dos estaciones del año ($F_{2,78}$ = 2,93, P> 0,25; Tabla 4). Los valores expuestos en la tabla, no incluyen el despliegue de abanico gular, solo lo realizaron los machos; mismos que en la estación seca lo hicieron \bar{X} = 0,20 ± 0,10 y en la lluviosa \bar{X} = 0,04 ± 0,001. Se compararon los promedios y mostraron diferencias significativas ($t_{2,83}$ = 2,97, g|= 298, P< 0,0025).

Camina.- En la época lluviosa, los machos, hembras y juveniles en promedio caminaron entre 0,62 a 0,88% del tiempo de observación; en la temporada seca, los tres estratos lo hicieron entre 0,78 – 1,63% promedio del tiempo observado. Este comportamiento no presentó diferencias entre las estaciones seca y lluviosa, ni entre los sexos (Tabla 4). Algunos individuos de *N*.

aquaticus no se movilizaron de la percha en el período de observación. En la época seca, el 16,4%, el 6,4% y el 9,7% promedio de los machos, hembras y juveniles respectivamente, no mostraron locomoción. Mientras que en la época lluviosa esto ocurrió en un 34,7%, 31,4% y 33,9% promedio de machos, hembras y juveniles, sucesivamente, no realizaron desplazamiento. Se encontró diferencia en cuanto al porcentaje de las lagartijas machos, hembras y juveniles que caminaron y las que no caminaron ($X^2_{7,38}$ = 8,662, gl = 2, P< 0,025). Al comparar el porcentaje promedio de tiempo que caminó cada grupo de sexo en las dos estaciones del año, se encontró una diferencia muy significativa con respecto a este comportamiento sobre todo en los juveniles ($X^2_{10,83}$ = 25,41, gl= 1, P< 0,001, respectivamente) (Tabla 4).

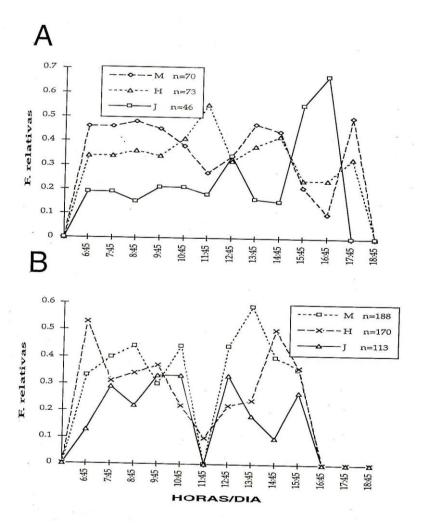


Figura 8. Abundancia relativa de *Norops aquaticus* de acuerdo a la hora del día en la estación seca (A = diciembre-abril) y lluviosa (B = mayo-noviembre) en la quebrada La Palma de Puriscal. F = frecuencia; M = machos; H = hembras; J = juveniles.

Tabla 4. Porcentaje promedio diario de tiempo, utiliz	ado en cada acción realizada por los
Norons aquaticus (S- Sevo M- mueve N- muestra	I- inveniles) nor estaciones del año

Época /Año	S	Perchado	Camina	Come	M. Cabeza	Gira	Balancea
Lluvia	M	96,0±0,21	0,62±0,19	0,26±0,002	1,20±0,29	0,84±0,15	1,08±0,002
	Н	96,65±0,2	0,79±0,18	0,61±0,02	0,66±0,08	0,67±0,09	0,61±0,05
	J	97,25±0,2 7	0,88±0,20	0,36±0,002	1,0±0,10	0,51±0,001	0,0
N		107	95	46	136	109	45
Seca	M	97,25±0,2 1	0,90±0,19	0,05±0,002	1,10±0,29	0,64±0,15	0,06±0,002
	Н	96,67±0,2 2	$0,78\pm0,18$	$0,62\pm0,02$	0,63±0,08	$0,68\pm0,09$	$0,63\pm0,05$
	J	95,0±0,20	1,63±0,17	0,87±0,01	1,60±0,14	$0,89\pm0,09$	0,0
N		160	135	57	158	146	86

La distancia que caminaron los machos de N. aquaticus en los 30 minutos de observación fue de $\bar{\times}$ = 1,72 ± 0,76 m (Fig. 9). En los meses de febrero, marzo, junio, julio y agosto, las hembras caminaron más que los machos y juveniles, pero no fueron diferentes ($F_{2,78}$ = 2,89, P> 0,10). Mientras que en enero, abril, mayo, septiembre, octubre y diciembre, los machos caminaron más distancia que las hembras y los juveniles (Tukey= P< 0,05). En noviembre, los machos y los juveniles caminaron una distancia similar; pero mayor que la de las hembras. Sin embargo, en febrero y julio, los machos y los juveniles caminaron una distancia igual, pero menor que la de las hembras (Fig. 9).

Come.- Los machos, hembras y juveniles utilizaron entre el 0,07 al 0,19% promedio del tiempo de observación en alimentarse en la estación seca y entre el 0,04 y el 0,06% en la estación lluviosa. En la estación seca, el porcentaje de machos que comieron fue 10%, el de hembras 9,2% y el de juveniles 16,6%. En la estación lluviosa, el porcentaje de machos que comieron fue 25%, el de hembras 12,7% y el de juveniles 10,2%. El aumento en el porcentaje de los machos que comieron en la estación lluviosa fue significativamente mayor que el de las hembras y los juveniles ($X^2_{10,83}$ = 23,77, gl= 1,P< 0,001; $X^2_{5,02}$ = 5,52, gl= 1, P< 0,025). En el porcentaje de animales que comieron, no hubo diferencia significativa entre los machos, las hembras y los juveniles entre las estaciones seca y lluviosa ($X^2_{1,32}$ = 1,24, gl= 1, P> 0,25; Tabla 4).

Los machos se alimentaron aproximadamente a las mismas horas del día tanto en la época lluviosa como en la seca. Mientras que hembras y juveniles en la estación lluviosa, se quedaron más tiempo dentro de las grietas; y en la estación seca, hembras y juveniles pasaron más tiempo perchados en el exterior, esperando la presencia de presas para capturarlas. En las dos estaciones del año, en el horario de alimentación, hembras y juveniles difieren de los machos adultos. Este comportamiento de alimentación de hembras y juveniles está relacionado con la temperatura ambiente, para alimentarse,

hembras y juveniles prefieren temperaturas altas, mayores de 24 °C; mientras que los machos en este contexto, se comportan igual en ambas estaciones del año.

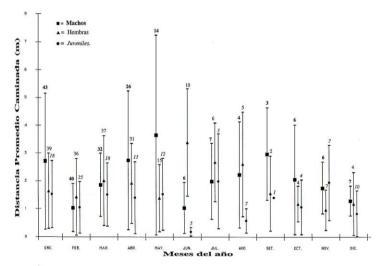


Figura 9. Distancia promedio que caminaron los *Norops aquaticus*, machos, hembras y juveniles durante la media hora de observación en dos días de cada mes de 1992 en la quebrada La Palma de Puriscal.

El tamaño promedio del largo de las presas que comieron los N. aquaticus adultos y juveniles fueron ($\bar{\times}$ = 17,43 ± 8,5 mm y $\bar{\times}$ = 5,81 ± 1,69 mm, respectivamente). Los ámbitos fueron de 4,74 – 45,10 mm y de 2,86 – 8,24 mm, respectivamente. Se los observó comer una diversidad de insectos de diferentes tamaños (Tabla 5). Además, de vez en cuando consumieron flores tiernas de ortiga ($Myriocarpa\ largipes\ Liebmann$).

En condiciones naturales el horario de alimentación de N. aquaticus, varió entre los sexos y estaciones del año. Se encontró una relación significativa entre la distancia (natural y cautiverio) a las presas vivas y el tiempo que tardaron los machos y hembras en localizarla en su orden respectivo ($\mathbf{r} = 0.99$ y 0.91, $\mathbf{n} = 70$ y 24 respectivamente, P < 0.001; Fig. 10). Asimismo hubo una relación significativa entre la distancia a la presa y el tiempo que tardaron las lagartijas en dirigirse a ella y capturarla; tanto en condiciones naturales como en cautiverio ($\mathbf{r} = 0.98$ y 0.97, $\mathbf{n} = 70$ y 24 respectivamente, P < 0.001 para machos y hembras; Fig. 10).

Ninguno de los 23 *N. aquaticus* (machos y hembras) comieron en condiciones de cautiverio las 14 presas muertas con movimiento inducido. Sin embargo, cuando éstas mismas especies de presas (n = 15) que fueron atadas vivas o liberadas vivas en el interior del encierro, fueron aceptadas y comidas en un tiempo de 10 a 22 s.

Tabla 5. Especies y tamaños promedios de las presas que comieron los *Norops aquaticus* durante la observación, encontradas en las defecaciones y tracto digestivo de los animales en la quebrada La Palma de Puriscal.

Nombre Común	Orden/ Familia/Especie	× _{± DE}	Ámbito	n
Larva mosca	Díptera/ Dolichopodidae/ Parachius sp.	8,21±4,85	4,6–14,56	6
Mariposas	Lepydoptera	14,66±6,94	4,74–27,4	4 0
Esquiador	Heminóptera/ Gerridae/ Gerris remigis	6,82±2,31	4,04–8,8	7
Libélulas	Neuróptera/Corydalidae	39,02±16,73	16,16–35,04	1 6
Hormigas	Hymenoptera/ Formicidae	3,02±0,11	2,86–3,18	8
Opilliones	Opelliones/ Leiobunidae	5,09±0,33	4,5–5,8	9
Arañas	Araneae/ Scytodidae/ Seytodes sp.	9,02±0,60	8,23–9,5	8
Chinches	Hemíptera/ Rophalidae	9,53±0,54	8,71–10,2	7
Polillas	Lepydóptera/ Aretiidae	17,34±0,44	16,5–17,98	1 0
Nínfa grillo	Orthóptera/Tettigoniidae	$17,57\pm0,52$	16,78-18,32	5
	Coleóptera/ Cantharidae	$20,73\pm0,50$	9,20-21,3	6
Ortiga	Myriocarpa largipes			2

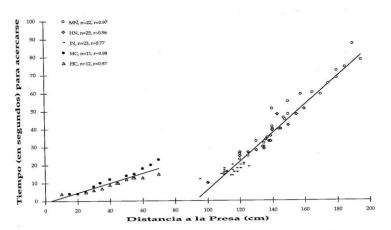


Figura 10. Relación de la distancia de *Norops aquaticus* machos hembras y juveniles a la presa y el tiempo que tardaron para ir hacia ella en condiciones Naturales y cautiverio. MN = Machos en condiciones naturales; HN = Hembras en condiciones naturales; JN = Juveniles en condiciones naturales; MC = Machos en condiciones de cautiverio; HC = Hembras en condiciones de cautiverio.

Despliegue de Abanico Gular.- En la época seca, hubo mayor cantidad de machos que hicieron más despliegues de abanico gular (Fig. 11) en un 0,20% del tiempo de observación entre las 07:15 a las 17:15. En la época lluviosa, presentó menos machos que hicieron despliegues de la papada un 0,04%; desde las 06:15 a las 09:15, desde las 10:15 a las 11:15 y entre las 13:15 a las

15:15 (Tabla 4). En la cantidad de lagartijas que realizaron este comportamiento, se encontró una diferencia significativa entre las dos estaciones del año ($X^2_{3,84}$ = 3,98, gl= 1, P< 0,05).

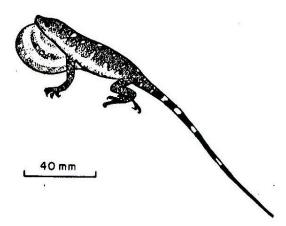


Figura 11. Norops aquaticus macho, en despliegue de abanico gular.

Mueve cabeza.- Durante la temporada seca, los machos, las hembras y los juveniles de *N. aquaticus* movieron la cabeza de vez en cuando a uno y otro lado (1,5 – 1,6% de los 30 min. de observación), mientras estuvieron perchados. Durante la época lluviosa lo hicieron el 1,1% del tiempo (Tabla 4). No se encontró diferencia entre las dos estaciones del año y entre los tres estratos de la población ($F_{2,78}$ = 2,89, P> 0,10).

Gira.- Los machos, hembras y juveniles, giraron su cabeza a uno y otro lado y en ocasiones el cuerpo el 0.59 – 0.68% promedio del tiempo observado en la temporada seca, y el 0.51 – 0.61% en la época lluviosa. Entre los tres estratos de la población que realizaron esta actividad, hubo una diferencia significativa entre las épocas seca y lluviosa y la cantidad de lagartijas que efectuaron este comportamiento ($F_{3.98}$ = 5.59, P< 0.001; Tabla 4).

Balanceo del cuerpo.- Los machos y hembras balancearon el cuerpo de 0,06 a 0,30% promedio del tiempo de observación en la época seca y desde 0,05 a 0,06%, en la estación lluviosa. En este comportamiento no se encontró una diferencia entre machos y hembras, ni entre las dos estaciones (Tabla 4). El balanceo del cuerpo en machos y hembras fue observado solo cuando se acercó el ave reinita guardarrivera (*Phaeothlypis fulvicauda*), cuando se acercó otra lagartija u otro animal pequeño.

Perseguir.- La acción de persecución fue esporádica en la estación seca. En enero 1992 se observó dos casos entre las 12:00 y 13:00 en donde dos machos corretearon a otros machos más jóvenes cuando se acercaron a menos de 60 cm, lo que representó el 0,07% promedio del período de observación. En febrero de 1992 tres hembras entre las 08:00 y las 10:00 persiguieron a otras

hembras más jóvenes esto representó un 0,01% promedio del tiempo de observación. En esa misma fecha entre las 08:00 y las 09:00 h un juvenil persiguió a otro juvenil; esto representó un 0,06% promedio del tiempo de observación. No se observó este comportamiento en ninguno de los tres grupos de lagartijas en la estación lluviosa, por la cual no se incluyó en la tabla 4.

Parásitos.- En el momento de manipular los individuos de N. aquaticus, para la respectiva medición tanto algunos machos como algunas hembras adultos, defecaron y orinaron en la época seca 20,9% y en la época lluviosa 16,5% promedio. Los juveniles orinaron y defecaron en la temporada seca, en cuatro oportunidades el 4,1%, y en la lluviosa siete individuos 10,6%. De estas defecaciones se obtuvieron los nemátodos parásitos. La cantidad de lagartijas machos y hembras parasitados entre la época seca y lluviosa no difieren ($X^2_{5,99}$ = 5,96, gl= 2, P> 0,05). Se encontró en las heces de N. aquaticus adultos dos especies de nematodos del orden Ascaridoidea, familia Cosmocercoididae, género Aplectana y otro de la familia Pharyngodonidae (Brook com. pers. 1993).

DISCUSIÓN

Ambiente.- Los *N. aquaticus*, perchan en las superficies rocosas en los manantiales y márgenes de las corrientes de agua a lo largo de los arroyos donde el bosque tiene un dosel denso y un ambiente húmedo (> 90% de humedad relativa); rara vez se los puede observar en troncos en descomposición y ramas, pero siempre no más lejos de dos metros del agua. Las lagartijas riparias *A. poecilopus* y *A. lionotus* estudiadas por Campbell (1973) en Panamá y *A. megalopithecus* estudiada por Rueda (1989) en Colombia, no se alejan más de tres m del agua. Pueden evadir al depredador entrando rápidamente en el agua (Savage & Guyer, 1989; Márquez, 1994; Leal & Lossos, 2000; Márquez *et al.*, 2005).

Ámbito de Hogar y Distribución Espacial.- Las presas pequeñas fueron vistas más cerca del agua, por lo que los anoles juveniles no tienen necesidad de alejarse más allá de dos metros del agua. En lo referente a la distribución espacial, los tres estratos de la población perchan más distante del agua en la estación lluviosa y viven más cerca del agua en la estación seca del año. Los machos perchan más distante del agua que las hembras y las hembras a su vez más distantes que los juveniles. Esto sugiere que: a) Hembras y juveniles son más frágiles y susceptibles a la depredación. b) Que ninguno de los estratos compite por espacio entre ellos ni tampoco en la alimentación. c) Que la humedad en su piel es muy importante mantenerla en forma permanente, lo cual justifica vivir más cerca del agua en la estación seca. Según Savage & Guyer (1989), los *N. aquaticus*, son especies que se encuentran cerca de corrientes de agua y se adentran en ella en huida del depredador. La máxima distancia al agua que registraron los *N. aquaticus* fue siete m un solo individuo

macho y un promedio de dos m los machos, en la época lluviosa y 1,7 en la época seca (Márquez, 1994).

Aspectos Conductuales

Coloración.- El color de los *N. aquaticus*, cuando está fuera de los refugios es marrón con bandas verde claro en el cuerpo y la cola. Sin embargo, el color de un *Norops* dentro de los refugios o fisuras, es marrón sin bandas, pero luego de 30 a 50 segundos de estar en el exterior se torna marrón con bandas de color verde claro. Según Young (1977), el color de las lagartijas puede cambiar de acuerdo con el ambiente, en respuesta a la temperatura y otras variaciones ambientales. Este mismo autor indica, que probablemente en estas lagartijas, no existen nervios que vayan a los melanóforos, los cuales son controlados mediante hormonas producidas por el lóbulo posterior de la hipófisis y otras glándulas; como ocurre en los camaleones. Las observaciones presentadas acá no apoyan ni el efecto de la temperatura; pareciera más bien un cambio para camuflarse con el ambiente oscuro, ni con efectos hormonales; al menos que las mismas hormonas lo cambiaran muy rápidamente.

Tiempo de Inmersión.- En casi todas las pruebas de inmersión las lagartijas que fueron obligadas a sumergirse en forma involuntaria el promedio general de los tres estratos poblacionales fue 4,01 (0,9 - 7 min.) muy próximo al promedio de 4,28 (Rango = tres hasta cinco min.) de los 21 individuos (10 machos, ocho hembras y tres juveniles) que al liberarlos escaparon de la mano y cayeron en el agua, éstas se sumergieron solas y el tiempo que permanecieron bajo el agua estuvo dentro del ámbito de los animales sumergidos a propósito. Esto hace suponer que este comportamiento corresponde a la huida ante un depredador. Delgado (1992) en un experimento de inmersión de *N. lemurinus* y *N. humilis*, observó que *N. lemurinus* tenía capacidad para permanecer bajo el agua de 4,45 min en promedio. Mientras que *N. humilis* solo permaneció 2,36 minutos en promedio.

Perchado.- Los *N. aquaticus* pasan la mayor parte del día perchados, en espera de presas para alimentarse, sobre todo en la época lluviosa (mayonoviembre), cuando la humedad relativa (HR) promedio en el interior de la quebrada es mayor del 90% y la temperatura promedio es menor o igual a 20 °C. En la estación seca (diciembre-abril), la HR promedio en el interior de la quebrada es menor del 90% y las temperaturas promedios son mayores o iguales a 21 °C. Parece ser que estos reptiles se esconden en la época lluviosa en el interior de las grietas por algunos días y salen a la superficie solo a alimentarse. Por esto el número de lagartija visible (y por tanto visto en las revisiones) disminuye en la época lluviosa y las pocas que se exhiben permanecen menos tiempo perchado. Otras lagartijas como *A. carolinensis* también pasan más tiempo perchadas (36,7%) durante las horas del día, así como en movimiento (31,4%), parados (29%) y en otras actividades (3%) (Mora, 1991).

El movimiento de cabeza.- El movimiento de cabeza a uno y otro lado, de los *Norops* estacionados puede ser una de las estrategias de localización de presas y observar cuando otro macho o hembra se aproxima a su territorio. En este comportamiento, el porcentaje de tiempo fue diferente entre las estaciones seca y lluviosa para los tres estratos de población. Es posible que esta diferencia se deba a la menor cantidad de animales presentes en la época lluviosa.

Movimiento.- El movimiento de desplazamiento de *N. aquaticus*, se debió a la búsqueda de una nueva percha, para capturar presas, escapar de otra lagartija, aparearse, ir a esconderse para dormir, o para retirarse de la percha. El porcentaje de tiempo utilizado en el desplazamiento en ambas estaciones fue mínimo con relación a lo que permanecieron perchados. En los 30 minutos de observación, en las dos estaciones del año, seca y lluviosa en promedio los juveniles caminaron mayor distancia que las hembras y los machos. La diferencia puede deberse a que los juveniles no son sometidos a territorios de ningún macho; mientras que las hembras si, y los machos para proteger el territorio de otro macho intruso no se alejan del territorio. Los juveniles son satélite de los adultos por tanto deben moverse fuera de la periferia del territorio de los machos. Los machos de *A. polylepis* (Peters, 1873), pasan más de la mitad del día interactuando con otros machos, para esta actividad usan las perchas altas probablemente porque constituyen buenos puntos de ventaja (Andrews, 1991).

Alimentación.- Los machos se alimentan aproximadamente a las mismas horas del día en la época lluviosa y seca. En las hembras y juveniles se notó una ligera diferencia entre las dos estaciones del año en lo referente a la alimentación. En la estación lluviosa las hembras y los juveniles pasan más tiempo dentro de las grietas; mientras que en la estación seca, hembras y juveniles quedan más tiempo expuestos en las perchas. En la estación seca, las temperaturas ambientales son altas mayores de 24 °C, y tanto las hembras como los juveniles pasan más tiempo perchados en el exterior, a la espera de presas para alimentarse. Mientras que los machos en el horario de alimentación, se comportan igual en ambas estaciones del año; hembras y juveniles difieren de los machos adultos.

Según los horarios de alimentación que presentan los juveniles; sugiere que ellos no compiten con los adultos machos y hembras, se exceptúa las 12:00 en la época seca y las 09:00 en la estación lluviosa, que la abundancia de los tres estratos de la población son similares. Cuando los machos están alimentándose, utilizan perchas mucho más bajas. Contrastando con la actividad de los machos, las hembras pueden pasar hasta un 90% de su día activo buscando alimento a su derredor para lo cual usan las perchas bajas (Andrews, 1991). Las lagartijas *Norops*, capturan presas para alimentarse, cuando la temperatura ambiente es mayor de los 23 °C (Fleishman, 1988).

En cautiverio se observó, que N. aquaticus depende del movimiento de la presa para localizar, ya que las presas cercanas eran localizadas y capturadas con rapidez. Cuanto más distante se encontraba la presa, más tiempo tardaban en localizarla y capturarla. Presas muertas con movimiento inducido no atrajeron a los Norops; sin embargo, las flores de ortiga (Myriocarpa largipes), sobre el suelo, sin tener movimiento alguno, de vez en cuando sirvieron de alimento para estas lagartijas. Posiblemente, las flores de ortiga son usadas por los *N. aquaticus*, por tener algún nutriente en particular, quizás muy ricas en proteínas, para complementar la dieta insectívora rica en componentes nitrogenados. Pouch (1973) señala que las lagartijas grandes, requieren de mayor energía para su mantenimiento corporal, pero las más pequeñas tienen una mayor necesidad energética por unidad de peso corporal. Los artrópodos (insectos) como alimento son más abundantes en pequeñas proporciones y más energía por unidad de peso en animales de presa que en plantas. También las plantas toman más tiempo para ser digeridas y el porcentaje de asimilación es más bajo (Bennett & Dawson, 1976).

De acuerdo a las observaciones de este estudio, *N. aquaticus* al igual que otras especies de *Anolis* de bosques, dependieron del movimiento de la presa para localizarla. La lagartija *Norops* por vivir en arroyos con flujo de agua permanente, debe usar estrategias diferentes para localizar la presa. Goodman (1971) indica que los *Anolis* del bosque necesitan del movimiento de la presa para localizarla. Este mismo autor también argumenta que *N. aquaticus* se alimenta de insectos vivos y muertos. Sin embargo, Campbell (1973) observó que ninguna de las dos especies semiacuáticas estudiadas (*A. lionotus* y *A. poecilopus*), se alimentaron de insectos muertos; las observaciones del presente estudio corroboran esta idea.

Los Norops y Anolis, son de hábitos diurnos y se alimentan durante el día de invertebrados que capturan en la hojarasca y arbustos. En el campo y cautiverio, se observó que entre machos, hembras y juveniles, en el uso de los tamaños de presas, no hay competencias; cada estrato de población, se alimenta de un determinado nivel de tamaño de presas; los machos capturan las presas más grandes, las hembras comen presas medianas y los juveniles presas pequeñas. Los tamaños promedios de las presas que consumieron estas lagartijas en el campo, midieron 17,4 mm en promedio (R = 4,7 - 49,5 mm), los tamaños antes referidos fueron mayores que los observados por Sexton et al. (1972) y Talbot (1979) en N. limifroms y N. humilis, alcanzaron un tamaño promedio de 6,37 mm, por ser lagartijas de menor tamaño. Morton (1980), encontró que los juveniles, las hembras y los machos de N. limifrons, comieron tamaños de presas entre 4,77 - 6,11 mm respectivamente. Mientras que (Andrews, 1971; Campbell, 1973; Andrews & Rand, 1990) indican que las presas de los adultos de N. limifrons, N. polylepis y A. garmani, se alimentaron de presas que tuvieron una longitud corporal entre 8-9 mm en promedio.

El movimiento de balanceo corporal en los *N. aquaticus* machos siempre estuvo asociado con el despliegue de abanico gular, y fue exhibido cuando presenciaron el acercamiento de una lagartija u otro animal pequeño a su territorio, y lo hicieron en defensa de su área de apareo. Goodman (1971) y Campbell (1973) observaron el comportamiento de balancear el cuerpo en *A. lionotus* y *A. poecilopus* respectivamente, acertadamente lo mismo como se observó en *N. aquaticus*. Los machos de otras especies de *Norops* y *Anolis* siempre están para defender su territorio de cualquier intruso y también para atraer y cortejar a las hembras (Campbell, 1973; Andrews 1979; Márquez, 1994; Márquez *et al.*, 2005; Márquez *et al.*, 2009) y *N. aquaticus* se comportó de la misma manera, inclusive hasta con las pequeñas aves.

La diferencia en el despliegue del abanico gular de los machos entre las dos temporadas del año, puede deberse a las bajas temperaturas que ocurren en la época lluviosa. Con más calor estas lagartijas son más activas; lagartijas son más letárgicas cuando las temperaturas son bajas; también los apareo ocurren con más frecuencia en la época seca, cuando las temperaturas son más altas. El despliegue de abanico gular fue más frecuente cuando hubieron los picos de cortejo monta y copulación, cuando las hembras estuvieron receptivas en la época seca. Según Andrews (1979), las lagartijas machos usan el abanico gular para anunciar su presencia y territorio a otros machos, para atraer hembras, cortejarlas e inducirlas a copular.

El porcentaje de animales parasitados era considerable, tanto en la estación seca como en la lluviosa. Sin embargo, no se cuenta con suficientes datos para discutir la importancia de los efectos de este parasitismo sobre la lagartija huésped *N. aquaticus*. Campbell (1973), encontró una especie de nemátodo que parasitaba a las lagartijas semiacuáticas *A. poecilopus* y *A. lionotus*, similar a los encontrados en *N. aquaticus*. El nematodo *Fusarium solani* propios de la especie, de similar forma y color al de los *N. aquaticus* ocurre también en los excrementos de *Conolophus subcristatus* (Márquez *et al.*, 1990).

CONCLUSIONES

- Los *N. aquaticus* machos, hembras y juveniles en la época lluviosa cubren un mayor ámbito de hogar con relación a la época seca.
- Las hembras en huida del depredador, se mantienen ligeramente más tiempo sumergidas bajo el agua que los machos y los juveniles.
- Los machos, hembras y juveniles, por lo general se mantienen la mayor parte del día perchados. Las demás actividades diarias, las realizan en tiempos ligeramente cortos.
- Los *N. aquaticus* se alimentan de presas más grandes con respecto a otras especies de anolinos, *N. limifrons*, *N. humilis*, *N. polylepis* y *A. garmani*; estudiados por otros autores.

AGRADECIMIENTOS

Nuestra sincera gratitud a las familias Robinson y Porras por permitirnos vivir y realizar todo el estudio en sus propiedades. Al William Eberhard por sus valiosos comentarios al manuscrito y a todas y cada una de las personas de la UCR y fuera de ella, que ayudaron de una u otra manera a terminar esta investigación. A Omar Achi por la elaboración de los dibujos.

REFERENCIAS

- **Andrews, R.M.** 1971. Structural habitat and time budget of a tropical *Anolis* lizard. *Ecology* 52: 262-270.
- **Andrews, R.M.** 1979. Reproductive effort of female *Anolis limifrons* (Sauria: Iguanidae). *Copeia* 1979: 620-626.
- **Andrews, R.M.** 1991. La lagartija, anole, Anolis Lizard (*Norops polylepis*). Pp. 413-415. En: Janzen, D. H. (ed). *Historia Natural de Costa Rica*. Editado en Costa Rica.
- Andrews, R.M. & A.S. Rand. 1990. Reproducción estacional y fluctuaciones poblacionales a largo plazo de la lagartija *Anolis limifrons*. Pp. 469-476. En: Leigh E. G., Jr., A.S. Rand y D. M. Windsor (Eds). *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Editorial Presencia Ltda. Colombia.
- **Bennett, A.F. & W.R. Dowson.** 1976. Metabolism. In Biology of the Reptilia, Vol. 5, ed. C. Gans. London. Academic Press.
- Campbeell, H.W. 1973. Ecological observations on *Anolis lionotus* and *Anolis poecilopus* (Reptilia, Sauria) in Panamá. *Am. Mus. Nat. Hist. Univ. Florida*. No. 2516.
- **Cope, E.D.** 1876. On the Batrachia and Reptilia of Costa Rica with notes on the herpetology and ichthyology of Nicaragua and Perú. *J. Acad. Natur. Sci. Philadelphia* 2: 93-152.
- **Delgado, P.** 1992. Aspectos sobre comportamiento de *Norops lemurinus* y *Norops humilis* (Iguanidae). *Ecología de Poblaciones* 92-2: 116-121.
- **Duelman, W.E.** 1978. The Biology of an Equatorial Herpeto-fauna in Amazonian Ecuador. *Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 65: 1-352.
- **Fitch, H.S.** 1970. Reproductive Cycles of lizards and snakes *Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 52: 1-247.
- **Fleishman, L.J.** 1988. The social behavior of *Anolis auratus* a grass Anole from Panamá. *Journal of Herpetology* 22: 13-23.
- Frost, D.R. & R. Etheridge. 1989. A Phylogenetic Análisis and Taxonomy of Iguanian Lizards (Reptilia:Squamata). *Misc. Phl. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 81: 1-65.
- **Gomez**, **L.D.** 1986. *Vegetación de Costa Rica*. Editorial Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica.
- **Goodman, D.E. 1971.** Differential selection among inmobile prey among terrestrial and riparian lizards. *Am. Midl. Nat.* 86: 217-219.
- **Guyer, C. & J.M. Savage.** 1986. Cladistic relationships among Anoles (Sauria: Iguanidae). *Syst. Zool.* 35: 509-531.

- **Hertz, P.E.** 1975. Thermal passivity of tropical forest lizard *Anolis polylepis*. *J. Herp.* 8:323-327.
- **Herrera**, **W.** 1985. *Clima de Costa Rica*. Editorial Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica.
- **Leal, M. & J.B. Losos.** 2000. Behavior and ecology of the Cuban "chipojos bobos" *Chamaleolis barbatus* and *C. porcus. J. Herpetol.* 34: 318-322.
- **Márquez, C., S. Rea. & F. Llerena.** 1990. Reproducción y Crianza de tortugas e Iguanas Terrestres en Cautiverio. Informe Anual 1990 (1986-1987) ECChD: 76-79.
- **Márquez, C.** 1994. Historia Natural de Anolis aquaticus, Taylor 1956 (Sauria: Polychridae en la quebrada la Palma, Puriscal San José, Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- Márquez, C., J.M. Mora, F. Bolaños & S. Rea. 2005. Aspectos de la biología Poblacional en el Campo de *Anolis aquaticus*, Sauria: Polychridae en Costa Rica. *Ecol. Apl.* 4(1 y 2): 59-69.
- Márquez, C. & L. Márquez. 2009. Reproductive biology in the wild and incaptivity of *Anolis aquaticus* (Sauria: Polychrotidae) in Costa Rica. *Bol. Téc. 8, Ser. Zool.* 4-5: 50-73.
- Márquez, C., L. Márquez, S. Rea & J. Márquez. 2009. Demografía de la población de *Anolis aquaticus* (Sauria Polychrotidae) de la quebrada La Palma de Puriscal, Costa Rica. *Rev. Ecua. de Med. y Cien. Biológicas* 30(1 y 2): 62-77.
- **Mora, J.M.** 1991. Lizard community structure and long-term changes in relation to plant communities on the Welder Wildlife refuge. Tesis Ph.D., Texas University Texas A & M, Texas, USA.
- Morton, E.S. 1980. Adaptations to seasonal changes by migrant land birds in The Panamá Canal Zone. Pp.437-453 En: A. Keast y E. S. Morton. (Eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology behavior distribution and conservation*. Smithsonian, Washington, D. C.
- **Peters, W.** 1863. Eine mittheilung uber einige neue Arten der Saurier-Gattung Anolis. Monatsb. Akad. Wiss. Berlin, Germany.
- Pough, F.H. 1973. Lizard energetics and diet. Ecology 54: 836-844.
- **Rand, W.M., & A.S. Rand.** 1976. Agonistic behavior in nesting iguanas: a stochastic analysis of dispute settlement dominated by the minimization of energy cost. *Z. Tierpsichologie* 40: 279-299.
- **Rueda**, **J.V.** 1989. Un nuevo extraordinario saurio de color rojo (Iguanidae: *Anolis*) para la Cordillera Occidental de Colombia. *Trianea* 3: 85-92.
- **Savage, J.M. & J. Villa.** 1986. Herpetofauna de Costa Rica Society for the study of Amphibians and Reptile. New York.
- **Savage, J.M. & C. Guyer.** 1989. Infrageneric classification and species composition of the Anole Genera, *Anolis, Ctnonotus, Dactyloa, Norops* and *Semiurus* (Sauria: Iguanidae). *Amphibio Reptilia* 10: 105-116.
- **Sexton, O.J., J. Bauman & E.P. Ortteb.** 1972. Seasonal food habits of *Anolis limifrons*. *Ecology* 53: 182-186.
- **Talbot, J.J.** 1979. Time budget, niche overlap, inter-and intraspecific aggression in *Anolis humilis* and *A. limifrons. Copeia* 1979: 472-481.

- **Taylor, E.H.** 1956. A review of the lizards of Costa Rica. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 38: 1-322.
- **Valerio, C.E.** 1991. *La diversidad Biológica de Costa Rica*. Editorial Heliconia. Fundación Neotrópica, San José, Costa Rica.
- Williams, E.E. 1976. South American Anoles: The species group. *Papeis Avulsos Zool.* 29: 259-268.
- **Young, J.Z.** 1977. *La vida de los vertebrados*. Segunda Impresión, Ediciones Omega. S.A. Barcelona, España.
- **Zar, J.H.** 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth Ed. Prentice -Hall, Englewood Cliffs, N.J. USA.