

Universidad de Costa Rica
Sistema de Estudios de Posgrado

Historia Natural de *Anolis aquaticus* Taylor 1956 (Sauria:
Polychridae) en la quebrada la Palma, Puriscal
San José, Costa Rica

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del
Programa de Estudios de Posgrado en Biología
para optar el grado de Magister Scientiae.

Cruz Márquez Baltán

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio" Costa Rica
1994

Dedicatoria

A mis padres
esposa e hijos y a la
memoria de Douglas Robinson

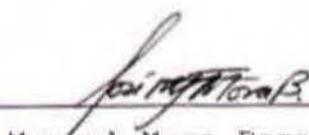
Agradecimientos

A la Estación y Fundación Charles Darwin para las Islas Galápagos por el financiamiento de mis estudios. Al Fondo Mundial para la Naturaleza Coordinación Regional para Centroamérica por el financiamiento parcial a esta investigación. Douglas Robinson, José Manuel Mora, William Eberhard, Rafael Arturo Acuña Mesén, Julieta Carranza, Gisselle Mora, Edgar Gutiérrez y Federico Bolaños por el asesoramiento y valiosas discusiones en la preparación del trabajo y revisión del manuscrito. A todos y cada uno de los profesores que de una u otra manera me impartieron sus conocimientos. Gerardo Fornas, dueño de la propiedad donde se desarrolló la investigación. Omar Achí por los dibujos y mapas. A mi esposa Solanda Rea, por su invaluable ayuda para terminar mi investigación, a la Familia Robinson por permitirme vivir durante mis estudios en su propiedad y a Linda Cayot, por su apoyo para culminar mi Maestría.

También agradezco a Federico Bolaños, Federico Valverde, Carlos Villalobos, Paul Hanson, William Eberhard, David Hollis, Gisselle Mora, María de los Angeles Morales, Nelson Zamora, Daniel Brook y Julieta Carranza. Ellos colaboraron con la identificación de los especímenes de: insectos, depredadores, plantas, parásitos y organismos saprófitos.

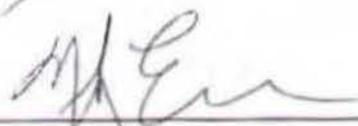
Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae.

Director de Tesis



José Manuel Mora Benavides, Ph.D.

Miembro del Comité



William G. Eberhard Crabtree, Ph.D.

Miembro del Comité



Rafael Arturo Acuña Mesén, MSc.

Directora del Programa



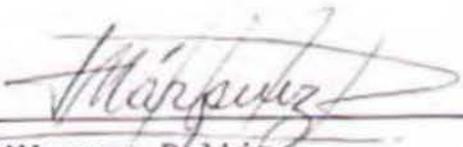
Julieta Carranza Velásquez, Ph.D.

Decano o Sustituto



Yamileth González García, Ph. D.

Candidato



Cruz Márquez Baltán

Indice

Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Hoja de aprobación.....	v
Indice	vi
Resumen.....	ix
Lista de Cuadros.....	xi
Lista de Figuras	xiv
Lista de Abreviaturas	xix
Introducción	1
Material y Métodos.....	4
Area de Estudio	4
Extensión Potencial del Habitat.....	10
Dimorfismo Sexual	11
Morfometría	15
Comportamiento	16
Reproducción.....	18
Cortejo y Cópula	19
Ovoposición e Incubación	19
Análisis Estadísticos.....	21
Resultados	23
Ambiente	23

Distribución	23
Extensión Potencial del Hábitat	23
Ambito de Hogar	25
Dimorfismo Sexual.....	29
Estructura de la Población.....	34
Fluctuación y Densidad de la Población	38
Comportamiento	41
Tiempo de Inmersión	41
Coloración	41
Modelos de Conducta	44
Perchado	47
Mueve Cabeza	47
Camina	47
Gira	53
Comen	53
Balaneo del Cuerpo	58
Perseguir.....	58
Despliegue de Abánico Gular	59
Reproducción	59
Madurez Sexual de Machos y Hembras	59
Tamaño de Gónadas	61
Cortejo y Cópula.....	67
Descripción de la Cópula	67

Areas de Anidación	70
Cantidad de Huevos	71
Forma, Color y Tamaño de los Huevos.....	73
Incubación	77
Nacimiento y Tamaño de las Crias	79
Crecimiento de las Crias	79
Reclutamiento y Permanencia de Juveniles, Machos y Hembras	80
Depredadores.....	83
Parásitos	85
Discusión	87
Población	87
Comportamiento.....	89
Reproducción	94
Conclusiones	100
Literatura Citada	102

Resumen

Se estudió la historia natural de *Anolis aquaticus* Taylor 1956 de la quebrada La Palma de Puriscal. El macho fue de mayor tamaño que la hembra en las 13 regiones corporales medidas. Los machos adultos percharon más distantes del agua que las hembras y juveniles; en general los individuos pasaron la mayor parte del día perchados y se alimentaron de insectos y de vez en cuando de flores de ortiga (*Myriocarpa largipes*). Las hembras caminaron más distancia que los machos y juveniles durante 30 min. de observación. Hubo diferencias en la abundancia de machos, hembras y juveniles en la estación seca y lluviosa, y las densidades de población variaron entre 149 anolis/ha - 1008 anolis/ha. La estructura de la población en machos y hembras tiene forma similar; las hembras alcanzan la madurez sexual a menor tamaño en longitud hocico ano (LHA) que los machos y presentaron tasas de crecimiento superior a ellos. Durante el apareamiento, ellas eligen el sitio para copular, se reproducen todo el año y desovan de 1-2 huevos por camada en 25 a 50 días. En cautiverio las temperaturas promedio de incubación fueron de 22 a 25°C y el tiempo de incubación fue de 75 a 85 días.

Los machos tuvieron un número más alto de reclutamiento que las hembras y presentaron un ámbito de hogar estacional y anual más grande que las hembras y juveniles. Los *A. aquaticus* de la Palma, son depredados por serpientes y cangrejos y estuvieron parasitados por dos especies de nemátodos.

Lista de Cuadros

- Cuadro 1: Promedios (\bar{X}) y Desviaciones Estándar de la distancia a que se encontró *Anolis aquaticus* desde el agua y hacia afuera, en la época seca (diciembre - abril) y lluviosa (mayo- noviembre), en la quebrada La Palma de Puriscal.....26
- Cuadro 2: Ambito de hogar promedio (\bar{X}) de *Anolis aquaticus* en las estaciones seca (diciembre - abril) y lluviosa (mayo- noviembre), en la quebrada La Palma de Puriscal.....27
- Cuadro 3: Analisis de varianza (Anova de una cola) para la comparación del dimorfismo sexual de *Anolis aquaticus* machos y hembras de la quebrada La Palma de Puriscal.....30
- Cuadro 4: Valores de r y P de la relación de LHA con otros parámetros corporales medidos en 29 machos y 34 hembras de *Anolis aquaticus* de la quebrada La Palma de Puriscal.....31

Cuadro 5:	Estimaciones mensuales de densidades de la población de <i>Anolis aquaticus</i> de la quebrada La Palma de Puriscal.....	42
Cuadro 6:	Tiempo promedio en minutos, desviaciones y ámbito de individuos de <i>Anolis aquaticus</i> sumergidos en el agua.....	43
Cuadro 7:	Valores calculados del Dmax (Kolmogorov-Smirnov) de los modelos de comportamientos de <i>Anolis aquaticus</i> machos en las estaciones seca y lluviosa de 1992, en la quebrada La Palma de Puriscal.....	49
Cuadro 8:	Valores calculados del Dmax (Kolmogorov-Smirnov) de los modelos de comportamiento de <i>Anolis aquaticus</i> hembras en las estaciones seca y lluviosa de 1992, en la quebrada La Palma de Puriscal.....	49
Cuadro 9:	Valores calculados del Dmax (Kolmogorov-Smirnov) de los modelos de comportamiento de <i>Anolis aquaticus</i> juveniles en las estaciones seca y lluviosa de 1992, en la quebrada La Palma de Puriscal.....	50

Cuadro 10: Especies y tamaños promedios de las presas que comió <i>Anolis aquaticus</i> de la quebrada La Palma de Puriscal.....	55
Cuadro 11: Cantidad de huevos en el vientre de las hembras de <i>Anolis aquaticus</i> de la quebrada La Palma de Puriscal.....	72
Cuadro 12: Tasas de crecimiento (TC) promedio por día y por mes de <i>Anolis aquaticus</i> machos, hembras y juveniles recapturados durante 17 meses (1991-1993) en la quebrada La Palma de Puriscal.....	81
Cuadro 13: Depredadores potenciales de <i>Anolis aquaticus</i> en la quebrada La Palma de Puriscal.....	84

Lista de Figuras

- Fig. 1: Ubicación del sitio de estudio y distribución de *Anolis aquaticus* en Costa Rica.....5
- Fig. 2: Precipitación promedio mensual en 1991 en la estación metereológica de Puriscal y de enero-diciembre 1992 y enero-marzo de 1993 en la quebrada La Palma de Puriscal..... 7
- Fig. 3: Humedad Relativa (H.R.) promedio mensual de diciembre de 1991, enero-diciembre 1992 y enero-marzo de 1993, en la quebrada La Palma de Puriscal..... 8
- Fig. 4: Temperaturas promedio máximas, mínimas y ambiental, de diciembre de 1991, enero-diciembre 1992 y enero-marzo de 1993, en la quebrada la Palma de Puriscal.....9
- Fig. 5: Area de estudio quebrada La Palma de Puriscal (a-t = distribución de las cascadas).....12
- Fig. 6: Diferenciación de la región ventrogular entre machos y hembras en la etapa juvenil de *Anolis aquaticus* (a= región ventrogular).....13

Fig. 7: Distribución de los <i>Anolis aquaticus</i> machos, hembras y juveniles de la quebrada La Palma de Puriscal.....	24
Fig. 8: Desplazamiento anual y estacional de <i>Anolis aquaticus</i> machos, hembras y juveniles de la quebrada La Palma de Puriscal.....	28
Fig. 9: A-F Relación de la longitud del cuerpo con otras regiones corporales medidas de <i>Anolis aquaticus</i> machos y hembras de la quebrada La Palma de Puriscal (A= longitud cuerpo vs diámetro dorsal de la cola; B=longitud cuerpo vs longitud cabeza C= longitud cuerpo vs ancho cabeza D=longitud cuerpo vs longitud húmero; E= longitud cuerpo vs región externa del segundo dedo de la pata posterior derecha; F= longitud del cuerpo vs longitud de la tibia).....	33
Fig. 10: Estructura de la población de <i>Anolis aquaticus</i> capturados y medidos entre 1991-1993 de la quebrada La Palma (M=machos, H=hembras).....	35
Fig 11: Número de <i>Anolis aquaticus</i> machos, hembras y juveniles capturados según mes en la quebrada La Palma de Puriscal.....	36

Fig. 12: Porcentaje de <i>Anolis aquaticus</i> machos, hembras y juveniles recapturados según mes en la quebrada La Palma de Puriscal.....	37
Fig. 13: Abundancia de <i>Anolis aquaticus</i> en relación con la precipitación promedio mensual en la estación meteorológica de Puriscal, de 1991, enero-diciembre 1992 y enero-marzo de 1993 en la quebrada La Palma de Puriscal.....	39
Fig. 14: Fluctuación y tamaño de población mensual observado y estimado (con \pm EE y límites de confianza al 95%) de <i>Anolis aquaticus</i> de la quebrada La Palma de Puriscal.....	40
Fig. 15: Abundancia relativa de <i>Anolis aquaticus</i> 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.....	45
Fig. 16: Porcentajes de tiempo diario utilizado en cada acción realizada por <i>Anolis aquaticus</i> (Machos = M, Hembras = H y juveniles = J) por estaciones del año.....	48
Fig. 17: Distancia promedio que caminaron los <i>Anolis aquaticus</i> machos, hembras y juveniles, durante media hora de observación en dos días de cada mes de 1992 en la quebrada La Palma de Puriscal.....	52

Fig. 18: Relación de la distancia de *Anolis aquaticus* machos, y hembras a la presa y el tiempo que tardaron para localizarla en condiciones naturales y cautiverio.....56

Fig. 19: Relación de la distancia de *Anolis aquaticus* machos, hembras y juveniles a la presa y el tiempo que tardaron para ir hacia ella en condiciones naturales y cautiverio.....57

Fig. 20: *Anolis aquaticus* macho en despliegue de abanico gular.....60

Fig. 21: Madurez sexual de gónadas de *Anolis aquaticus* machos, (a) Testículos, (b) Tubo seminíferos, (c) Riñón, (d) Hemipenes, (e) Cloaca.....62

Fig. 22: Gónada de *Anolis aquaticus* macho, vista ventral. (a) Testículo, (b) Tubo seminífero, (c) Porción de riñón, (d) Hemipenes.....63

Fig. 23: Longitud de los testículos en relación al largo del cuerpo de los *Anolis aquaticus* machos.....64

Fig. 24: Madurez sexual de gónadas de <i>Anolis aquaticus</i> hembras. (a) Ovarios, (b) Oviductos, (c) Riñón, (d) Cloaca, (e) Huevo en desarrollo.....	66
Fig. 25: Cortejo y cópula de <i>Anolis aquaticus</i> en la quebrada La Palma, Puriscal (A) El macho se acerca y con la lengua toca la cadera de la hembra. (B) El macho sube al dorso de la hembra. (C) El macho realiza la intromisión de su genital en la cloaca de la hembra. (D) La pareja se separa y limpian su cloaca.....	68
Fig. 26: A-J. Relación de la longitud hocico ano con el peso de 10 machos y 10 hembras de <i>Anolis aquaticus</i> con más frecuencia recapturados en la quebrada La Palma de Puriscal. Cada gráfico corresponde a un macho y a una hembra (M=machos, H=hembras)	74
Fig. 27: Forma y tamaño de los huevos de <i>Anolis aquaticus</i>	76

Fig. 28:	Temperaturas promedio en el interior de la incubadora artificial que contenía 10 huevos de <i>Anolis aquaticus</i> , en una de las grietas y en la quebrada en que desovan los anolis, durante las 24 y 12 horas del día por el tiempo que tardó la incubación hasta la eclosión.....	78
Fig. 29:	Curvas de crecimiento de LHA de 10 Machos y 3 Hembras, de acuerdo al número de días después de la primera captura de <i>Anolis aquaticus</i> de la quebrada La Palma de Puriscal (M=machos, H=hembras, LHA= Longitud hocico ano).....	82
Fig. 30:	Nemátodos parásitos de <i>Anolis aquaticus</i>	86

Lista de Abreviaturas

A.....	<i>Anolis</i>
aprox.....	Aproximado
cm	Centimetro
D.....	Dorsal
g.....	Gramos
g.l.....	Grados de libertad
ha.....	Hectárea
HC.....	Hembras en cautiverio
HN.....	Hembras en condiciones naturales
HR.....	Humedad relativa
JN.....	Juveniles en condiciones naturales
L.....	Largo
LHA.....	Longitud hocico ano
m.....	Metro
m ²	Metro cuadrado
MAB.....	Mueve abánico gular
MC.....	Machos en cautiverio
min.....	Minuto
mm	Milimetro
MN.....	Machos en condiciones naturales
N.....	Población
n.....	Muestra

N.Recap.....Número de animales recapturados
°C.....Grados centígrados
P.....Probabilidad
R.....Región
post.....Posterior
r.....Regresión
r².....Tasa de crecimiento
2do.....Segundo lugar

Introducción

El género *Anolis* (Sauria: Polychridae) se distribuye desde Estados Unidos hasta Brasil, desde el nivel del mar hasta los 2000 msnm (Williams, 1976; Duellman, 1978; Guyer y Savage, 1986; Frost y Etheridge 1989; y Savage y Guyer, 1989). *Anolis* 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, 1973; y Rand y Rand, 1976).

En Costa Rica existen 27 especies del género *Anolis* (Taylor, 1956; Fitch, 1970; Savage y Villa, 1986). Los anolis son de hábitos diurnos y se alimentan durante el día de invertebrados que capturan en la hojarasca y arbustos. Las presas de los adultos de *A. limifrons*, *A. polylepsis* y *A. garmani* tienen una longitud de 8-9 mm en promedio (Andrews, 1971; Sexton et al., 1972; Campbell, 1973; Andrews y Rand, 1990). La longitud del cuerpo de los *Anolis* de Costa Rica, varía desde 41 mm (*A. humilis*), hasta 160 mm (*A. insignis*), (Savage y Villa, 1986).

La evolución del dimorfismo sexual en tamaño (uno de los sexos es más grande que otro en una especie) fue uno de

los primeros problemas explicados por la teoría de selección sexual (Darwin, 1871). En la mayoría de los géneros y especies de la familia Polychridae, el macho es más grande que la hembra. Diferencias en tamaño entre machos y hembras pueden reducir la competencia por alimento u otras necesidades entre ellos (Rand, 1967).

Se ha estudiado la estructura y densidades de población de *A. polylepis* y de *A. limifrons* en Costa Rica (Andrews, 1971, 1988 y 1991, Andrews y Rand 1990), Fitch (1970, 1972, 1973 y 1975), en cuanto al ciclo reproductivo, estructura de la población, sobrevivencia, variación, simpatria e interrelación de los *Anolis* en Costa Rica y Panamá. Fleishman (1986 y 1988) realizó estudios de comportamiento social de *A. auratus* en Panamá y Guyer (1986, 1988) estudió la alimentación y patrones de reproducción de *A. humilis* en Costa Rica.

No existen estudios detallados de *Anolis aquaticus* Taylor 1956 en Costa Rica por lo que este estudio involucra aspectos de historia natural de esta especie. Se plantearon los siguientes objetivos: (1) Generar información sobre los patrones de actividad diaria; (2) Averiguar la estructura de la población; (3) Estimar el tamaño de la población; (4) Medir la extensión potencial del habitat; (5) Averiguar el dimorfismo sexual de la especie desde el punto de vista

morfológico; y (6) Proporcionar información acerca de la reproducción de *Anolis aquaticus*.

En las 27 especies de *Anolis* de Costa Rica analizadas por Taylor (1956) a la especie de este estudio la consideró como una subespecie de *Anolis aquaticus*. Por consiguiente en adelante esta lagartija será considerada como *A. aquaticus*.

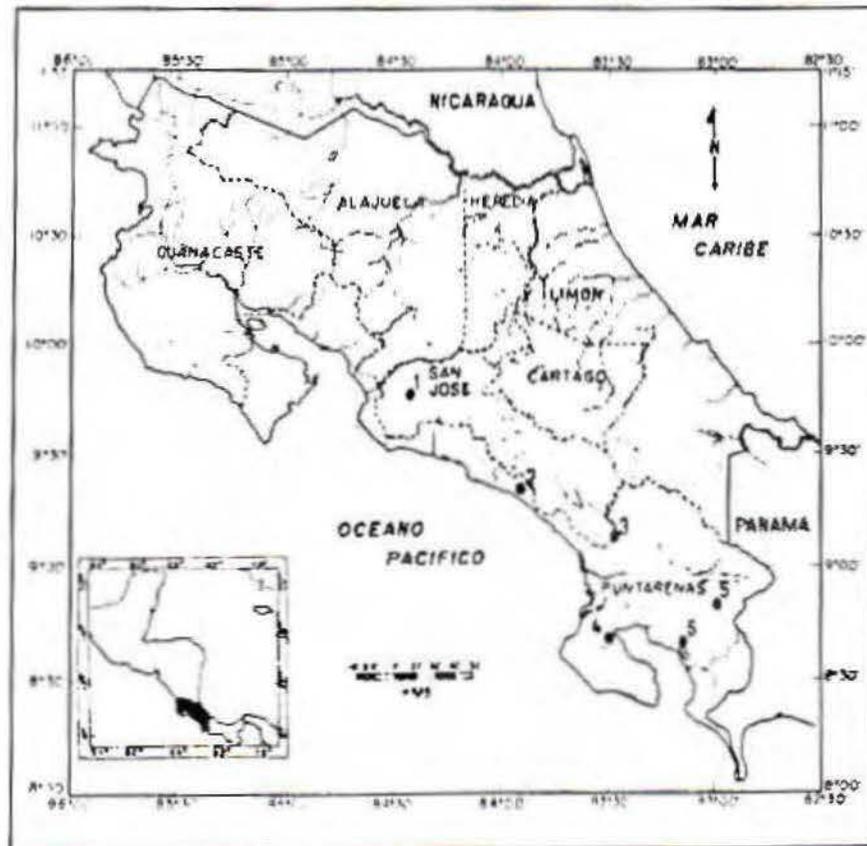
Material y Métodos

La investigación se llevó a cabo de 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 Puerto Quepos, Provincia de San José, Costa Rica ($9^{\circ}45'N, 84^{\circ}27'O$), a una altitud de 910 msnm (Fig.1). Se trabajó con 292 individuos incluidos machos, hembras y juveniles.

Area 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 $0,89 \pm 0,30m$ en promedio (de $0,30-1,44$ $n= 15$ mediciones); en la época lluviosa, su cauce mide $1,09 \pm 0,34m$ en promedio ($0,50-1,64$ $n= 15$ mediciones). A lo largo de la quebrada existe un bosque ripario, arbóreo-arbustivo y herbáceo que comienza desde el borde del agua hasta 50-100 m fuera de la quebrada, seguido por potreros en ambos márgenes.

El sitio de estudio se encuentra localizado, según el sistema de zonas de vida de Holdridge, en el bosque húmedo Premontano (Valerio, 1991). Según los tipos de vegetación de Costa Rica (Gómez, 1986), se clasifica entre las formaciones



- 1- QUEBRADA LA PALMA DE PURISCAL
- 2- PLAYA DOMINICAL
- 3- PALMAR NORTE
- 4- RINCON DE OSA
- 5- LAS CRUCES (SA VITO)
- 6- GOLFITO

Fig.1 Ubicación del sitio de estudio y distribución de *Anolis aquaticus* en Costa Rica.

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).

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 ciclómetro 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-noviembre (>300mm de precipitación) . Los dos años de estudio tuvieron una precipitación promedio mensual diferente, con picos en mayo-setiembre de 1991 (promedio anual=2103 mm) y junio-octubre de 1992 (promedio anual= 2279 mm) (Fig. 2). Los promedios mensuales de la humedad relativa dentro y fuera de la quebrada en los meses de estudio fueron variables (Fig. 3). 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. 4).

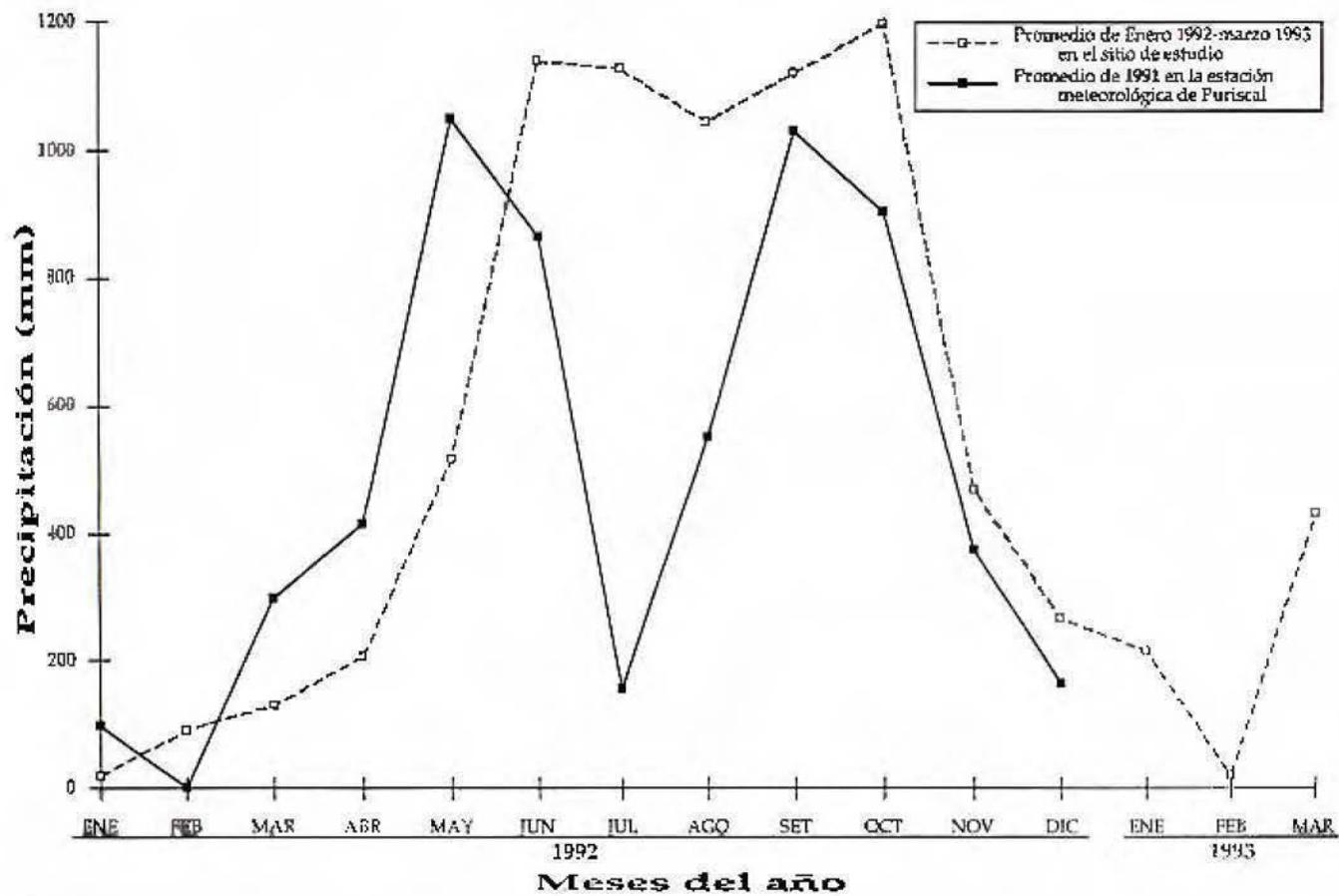


Fig. 2
 Precipitación promedio mensual en 1991 en la estación meteorológica de Puriscal, y de enero-diciembre 1992 y enero-marzo de 1993 en la quebrada La Palma de Puriscal.

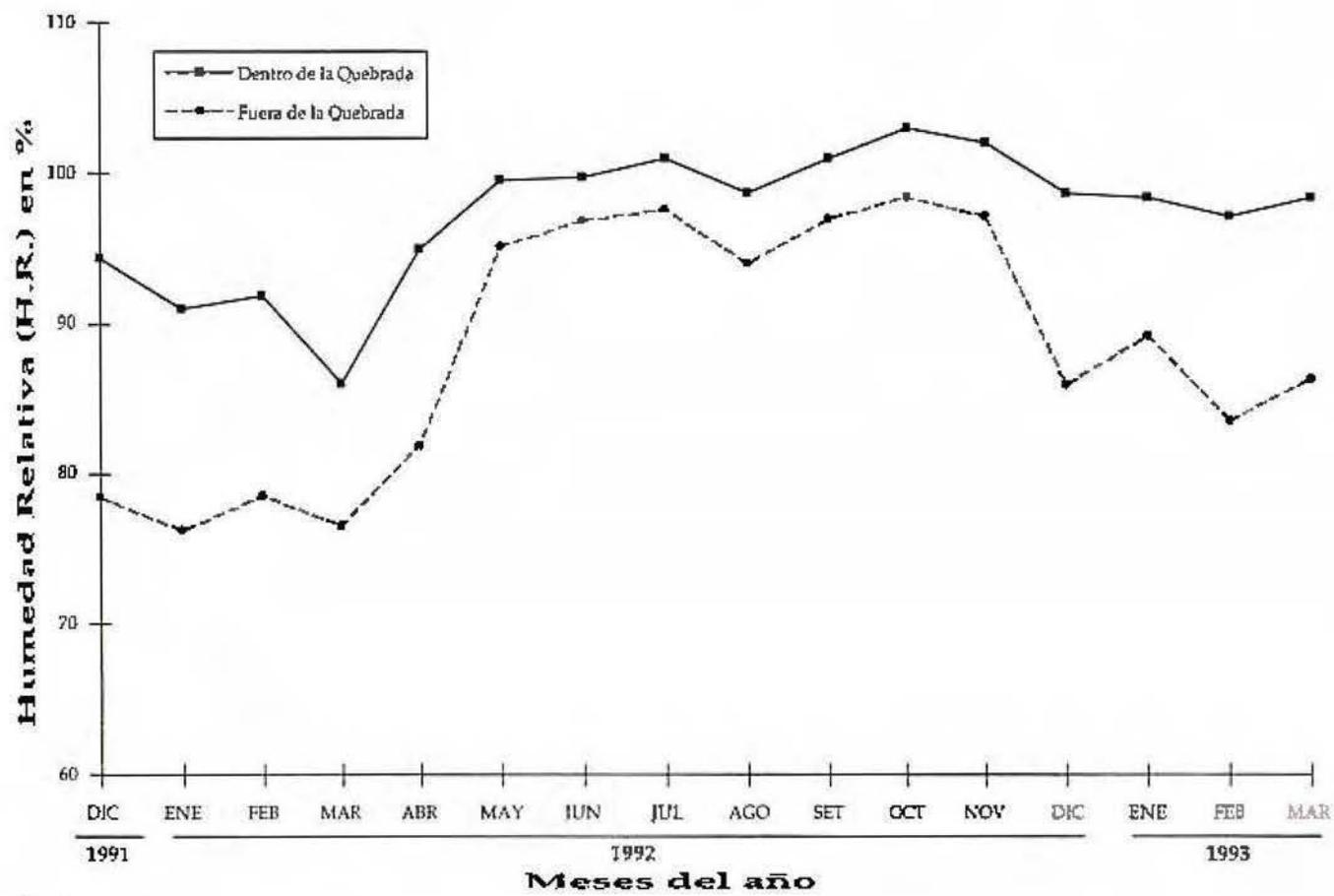


Fig. 3
 Humedad Relativa (H.R.) promedio mensual de diciembre de 1991, enero-diciembre 1992 y enero-marzo de 1993, en la Quebrada La Palma de Puriscal.

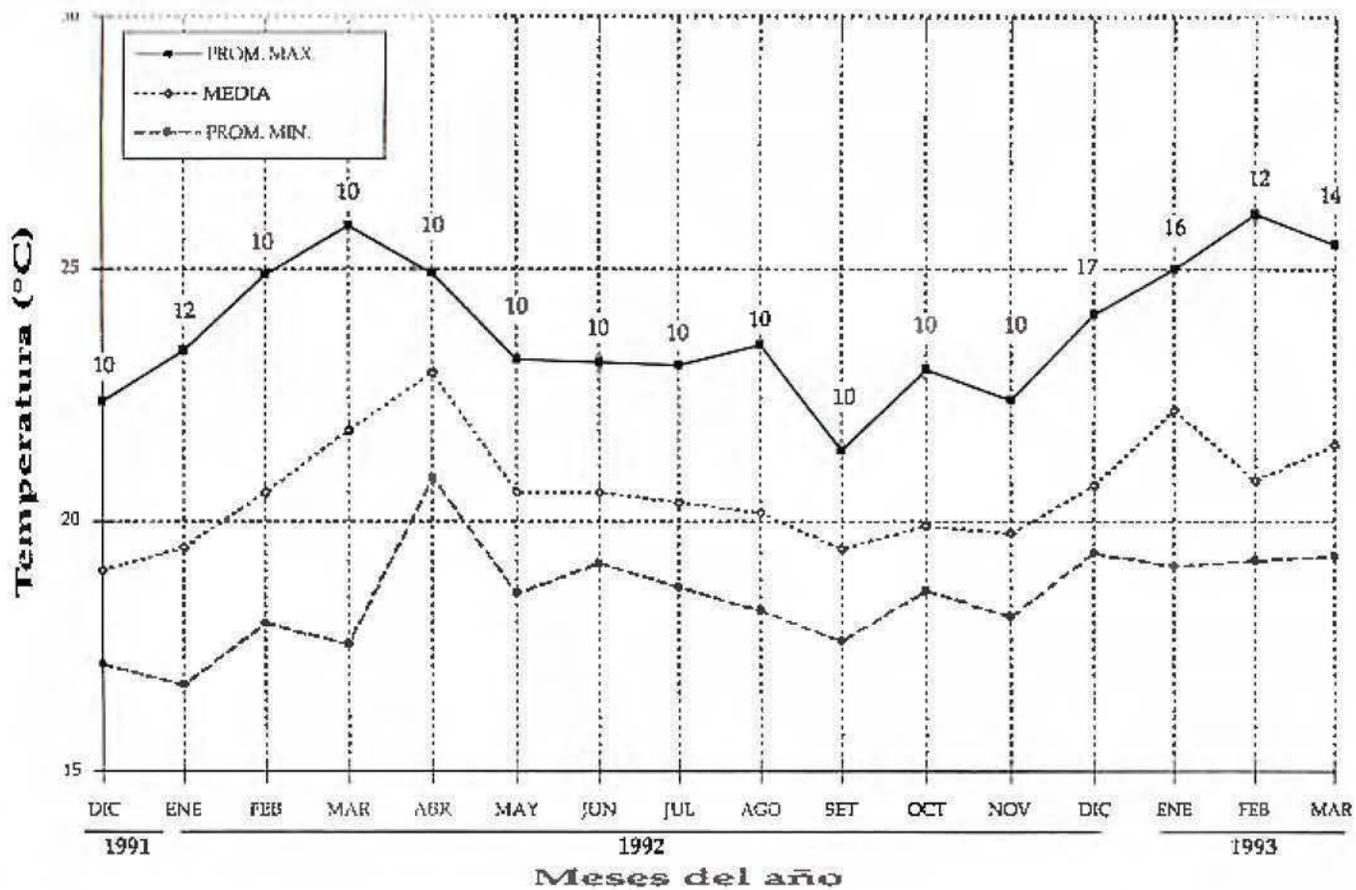


Fig. 4 Temperaturas promedio máximas, mínimas y ambiental, de diciembre de 1991, enero-diciembre 1992 y enero-marzo de 1993, en la quebrada La Palma de Puriscal.

Extensión Potencial del Habitat

La extensión potencial del habitat fue estimada de la siguiente manera: con una cinta métrica metálica 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. 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.

El ámbito de hogar fue calculado de la siguiente manera: se midió la distancia que recorrió cada *Anolis* entre las capturas (de 2 a 7 veces las hembras y juveniles, y de 2 a 8 veces los machos). Asimismo, se consideró la distancia desde el lugar de captura de cada animal hasta el borde del agua (que fue desde 5 cm hasta 7 m). Para obtener el área de vida de los animales, se multiplicó el recorrido total de cada individuo por 14 m. Se consideró que las lagartijas podían alejarse hasta 7 m del agua en cada uno de los 2 márgenes de la quebrada.

Para conocer la dispersión de los animales, se establecieron 10 transectos transversales de 20 m, 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. 5).

Para estimar la densidad de la población se consideró dos tipos de área: 1) Una de 406 m de largo por 14 m de ancho ($406 \text{ m} \times 14 \text{ m} = 5684 \text{ m}^2 = 0,57 \text{ ha}$), que incluyó a toda el área revisada de la quebrada en donde las lagartijas estaban más dispersas. 2) Una de 200 m de longitud por 14 m de ancho ($200 \text{ m} \times 14 \text{ m} = 2800 \text{ m}^2 = 0,28 \text{ ha}$) en donde los animales estuvieron más agrupados durante el año.

Dimorfismo sexual

Se diferenciaron los machos y las hembras en condiciones naturales (sin capturar) con base en las siguientes características físicas: En los machos, la región gular es de color café claro con bandas marrón y se puede percibir rasgos de su abanico gular (papada). La región gular de la hembra es clara con bandas café, no se le observa rasgos de papada (Fig. 6).

Para conocer el dimorfismo sexual se utilizaron todos los parámetros corporales medidos, y el peso de los machos mayores de 55 mm y hembras mayores de 52 mm de LHA. Para el grado de dimorfismo sexual (GDS) e índice de dimorfismo sexual (IDS), se consideró las metodologías usadas por

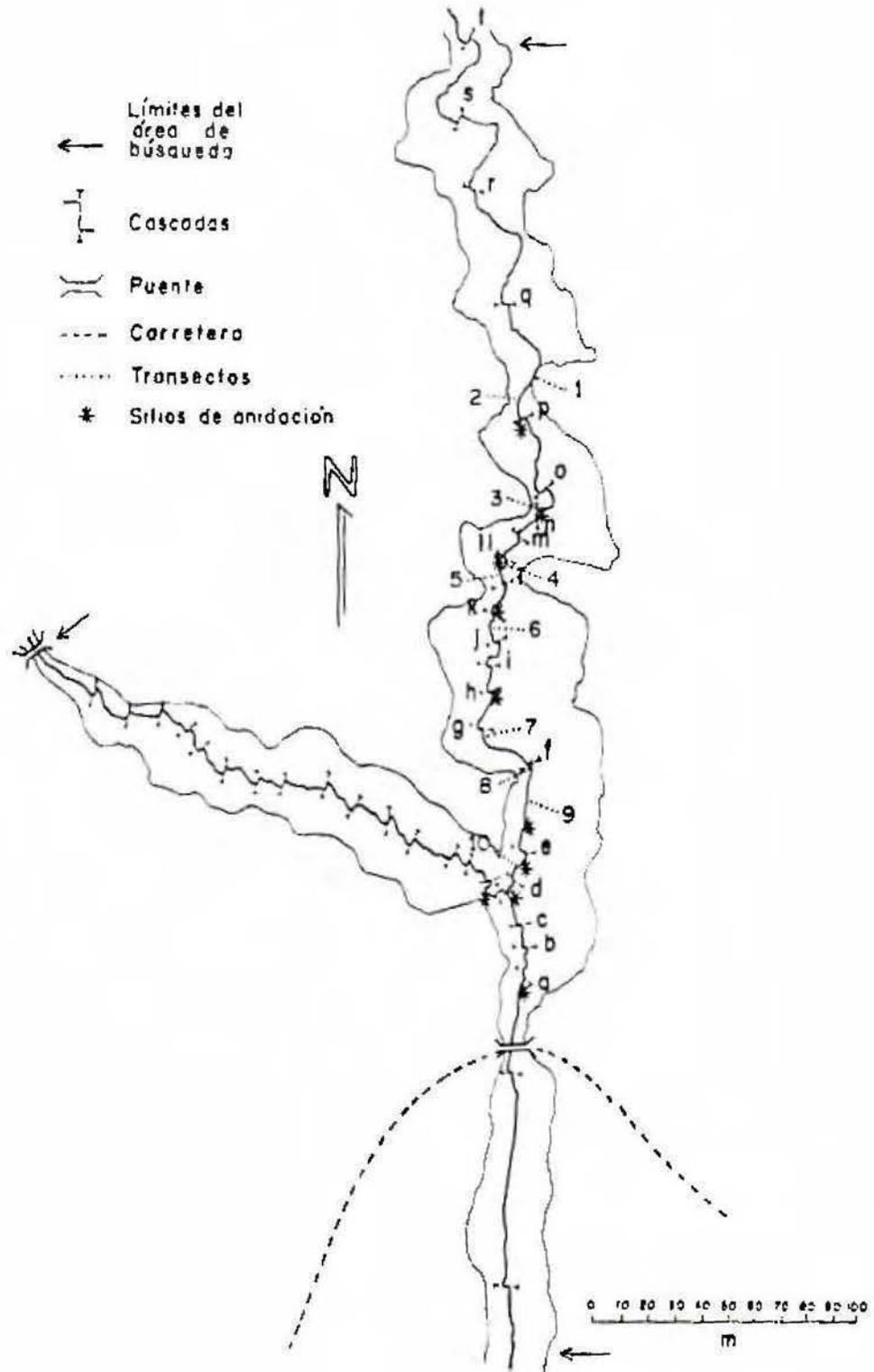


Fig. 5. Area de estudio quebrada La Palma, Puriscal (a-l = distribución de las cascadas).

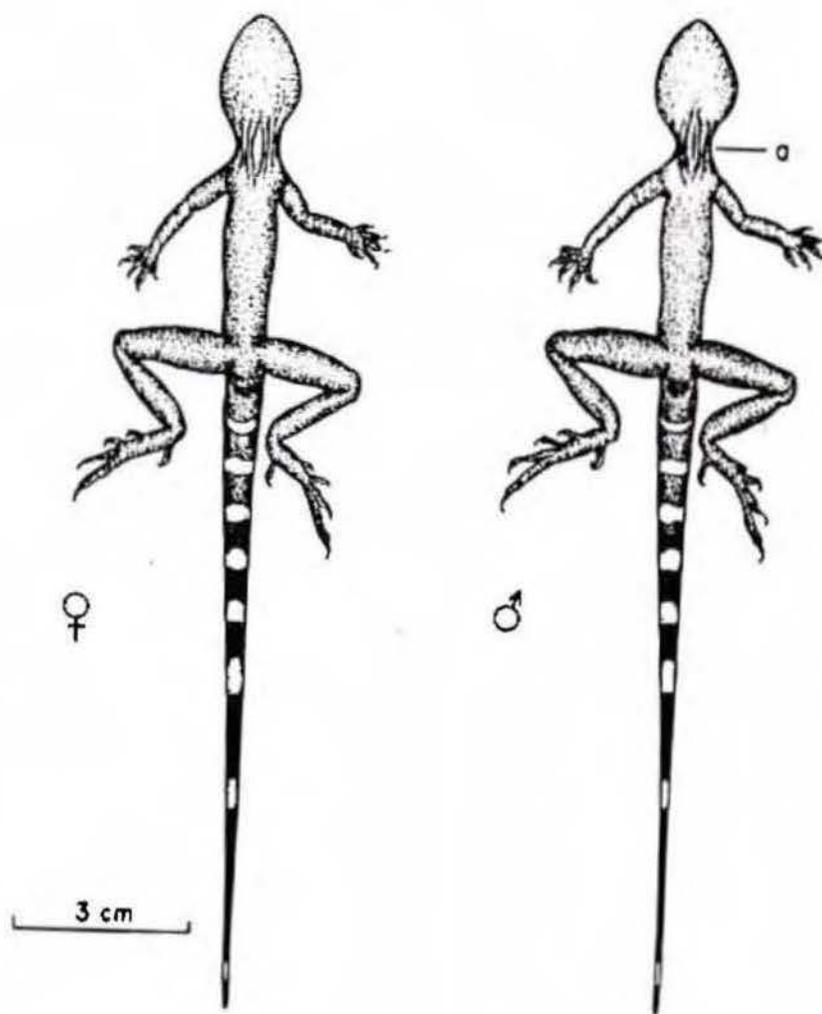


Fig. 6. Diferenciación de la región ventrogular entre machos y hembras en la etapa juvenil de *Anolis agulicus*. (a=región ventrogular).

Selander y Giller (1963), en donde se usa la diferencia de los promedios dividido por la suma de los promedios en

donde: \bar{X}_h = promedio de hembras

\bar{X}_m = promedio de machos

200 = constante

$$IDS = 200 \frac{\bar{X}_h - \bar{X}_m}{\bar{X}_h + \bar{X}_m}$$

Gibbons y Lovich (1990), señalan que el resultado puede ser arbitrariamente definido como positivo, cuando las hembras son más grandes que los machos, y negativo, cuando los machos son más grandes que las hembras, e igual a 1, cuando los sexos son iguales en tamaño.

Ralls (1976) y Fitch (1981), plantean que, cuando uno de los sexos es más grande que el otro, se debe utilizar el promedio simple de tamaño de hembras dividido por el tamaño de machos y esto podría ser considerado como el grado de dimorfismo sexual (GDS). Para analizar el dimorfismo sexual de *A. aquaticus* se utilizó el IDS de Selander y Giller y para el GDS la metodología de Gibbons que se define como:

$$GDS = \frac{\text{Tamaño del sexo grande}}{\text{Tamaño del sexo pequeño}}$$

Morfometría

Para determinar la estructura de la población de *A. aquaticus*, se midió a los individuos capturados los siguientes parámetros corporales: 1) La longitud hocico ano (LHA), desde la escama mentoniana hasta el borde anterior de la cloaca; 2) El largo de la cola, desde el borde posterior de la cloaca hasta su extremo apical; 3) El diámetro dorsal de la cola a 1 cm posterior de la cloaca desde la región dorsal a la ventral; 4) El diámetro lateral de la cola a 1 cm posterior de la cloaca, desde el lado derecho al izquierdo de la cola; 5) Longitud del húmero derecho, desde la unión clavicular hasta el cóndilo humeral; 6) Longitud del cúbito-radio, desde la unión humeral hasta el cóndilo tarsal; 7) Longitud de la tibia derecha, desde la unión femoral hasta el cóndilo tarsal; 8) El largo de la cabeza, desde la escama rostral hasta el occipital; 9) El ancho de la cabeza, desde el borde supraocular derecho al izquierdo; 10) Largo del 2do y 5to dedo de la pata posterior izquierda, y el 3er dedo de la pata anterior derecha, desde la base de la uña hasta la membrana que une los dedos; 11) El peso de cada individuo, se determinó al colocarlo en una bolsa plástica de peso conocido y suspenderlo con una pesola de 10 y 50 g.

Los *Anolis* fueron medidos, marcados y liberados durante 2 días de cada mes por el lapso de 18 meses a lo largo de

los dos ramales de la quebrada (Fig. 5). Después de 20 ó 30 días, se realizó la captura, marca y recaptura de los individuos marcados y no marcados.

Para estimar el tamaño de la población, de *A. aquaticus* se utilizó el método de marca y recaptura de Jolly (Begon 1979). Para marcar los animales como referencia se utilizaron los métodos de marcación de Tinkle (1967) y Medica et al. (1971); para marcar más animales y cortar menos dedos se modificaron estos 2 métodos de la siguiente manera: se asignó a los dedos de la pata anterior derecha los números 1,3,5,7,9; a los dedos de la pata anterior izquierda los números 2,4,6,8,10; a los dedos de la pata posterior derecha los números 30,50,70,90,200; y la pata posterior izquierda los números 20,40,60,80,100. Con una tijera se cortó un dedo de cada pata a los animales .

Comportamiento

Para determinar cuanto tiempo podrían permanecer los anolis bajo el agua, se sumergieron a una profundidad de 10-40 cm por algunos minutos (1 a 6 veces) 97 animales entre machos, hembras y juveniles.

Para conocer la abundancia por hora y el lugar donde dormían los *Anolis*, se contó y anotó el sexo de los animales en un tramo de 100 m dentro de la quebrada, durante varias

horas del día (desde las 6:00-18:00h) de cada mes. Asimismo en las noches (desde las 19:00-20:00h) se contaron los individuos que estuvieron dormidos en los espacios de aire que se formaban bajo las 5 cascadas revisadas.

Para determinar la actividad diaria de *A. aquaticus*, a cada lagartija que se encontró se la observó por 30 min. (desde las 06:00h hasta las 18:00h). Se cuantificó el tiempo en que los individuos estuvieron perchados, caminaban, comían, movían el abanico gular (los machos), movieron la cabeza, balancearon el cuerpo, cortejaron, copulaban, giraron el cuerpo o que persiguieron a otro. 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 dió 10 min. para que el *Anolis* se acostumbrara al observador.

Asimismo se cronometró el tiempo que tardaron los machos, hembras y juveniles en detectar una presa e ir hacia ella; y se midió la distancia entre el *Anolis* y la presa con una cinta métrica. Dicha observación fue hecha con un binocular y se registró el tipo de insecto (presa) que comían, el cual fue posteriormente identificado.

Se construyó una jaula de malla de 95,5X67X66 cm para conocer si *A. aquaticus* depende del movimiento de la presa

para localizarla. En el interior se colocaron troncos de madera húmedos y podridos, y se instaló en un pequeño flujo de agua dentro de la quebrada. Se introdujeron 11 hembras mayores de 58 mm y 12 machos mayores de 62 mm de longitud hocico ano (LHA). A estos animales se les ofreció 14 presas (8 libélulas y 6 mariposas) muertas atadas a un hilo negro. A los insectos muertos 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, éstas aunque sujetas al hilo de vez en cuando movieron sus alas y cuerpo a la vez. Asimismo se liberó dentro de la jaula a 6 mariposas y 8 libélulas vivas (de tamaño promedio 17,1 y 43,7 mm respectivamente).

Reproducción

Se disectaron 11 hembras y 12 machos que median entre 37,45-77mm de LHA para determinar la madurez sexual de machos y hembras. Las gónadas fueron observadas y medidas en un estereoscopio Reichert Zoom.

Se utilizó los datos de recaptura (3 a 7 veces las hembras y 3 a 8 veces los machos) y las tasas de crecimiento de los animales menores de 32 mm en LHA para estimar la edad aproximada, a la que los machos y las hembras alcanzan la madurez sexual. De acuerdo a la talla que la lagartija,

tenía en su primera captura, se le estimó 30 ó 45 días de vida, y se les disminuyó 30 ó 45 días si los animales en su última captura habían sobrepasado los 52 mm las hembras y 55 mm (en LHA) los machos; fue así como se les calculó la edad de 4 a 6 meses a las hembras y de 5 a 7 meses a los machos.

Cortejo y Cópula

Se observó desde 3-5 m de distancia a tres parejas en cópula en condiciones naturales. Se anotó todos los movimientos que hicieron cada uno de los participantes durante el cortejo, cópula y después de la cópula.

Oviposición e Incubación

Se palpó a las hembras mayores de 53 mm en LHA para conocer si estaba grávida, de la siguiente manera: La hembra capturada fue colocada en posición ventral; luego con los dedos índice y pulgar, se palpó suavemente en la región ventro-inguinal por 6-10 segundos uno o dos abultamientos, que se consideraron huevos. Esto fue confirmado posteriormente por medio de disecciones de algunas hembras gestadas.

Las 11 hembras en cautiverio desovaron 6 huevos, estos más 4 huevos que se tomaron de las hembras disectadas dieron un total de 10 huevos los cuales fueron utilizados en el experimento de incubación en cautiverio, el cual se realizó de la siguiente manera: en un recipiente plástico de 25X16X8 cm se pusieron 500 ml de una solución de permanganato de potasio a 1 ppm, luego se colocó un pedazo de malla metálica de 25X16X8 cm y sobre esta malla se puso una capa de musgo (*Porotrichum*: Neckeraceae). El musgo fue humedecido con la solución de permanganato de potasio, se pesaron los huevos y éstos fueron colocados sobre los musgos; se cubrió el recipiente con un plástico transparente y se lo aseguró con una banda de caucho. Para registrar la temperatura y humedad relativa, se usó un recipiente testigo, con las mismas características, y se instalaron un termómetro Schulties y un ciclómetro.

Para el experimento anterior se usó como incubadora un aposento de concreto de 3X3 m de la casa del dueño de la propiedad donde se ubica la quebrada. El recipiente con los huevos fue colocado bajo un armario para protegerlo de movimientos. Durante la incubación se observó el estado de los huevos, si alguno de los huevos se detectaba con hongos fue inmediatamente retirado.

Para determinar la temperatura ambiental, se colocó un termómetro Schulties a 20 cm hacia adentro de una grieta, donde anteriormente se habían encontrado huevos. Asimismo se registró la temperatura ambiente en el exterior de la grieta por medio de un termómetro suspendido a 20 cm del suelo. Este registro de temperatura se llevo a cabo durante el día, al mismo tiempo que se medía la temperatura en el interior del recipiente testigo.

Se estimó las tasas de crecimiento de los machos, las hembras y los juveniles; a cada uno de ellos se les estimó los meses y días que habían transcurrido desde la primera hasta la última captura. El incremento de crecimiento en milímetros fue dividido por el tiempo en días o meses.

Análisis estadístico

El análisis estadístico se llevó a cabo por medio de los paquetes Statistic y con la prueba de Chi-cuadrado, se comparó la proporción sexual de los *Anolis*, la fluctuación de la población, diferencia del reclutamiento entre machos y hembras y la cantidad de machos y hembras parasitados entre la época seca y lluviosa.

La prueba de Kolgomorov-Smirnov, se usó para 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. La prueba de Tukey se utilizó para conocer la diferencia de tiempo de inmersión entre los machos, las hembras y los juveniles.

El dimorfismo sexual fue hecho por medio del Análisis de Varianza y Kruskal Wallis. Se utilizó una correlación-regresión lineal para relacionar la cantidad de animales que fueron observados de acuerdo a la hora del día, distancia del *Anolis* a la presa vs el tiempo en capturarla y la relación del tamaño del testículo con la longitud del cuerpo. Se utilizó el método de captura, marca y recaptura de Jolly (Begon 1979) para la estimación de la población y la Prueba t de Students para comparar el desove de 1 y 2 huevos por las hembras de *A. aquaticus*.

Resultados

Habitat

Los Anolis fueron encontrados en superficies rocosas expuestas, y rara vez en troncos podridos y en ramas cerca del agua, en los márgenes de las corrientes de agua a lo largo de la quebrada, donde el bosque era denso con una cubierta completa de dosel. La cantidad de anolis disminuyó en los claros que permitían la penetración del sol.

Distribución

Una revisión de las colecciones del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica, comunicaciones personales de F. Valverde y P. Bolaños (1993), así como las colecciones de Taylor (1956), permitieron determinar la distribución de *A. aquaticus* en Costa Rica (Fig. 1). Las graficaciones de los animales capturados y recapturados en un mapa de la quebrada, hizo posible mostrar la distribución de la especie en el lugar de estudio (Fig. 7).

Extensión Potencial del Hábitat

Los machos en la época seca percharon a $X=1,64\pm 0,45$ m de distancia del agua, y en la época lluviosa estuvieron a $x= 2,04\pm 0,38$ m. Las hembras en la temporada seca percharon

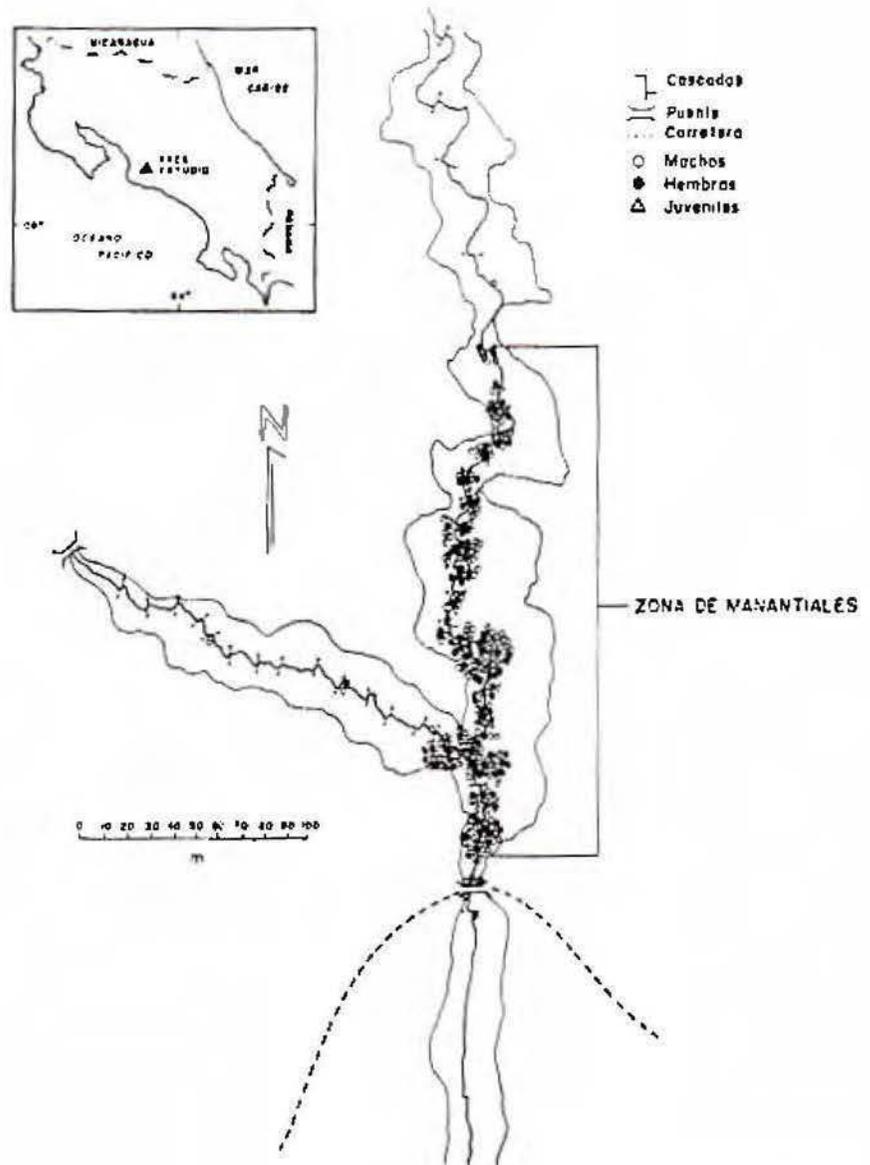


Fig. 7. Distribución de los *Anolis aquaticus* machos, hembras y juveniles de la quebrada La Palma de Puriscal.

$\bar{x}=1,44\pm 0,51$ m, en la lluviosa a $\bar{x}= 1,61\pm 0,63$ m del agua. Los juveniles en la estación seca estuvieron a $\bar{x}=1,20\pm 0,56$ m del agua y en la lluviosa a $\bar{x}=1,51\pm 0,45$ m (Cuadro 1). No se encontró diferencia significativa entre machos, hembras y juveniles en la distancia de alejamiento del agua tanto en la estación seca como en la lluviosa (Tukey= $P>0,05$). La mayoría de los animales estuvieron perchados en rocas, con excepción de 4 animales que se encontraron en troncos podridos y 1 en una rama seca.

Ambito de Hogar

El ámbito de hogar de los machos en la estación seca fue de $\bar{x}=28,52\pm 3,08$ m², N= 69 y en la lluviosa $\bar{x}=77,01\pm 6,18$ m², N=40. En la temporada seca, las hembras se movilizaron en un área de $\bar{x}=18,32\pm 2,87$ m², N=45 y en la lluviosa $\bar{x}=27,56\pm 6,72$ m², N=39. Los juveniles en la época seca se desplazaron en una superficie de $\bar{x}=10,72 \pm 3,85$ m², N=70 y en la lluviosa $\bar{x}=14,7\pm 3,58$ m², N=55 (Cuadro 2). Esta movilidad se muestra en la Figura 8 A-D. Se comparó la frecuencia de recaptura entre machos, hembras y juveniles y no se encontró diferencias significativas ($\chi^2= 5,45$, g.l. 4, $P>0,25$).

No se encontró diferencias significativas en el ámbito de hogar anual y estacional de machos vs hembras, machos vs juveniles y hembras vs juveniles (Newman = $P>0,05$) en la

Cuadro 1. Promedios (\bar{X}) y Desviaciones Estándar (DE) de la distancia a que se encontró *Anolis 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).

Estaciones	Sexo	n	$\bar{X} \pm$ DE (m)	Ambito (m)
Seca	Macho	43	1,64 \pm 0,45	0,04-4,90
	Hembra	45	1,44 \pm 0,51	0,10-3,90
	Juvenil	70	1,20 \pm 0,56	0,04-3,80
Lluviosa	Macho	40	2,04 \pm 0,38	0,25-7,0
	Hembra	39	1,61 \pm 0,63	0,05-5,20
	Juvenil	55	1,51 \pm 0,45	0,05-3,90

Cuadro 2. Ambito de hogar promedio (\bar{X}) y desviaciones estándar (DE) de *Anolis aquaticus* en las estaciones seca (diciembre-abril) y lluviosa (mayo-noviembre), en la quebrada La Palma de Puriscal.

Estaciones	Sexo	n	$\bar{X} \pm DE$ (m ²)	Ambito (m ²)
Seca	Macho	69	28,52 \pm 3,08	0,38 - 544
"	Hembra	45	18,32 \pm 2,87	0,59 - 315,9
"	Juvenil	70	10,72 \pm 3,85	0,54 - 125,4
lluviosa	Macho	40	77,01 \pm 6,18	1,20 - 1540
"	Hembra	39	27,56 \pm 6,72	0,42 - 390
"	Juvenil	55	14,75 \pm 3,58	0,41 - 97,5

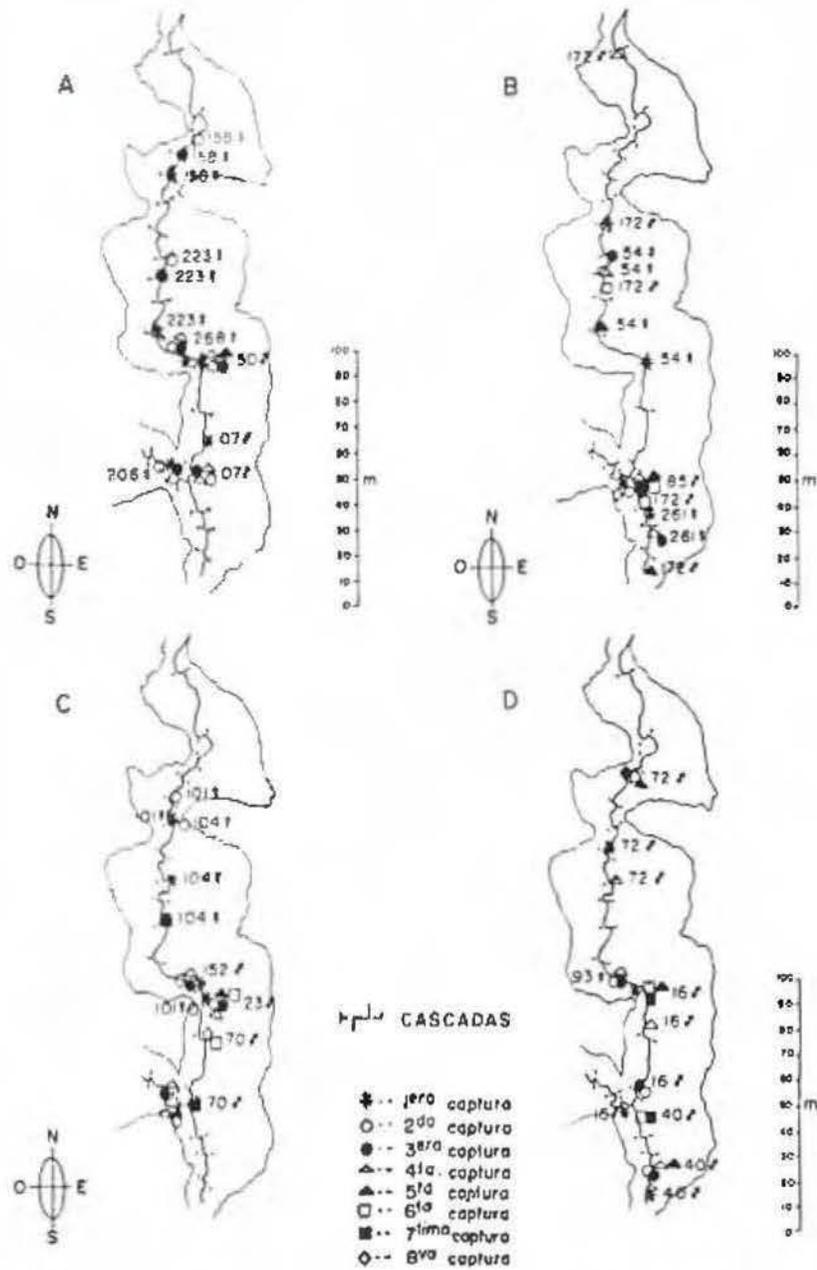


Fig.8. Desplazamiento anual y estacional de los *Anolis aquaticus* machos, hembras y juveniles de la quebrada La Palma de Puriscal.

época seca y lluviosa. Sin embargo, en la época lluviosa se registró una diferencia significativa entre los machos vs juveniles (Newman= $P<0,05$). Al comparar las estaciones seca vs lluviosa entre machos, hembras y juveniles separados, se detectó que no había diferencia significativa entre estaciones (Newman = $P>0,05$). Los machos mostraron mayores niveles de hogar en la estación lluviosa. (Newman= $P<0,05$).

Dimorfismo sexual

La comparación morfométrica de las distintas regiones corporales de *A. aquaticus*, en machos mayores de 55 mm en LHA y hembras mayores de 52 mm de LHA (Anova una cola), mostraron que los machos y las hembras son significativamente diferentes en tamaños en todas las regiones corporales medidas (Cuadro 3). Se correlacionó la LHA con 6 parámetros corporales, lo que afirmó que los machos difieren significativamente de las hembras (Cuadro 4 , Fig. 9).

El grado de dimorfismo sexual (GDS) de *A. aquaticus* machos y hembras en LHA y peso fue de 0,88 y 0,76, respectivamente; lo que indica que los machos son más grandes que las hembras. El índice de dimorfismo sexual fue -12,96 % en LHA y -27,50 % en peso, lo que indica que las hembras fueron más pequeñas que los machos.

Cuadro 3. Análisis de varianza (Anova de una cola) para la comparación del dimorfismo sexual de *Anolis aquaticus* machos y hembras de la quebrada La Palma de Puriscal.

VARIABLES	Razón de sexo	g.l.	Probabilidad
Longitud Cuerpo	100,07	167	0,001
Longitud Cola	7,11	167	0,0084
Ancho Cabeza	38,07	139	0,004
Longitud húmero	61,82	136	0,002
Longitud Dedo largo región interna	51,78	130	0,005
Longitud Dedo largo región externa	74,66	135	0,003
Peso	50,95	167	0,007
Tibia Derecha	68,75	30 *	0,001
Dedo Central	48,58	27 *	0,002
Radio Derecho	31,72	27 *	0,001
Dedo posterior derecho	29,73	30 *	0,001
Cola Lateral	18,22	26 *	0,002
Cola Dorsal	49,97	26 *	0,001

* = Análisis con Kruskal-Wallis, por ser muestras pequeñas

Cuadro 4. Valores de r y P de la relación de LHA con otros parámetros corporales medidos en 29 machos y 34 hembras de *Anolis aquaticus* de la quebrada La Palma de Puriscal.

Relación de Parámetros	Machos		Hembras	
	r	P	r	P
LHA vs D. dorsal cola	0,84	<0,001	0,75	<0,002
LHA vs Largo de cabeza	0,97	<0,0001	0,87	<0,001
LHA vs Ancho de cabeza	0,96	<0,0001	0,90	<0,0005
LHA vs Largo de húmero	0,84	<0,001	0,67	<0,005
LHA vs L. del 2do. dedo pata post. R. externa	0,88	<0,0005	0,74	<0,002
LHA vs Largo de tibia	0,84	<0,001	0,72	<0,002

LHA= Longitud a hocico ano
 D.= Diámetro
 L.= Largo
 R.= Región
 2do.= segundo
 post.= posterior

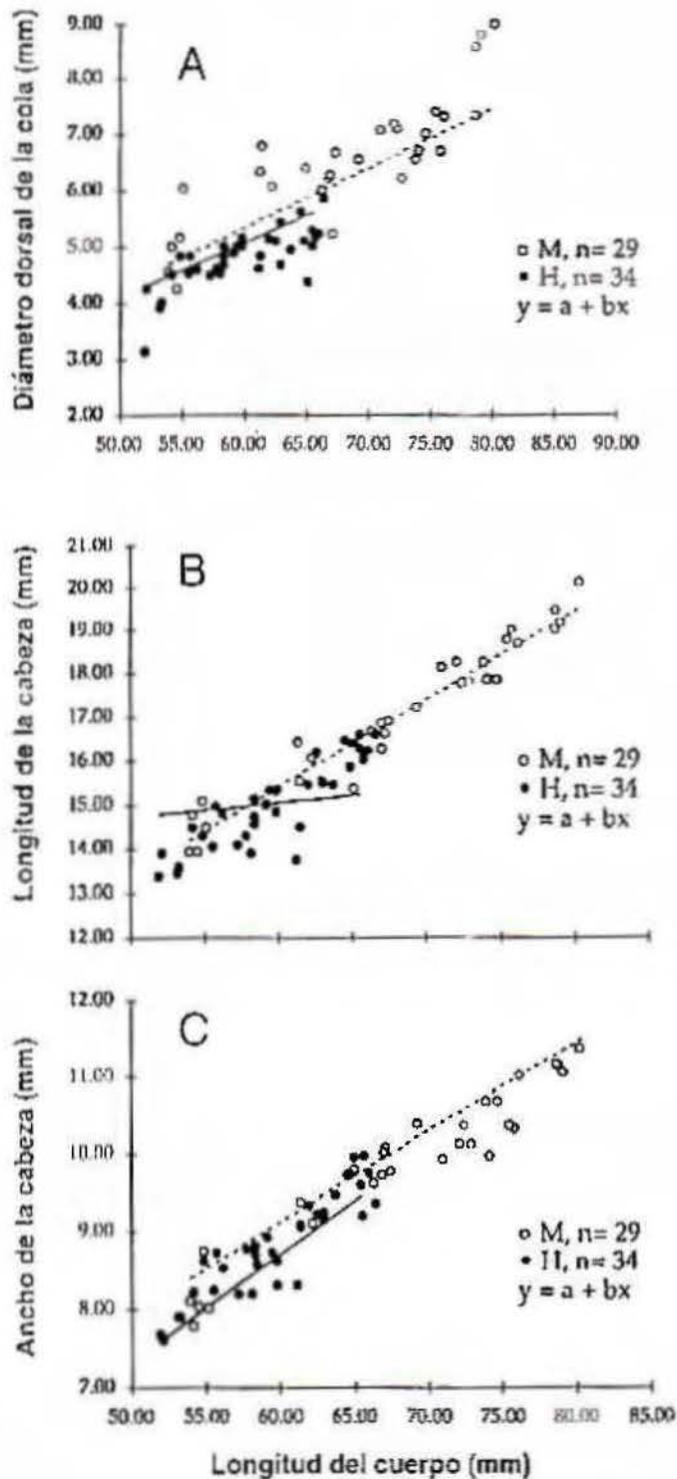


Fig. 9.A-C

Relación de la longitud del cuerpo con otras regiones corporales medidas de los *Anolis aquaticus* machos y hembras de la quebrada La Palma de Puriscal (A=longitud del cuerpo vs diámetro dorsal de la cola; B=longitud del cuerpo vs longitud de la cabeza; C = longitud del cuerpo vs ancho de la cabeza).

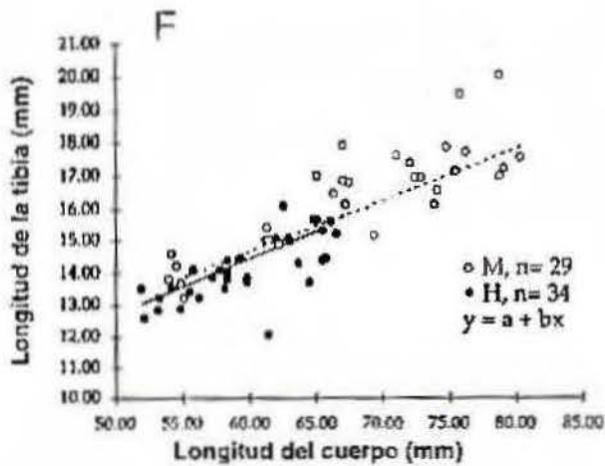
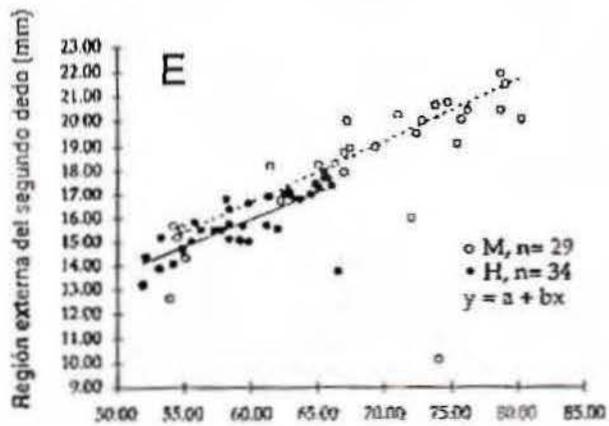
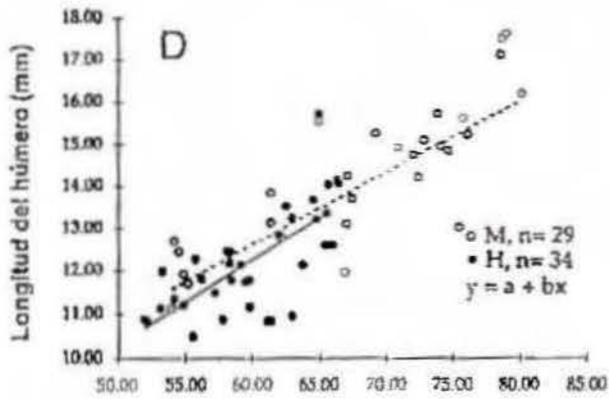


Fig. 9.D-F

Relación de la longitud del cuerpo con otras regiones corporales medidas de los *Anolis aquaticus* machos y hembras de la quebrada La Palma de Puriscal (D=longitud del cuerpo vs longitud del húmero; E=longitud del cuerpo vs Región externa del segundo dedo de la pata posterior derecha; F=longitud del cuerpo vs. longitud de la tibia.)

Estructura de la población

Los *A. aquaticus* presentaron una estructura de población con dos picos en distintas categorías de tamaño. En las categorías de 25,0 hasta 55,40, en donde la proporción de sexo fue 1:1, no se encontró diferencia significativa en la proporción sexual ($\chi^2=5,29$, g.l.5, $P>0,50$) Sin embargo, en las categorías 55,5 hasta 65,4, la proporción sexual fue 3:1 a favor de las hembras y en la categoría 60,5-65,4 fue 2:1, pero a favor de los machos. En ambas categorías la diferencia entre machos y hembras fue altamente significativa ($\chi^2 = 22,07$, g.l. 2, $P<0,001$). Las categorías de 70,5 hasta 80,4 presentaron solo machos; porque la longitud corporal máxima que alcanzan las hembras es de 68 mm. Las barras en la Figura 10 representan los tamaños promedio y sus respectivas desviaciones para cada categoría en ambos sexos.

Las proporciones de sexo en los 167 individuos adultos observados, no variaron de 1:1 (83 machos, 84 hembras). No hubo diferencia significativa en las proporciones de sexo entre meses y estaciones del año (Fig. 11) ($\chi^2=4,48$, g.l.=6, $P>0,75$). No hubo diferencia significativa en las proporciones de sexo ($\chi^2=4,48$, g.l.=6, $P>0,50$), en cuanto a los porcentajes de recaptura (Fig. 12).

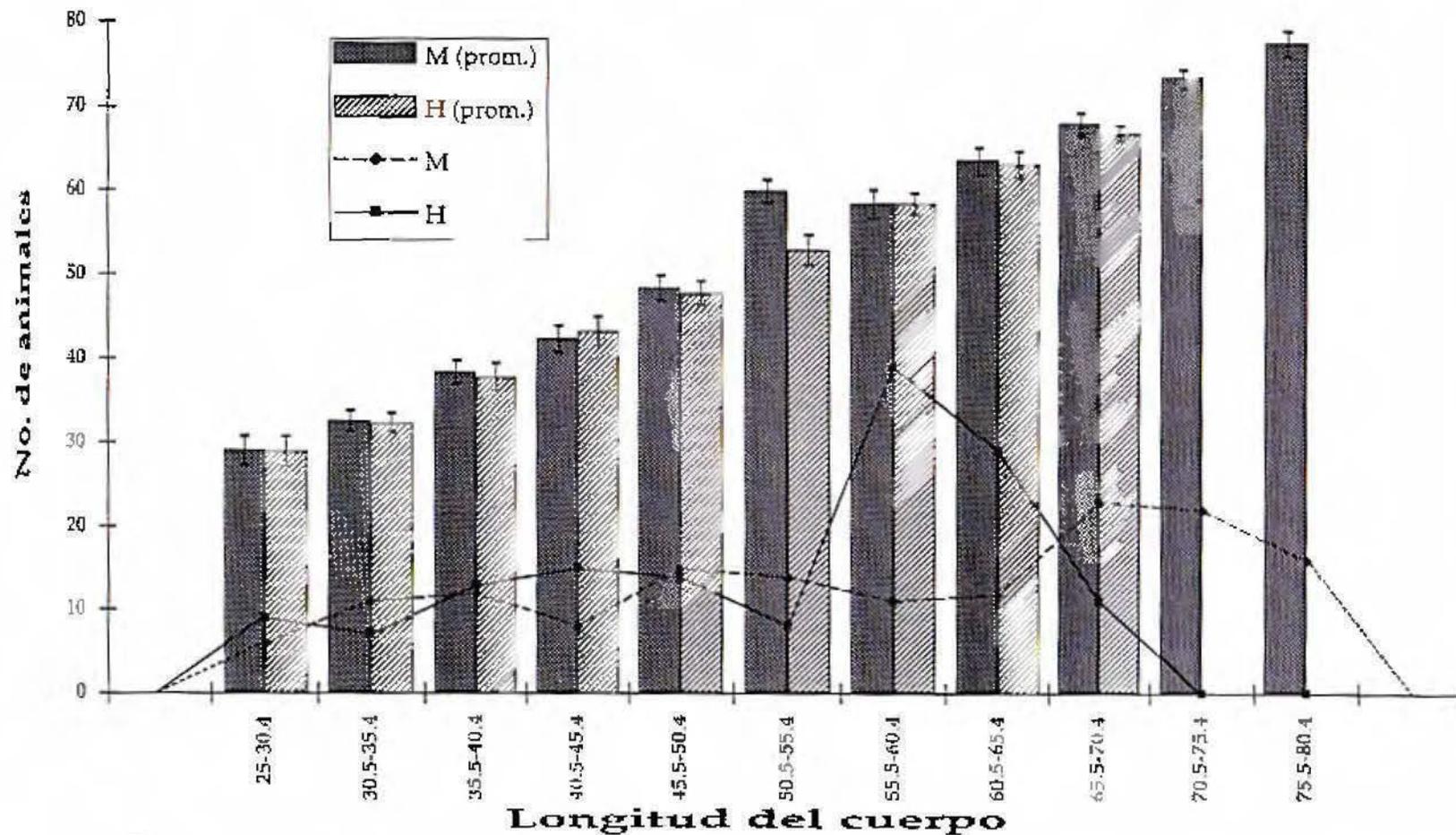


Fig. 10
 Estructura de la población de *Anolis aquaticus* capturados y medidos entre 1991-1993 de la quebrada La Palma. (M=machos, H=hembras.)

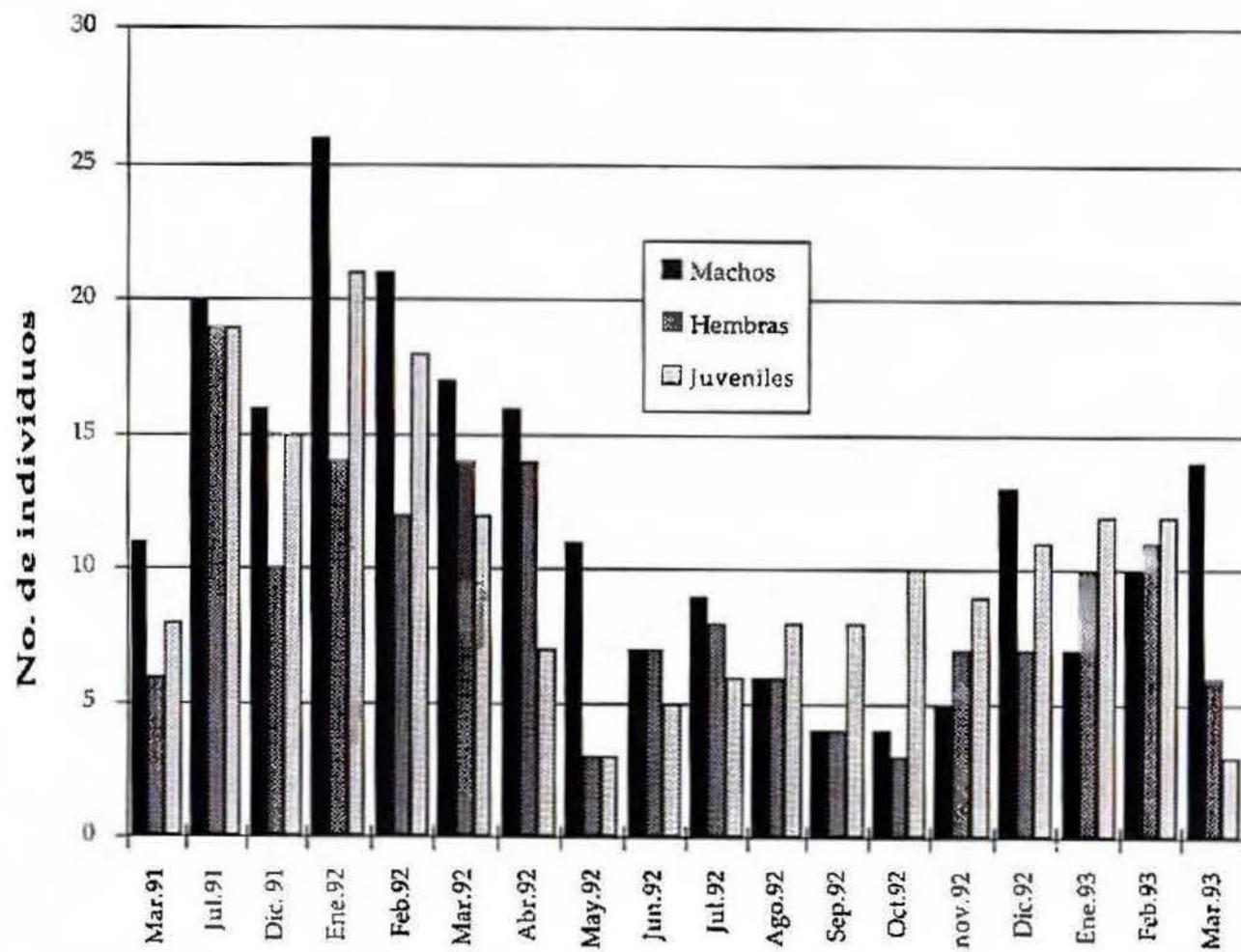


Fig. 11
 Número de *Aolis aquaticus* machos, hembras y juveniles capturados según mes en la quebrada La Palma de Puriscal.

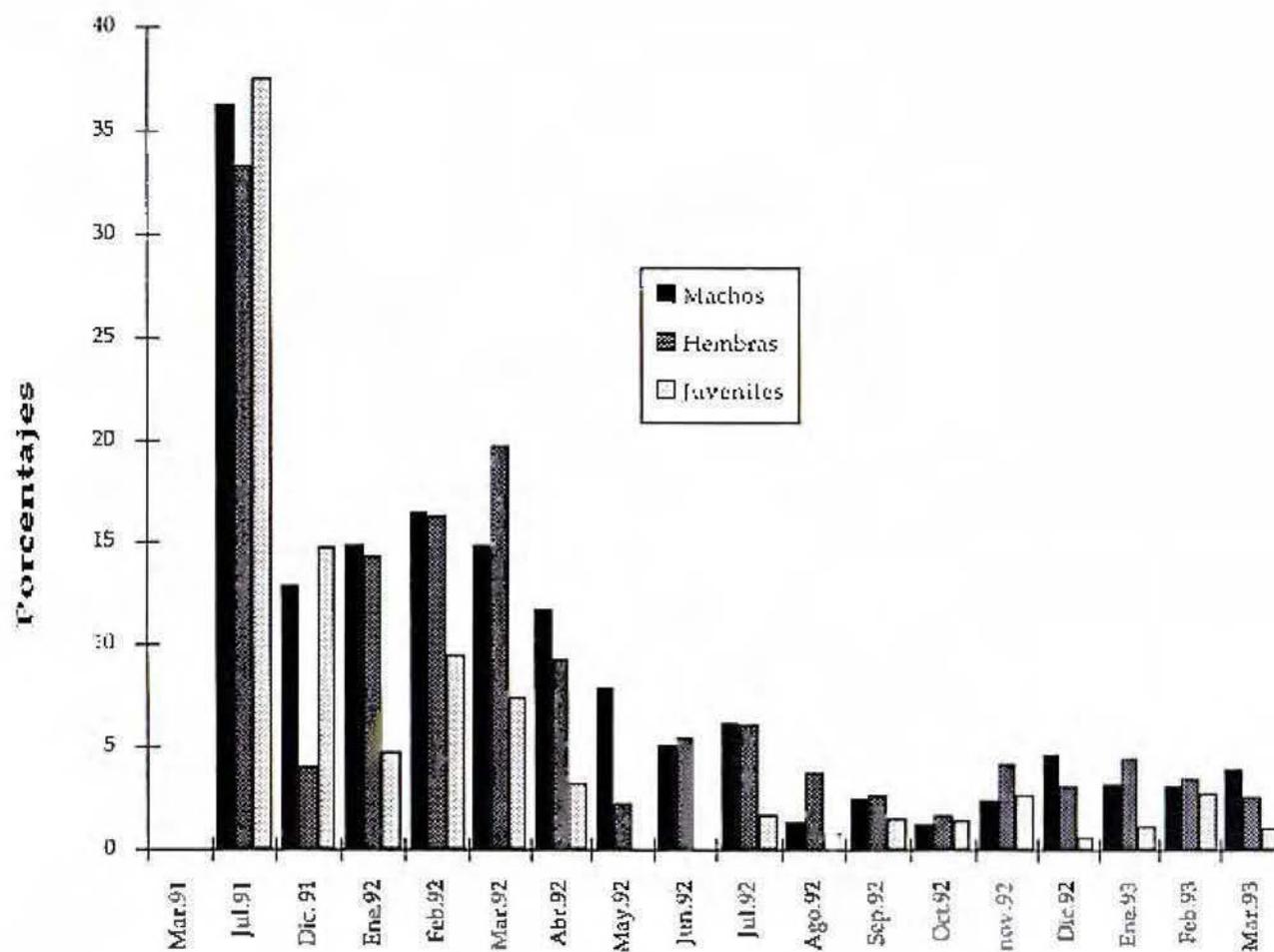


Fig. 12
 Porcentaje de *Anolis aquaticus* machos, hembras y juveniles recapturados según mes en la quebrada La Palma de Puriscal.

Se pudo notar que los animales que se habían observado durmiendo en los espacios bajo las pequeñas cascadas en la noche y los capturados durante el día, fueron más abundantes en la estación seca que en la lluviosa; lo que indica que existe una relación negativa significativa ($r=-0,77, g.l=12, P<0,002$) entre la precipitación y la abundancia nocturna y diurna de los anolis en la quebrada (Fig. 13).

La estimación del tamaño mensual de la población mostró que ésta fluctúa mes a mes durante el año y que es más alta en la estación seca. Hubo diferencia significativa entre los valores estimado (población mensual estimada) y los valores esperados (promedio de los valores estimados) $\chi^2=453,0 g.l=15, P<<0,001$ (Fig. 14).

Fluctuación y Densidad de la Población

Los tamaños y densidades de la población fueron calculados en dos tipos de extensiones de área: 1. con $406 \times 14 = 5684 \text{m}^2 = (0,57 \text{ha})$ que incluía toda el área revisada, y 2. $200 \times 14 = 2800 \text{m}^2 = (0,28 \text{ha})$, que contenía solamente el área de mayor densidad. Los cálculos en el área de menor densidad variaron de 34 en febrero de 1993 y 61 en enero de 1992 (149 y 1008 individuos por hectárea, respectivamente). En el área de mayor densidad hubo 307 y 2053 animales por hectárea con una densidad promedio anual

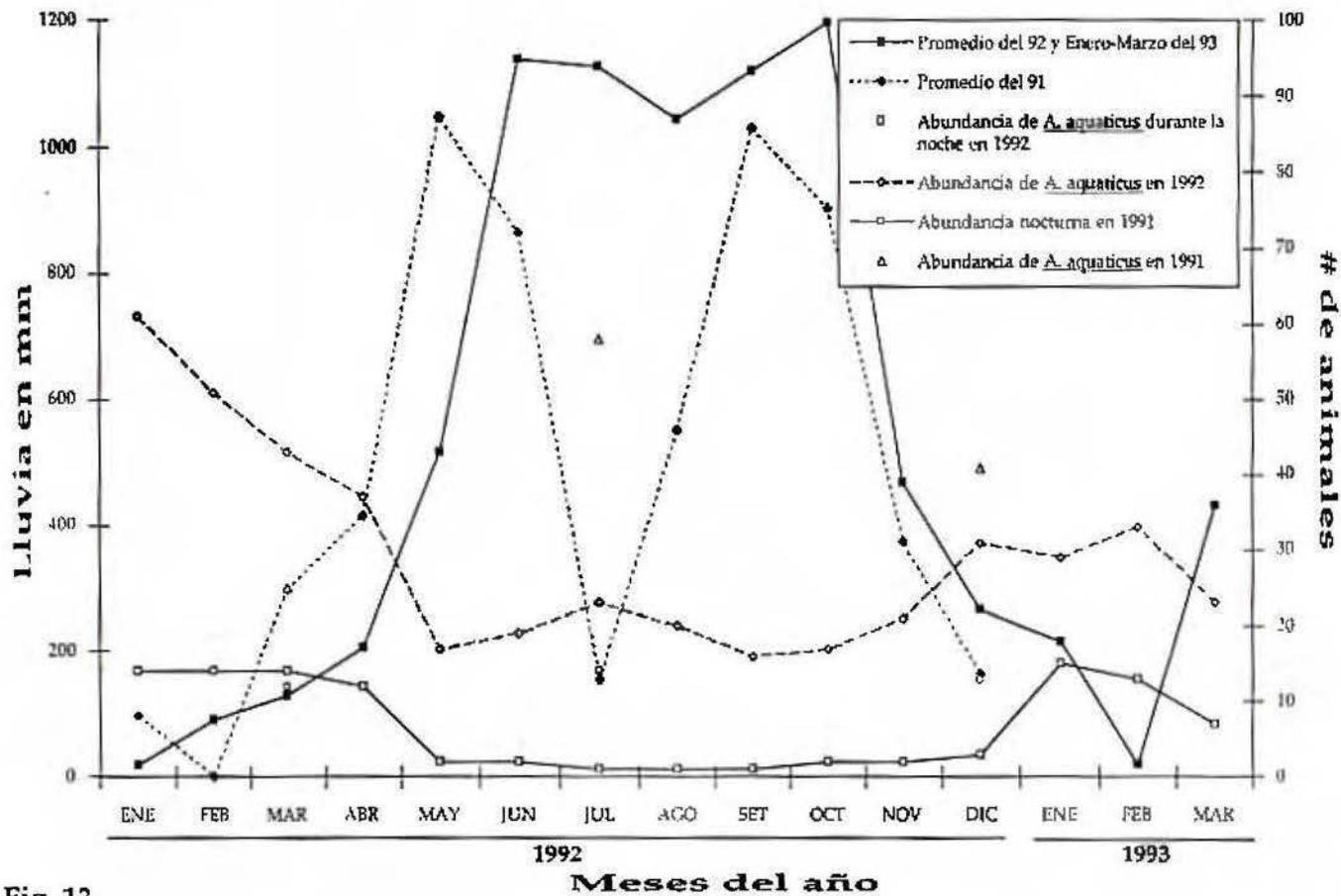


Fig. 13
 Abundancia de *Anolis aquaticus* en relación con la precipitación promedio mensual en la estación meteorológica de Puriscal, de 1991, enero-diciembre 1992 y enero-marzo de 1993 en la quebrada La Palma de Puriscal.

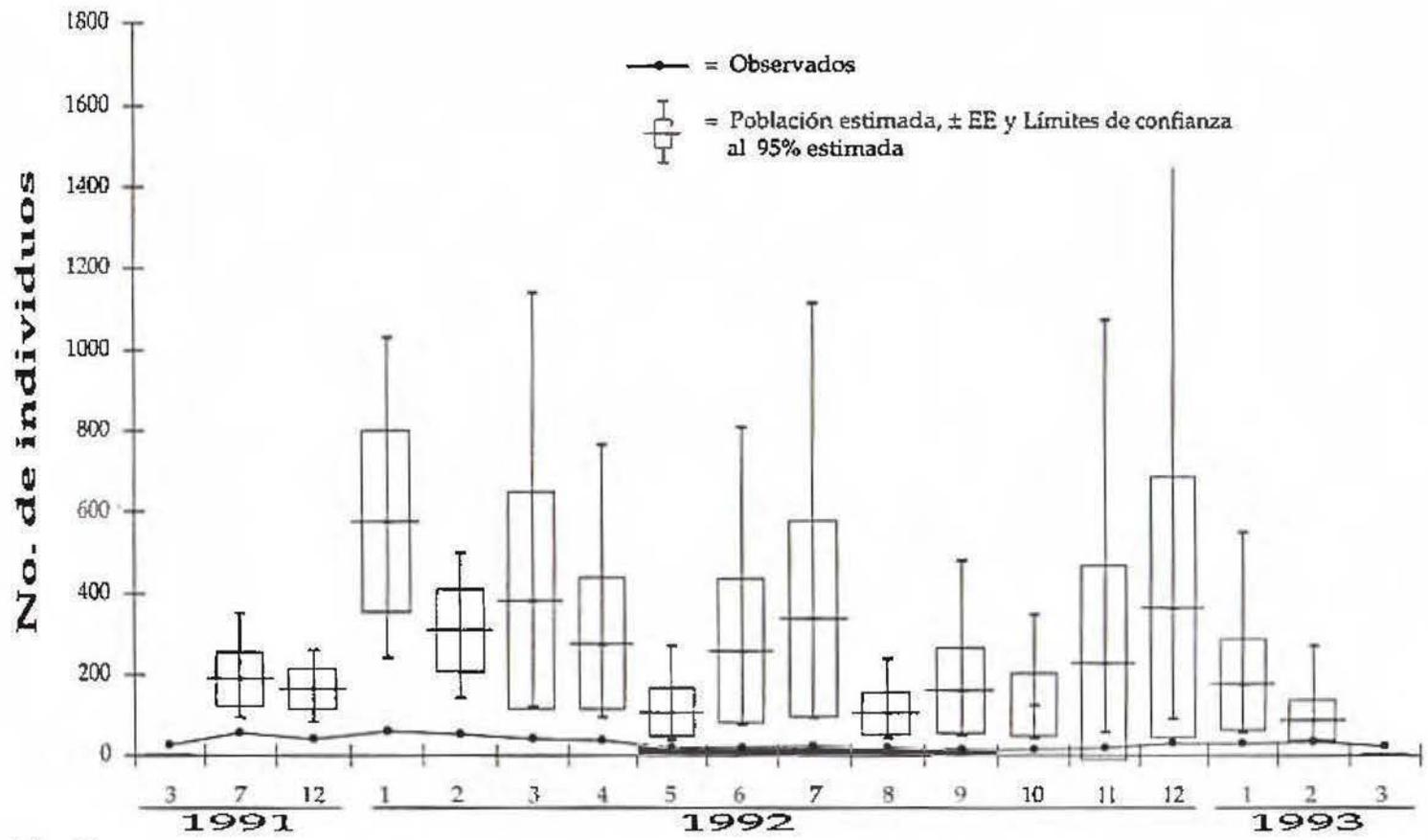


Fig. 14
Fluctuación y tamaño de población mensual observado y estimado (con ± EE y límites de confianza al 95%) de *Anolis aquaticus* de la quebrada La Palma de Puriscal.

de 417 ± 229 anolis/ha y 850 ± 467 anolis/ha, respectivamente, (Cuadro 5).

Comportamiento

Tiempo de inmersión

Los 33 machos sumergidos permanecieron $\bar{x} = 3,61 \pm 2,87$ min. bajo el agua antes de subir a la superficie. Las 32 hembras tardaron $\bar{x} = 5,05 \pm 4,16$ min. dentro del agua y los 34 juveniles $\bar{x} = 3,37 \pm 3,34$ min. (Cuadro 6). Las diferencias entre los grupos no fueron significativas (Tukey= $P > 0,05$).

Coloración

El color de los *Anolis aquaticus* fue marrón con bandas verde claro en el cuerpo y la cola. Los machos presentaron en el cuerpo 7-8 bandas verde claro, y 10-12 bandas del mismo color en la cola (n=21). Las hembras mostraron en el cuerpo el mismo color y número de bandas que los machos, pero 9-11 bandas en la cola (n=23). Sin embargo, se observó que cuando se sacó un *Anolis* de las grietas o fisuras, el color del cuerpo era marrón sin bandas, pero luego de 30-50 seg. de estar en el exterior se observaron las bandas de color verde claro.

Cuadro 5. Estimaciones mensuales de densidades de la población de *Anolis aquaticus* de la quebrada La Palma de Puriscal.

Meses/año		n observados	N Estimada	Densidad (anolis/ha)	Densidad* (anolis/ha)
marzo	1991	26	0	0	0
julio		58	186,7	334	667
diciembre		41	161,3	282	576
enero	1992	61	574,8	1008	2053
febrero		51	306	537	1093
marzo		43	379,9	667	1357
abril		37	273,2	478	975
mayo		17	104,6	184	375
junio		19	256,0	449	914
julio		23	336	589	1200
agosto		20	102	179	364
setiembre		16	157,3	275	561
octubre		16	122,5	216	439
noviembre		21	226,3	396	807
diciembre		31	362,7	635	1293
enero	1993	29	174	305	621
febrero		34	85,6	149	307
marzo		23	0	0	0

*=densidad donde la población era más densa

Cuadro 6. Tiempo promedio en minutos, desviaciones y ámbito de individuos de *Anolis aquaticus* sumergidos en el agua.

Sexo	n	\bar{x} (min.)	Ámbito (min.)
Macho	33	3,61 ± 2,87	0,20 - 13,43
Hembra	32	5,05 ± 4,16	0,25 - 16,50
juvenil	34	3,37 ± 3,34	0,13 - 10,90

min. = minuto

\bar{x} = Promedio

DE = Desviación estándar

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

En la estación lluviosa la cantidad de machos, hembras y juveniles fue diferente durante las horas del día, a excepción de las 9:00h en que la cantidad de animales en los tres grupos fue similar. A las 11:00h los machos y los juveniles estuvieron ausentes y el número de hembras fue menor (Fig. 15 B). Existe una relación negativa significativa entre la hora del día y el número de *Anolis* machos observados ($r=-0,50$, g.l.=12 $P<0,05$), no significativa para las hembras ($r=-0.40$, g.l. 12, $P>0,05$) pero altamente significativa y positiva, para los juveniles ($r=0,59$, g.l.=12, $P<0,025$).

Modelos de Conducta

Los modelos de conducta, se definieron de la siguiente manera: (1). Perchado.- se consideró perchado a todo A.

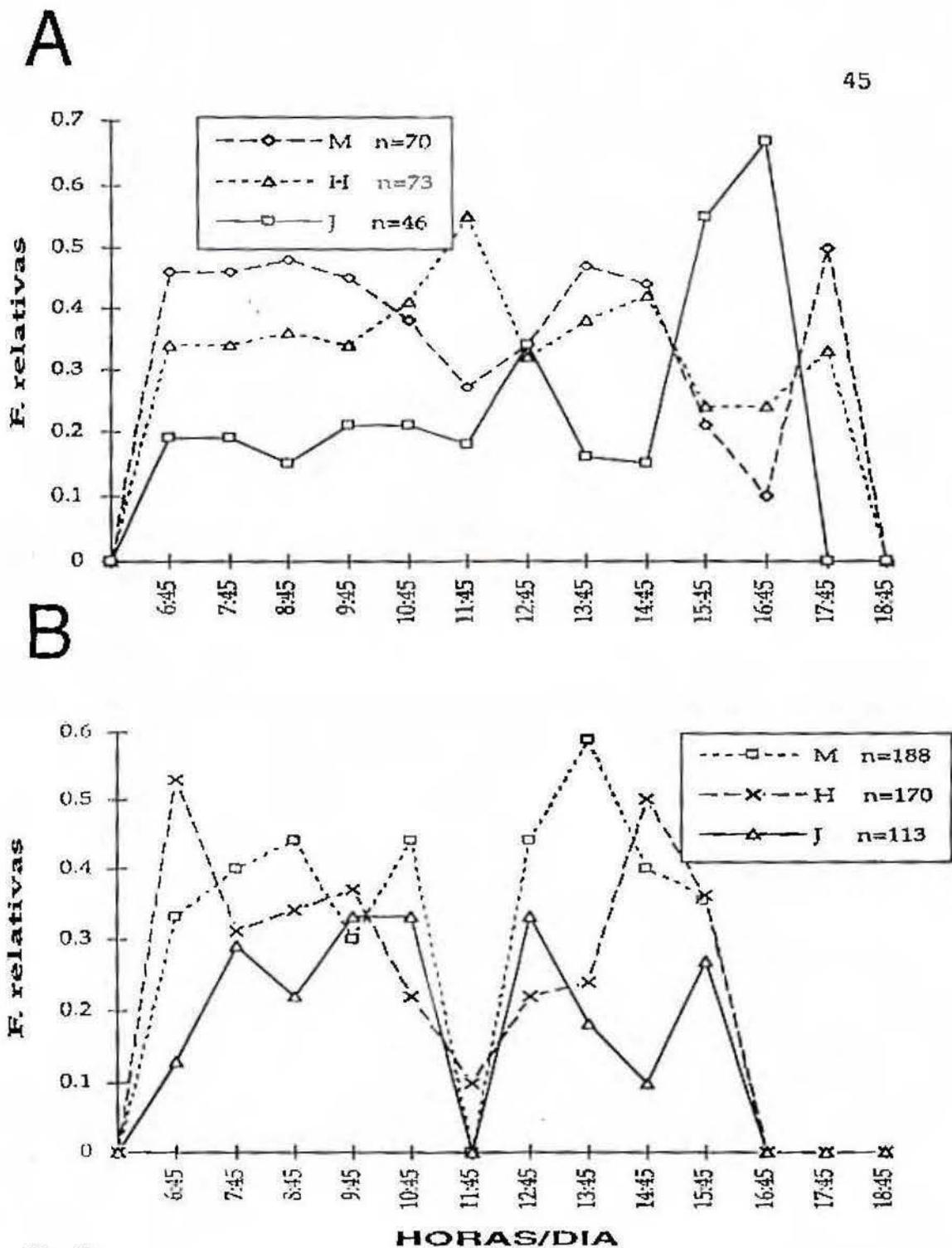


Fig. 15
 Abundancia relativa de *Anolis aquaticus* de acuerdo a la hora del día en la estación seca (A=diciembre-abril) y lluviosa (B=mayo-noviembre) en la quebrada la Palma de Puriscal. (F=Frecuencia.)

aquaticus que estuvo parado en una percha (roca, tronco, rama u hoja) con la cabeza levantada. (2) **Mueve cabeza.**- Se anotó como movimiento de la cabeza a la acción de mover la cabeza a la derecha o a la izquierda, mientras los anolis estuvieron estacionados. (3) **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. (4) **Gira.**- La acción de girar fue considerada cuando el animal giró su cuerpo a uno u otro lado en pocos segundos. (5) **Come.**- Se registró que un animal comía, cuando éste ingería un insecto o una flor. (6) **Balanceo del cuerpo.**- Se anotó como balanceo del cuerpo al movimiento que realizaron los *Anolis* de bajar y subir el cuerpo con las patas delanteras. (7) **Perseguir.**- Se consideró como perseguir, cuando un *Anolis* persiguió a otro *Anolis* algunos centímetros o metros de distancia. (8) **Mueve abanico gular (MAG).**- Se registró como movimiento de abanico gular de los machos, el extender y retraer la papada. En ocasiones este movimiento estuvo asociado al balanceo del cuerpo. (9) **Cortejo.**- Se anotó como cortejo de los machos, al despliegue de papada, balanceo del cuerpo y el pasar la lengua por la cadera de la hembra. (10) **Cópula.**- se define como cópula a la monta e intromisión del genital del macho en la cloaca de la hembra.

Perchado

En la época lluviosa el 98% de los anolis permanecieron perchados y el 96% en la seca (Fig. 16). Se encontró una diferencia significativa en el porcentaje de tiempo que los animales permanecieron perchados entre las dos estaciones del año (Cuadro 7).

Mueve cabeza

Durante la temporada seca, los machos, las hembras y los juveniles de *Anolis 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 (Fig. 16). Se encontró una diferencia significativa entre las dos estaciones del año y entre los tres grupos de la población (Cuadros 7-9).

Camina

Los animales caminaron 0,75-1,0% en la época seca y 0,42-0,55% en la temporada lluviosa (Fig. 16). Este comportamiento presentó una diferencia significativa entre las estaciones seca y lluviosa (Cuadros 7-9).

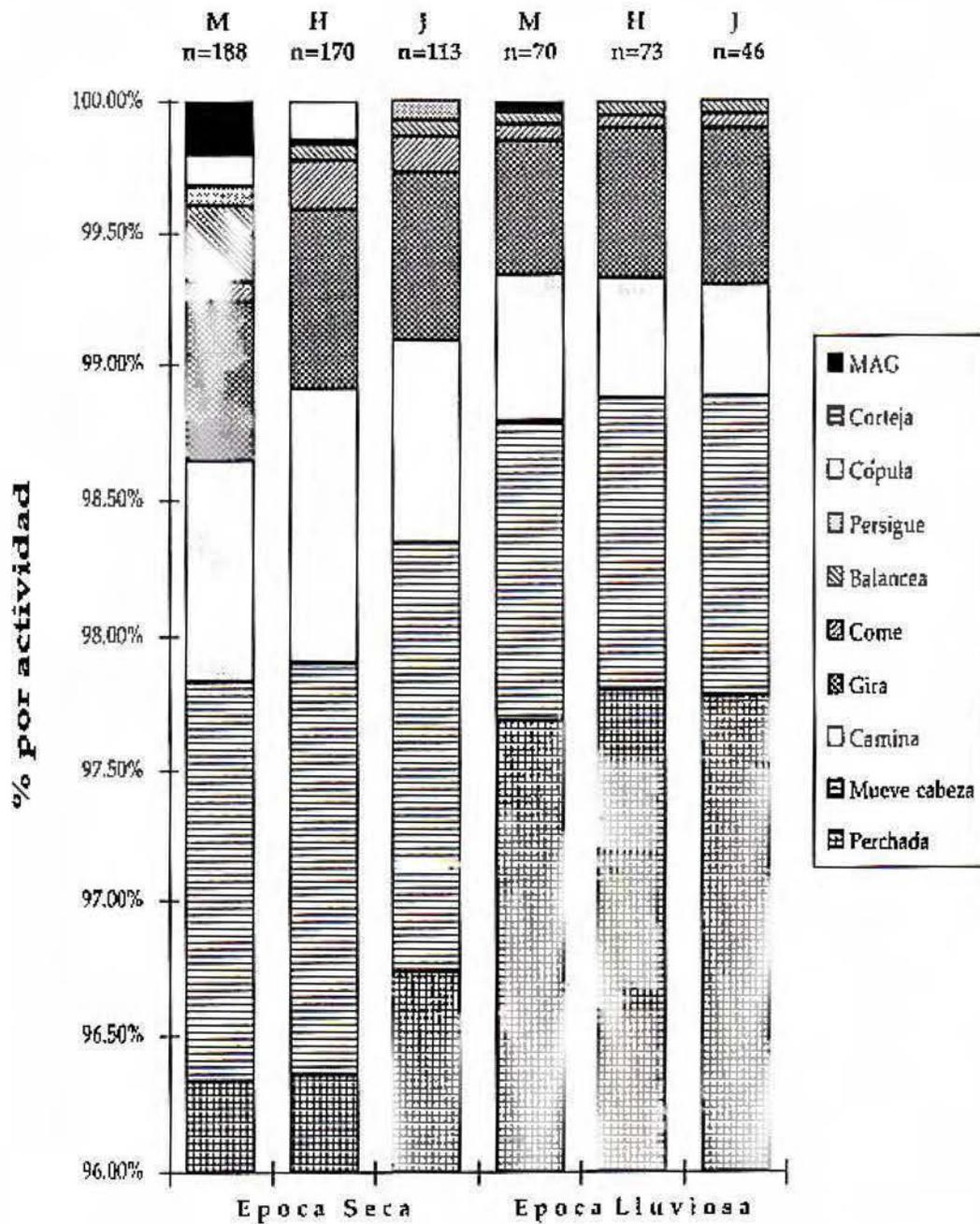


Fig. 16
Porcentajes de tiempo diario utilizado en cada acción realizada por los
***Anolis aquaticus* (Machos=M, Hembras=H y Juveniles=J) por estaciones**
del año.

Cuadro 7. Valores calculados de Dmax (Kolmogorov-Smirnov) de los modelos de comportamientos de *Anolis aquaticus* machos en las estaciones seca y lluviosa de 1992, en la quebrada La Palma de Puriscal.

Tipo de Conducta	n	Dmax Calculada	Dmax Tabular	P
Perchado	160	0,955	0,152	<0,001
Camina	135	0,451	0,166	<0,001
Come	7	0,245	0,293	>0,50
M A G	45	0,399	0,284	<0,001
Mueve cabeza	158	0,844	0,152	<0,001
Gira	146	0,488	0,159	<0,001
Balancea	46	0,399	0,281	<0,001

M A G = Mueve abanico gular

Cuadro 8. Valores calculados de Dmax (Kolmogorov-Smirnov) de los modelos de comportamiento de *Anolis aquaticus* hembras en las estaciones seca y lluviosa de 1992, en la quebrada La Palma de Puriscal.

Tipo de Conducta	n	Dmax Calculada	Dmax Tabular	P
Perchado	163	0,425	0,152	<0,001
Camina	139	0,470	0,164	<0,001
Come	14	0,096	0,211	>0,50
Mueve cabeza	132	0,422	0,152	<0,001
Gira	146	0,488	0,159	<0,001
Balancea	9	0,101	0,260	>0,50

Cuadro 9. Valores calculados de Dmax (Kolmogorov-Smirnov) de los modelos de comportamiento de *Anolis aquaticus* juveniles en las estaciones seca y lluviosa de 1992, en la quebrada La Palma de Puriscal.

Tipo de Conducta	n	Dmax Calculada	Dmax Tabular	P
Perchado	96	0,355	0,196	<0,001
Camina	86	0,333	0,207	<0,001
Come	16	0,115	0,198	>0,50
Mueve cabeza	96	0,344	0,196	<0,001
Gira	86	0,333	0,207	<0,001

La distancia que caminaron los individuos de *A. aquaticus* fue de $\bar{X} = 1,72 \pm 0,76$ (Fig. 17). Las hembras caminaron más que los machos y juveniles ($t=3,98$, g.l. 92, $P<0,001$) en los meses de febrero, marzo, junio, julio y agosto. Mientras que en enero, abril, mayo, setiembre, octubre y diciembre, los machos caminaron más que las hembras y juveniles ($t=3,71$, g.l. 97, $P<0,001$.) 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.

Algunos individuos de *A. aquaticus* no se movilizaron de su percha en el periodo de observación. En la época seca, el 16,4%, el 6,4%, y el 9,7% de machos, hembras y juveniles respectivamente, no mostraron locomoción. Mientras que en la época lluviosa esto ocurrió en el 38,7%, el 33,3% y el 35,9% de machos, hembras y juveniles, respectivamente. Se encontró una diferencia significativa en cuanto al porcentaje de los anolis que caminaron y los que no caminaron ($X^2=8,662$; g.l.=2, $P<0,005$). Al comparar cada uno de los sexos en las dos estaciones del año, se encontró una diferencia altamente significativa con respecto a este comportamiento tanto en machos, hembras y juveniles ($X^2=14,87$; g.l.=1, $P<0,001$; $X^2=25,41$, g.l.=1, $P<0,001$ y

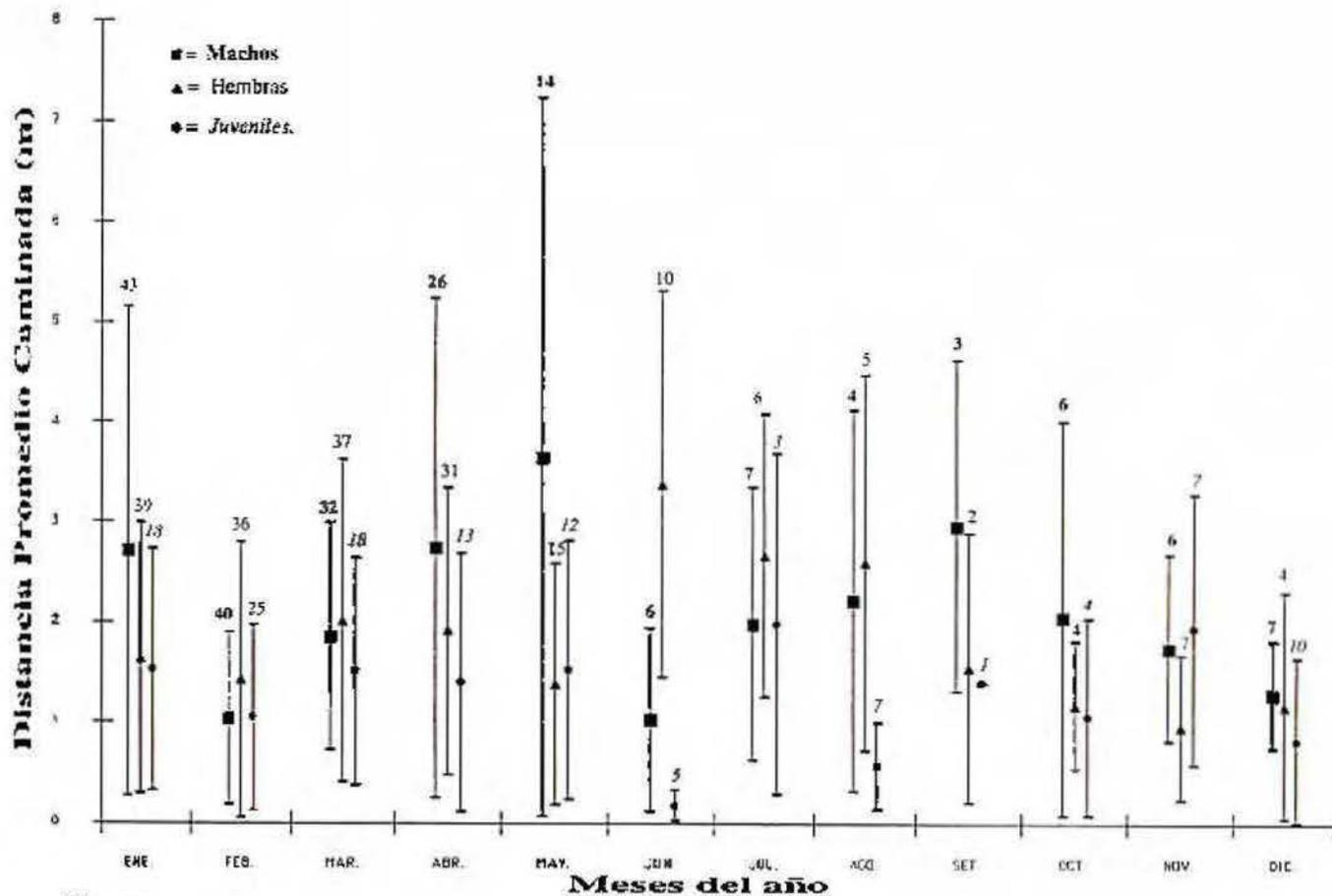


Fig. 17
 Distancia promedio que caminaron los *Anolis aquaticus* machos, hembras y juveniles, durante media hora de observación en dos días de cada mes de 1992 en la quebrada La Palma de Puriscal.

$\chi^2=5,34$, g.l.=1, $P<0,025$, respectivamente).

Gira

Los machos, hembras y juveniles, giraron su cuerpo a uno y otro lado el 0,59-0,68% del tiempo en la temporada seca, y el 0,51-0,61% en la época lluviosa (Fig. 16). Hubo una diferencia significativa entre las épocas seca y lluviosa y la cantidad de lagartijas que efectuaban este comportamiento (Cuadros 7-9).

Comen

Los machos, hembras y juveniles utilizaron el 0,07-0,19% del tiempo en comer en la estación seca y el 0,04-0,06% en la estación lluviosa (Fig. 16). En la estación seca, el porcentaje de machos que comieron fue 10% (16/160), el de hembras 9,2% (14/153) y el de juveniles 16,6% (16/96). En la estación lluviosa, el porcentaje de machos que comieron fue 25% (18/72), el de hembras 12,7% (9/71) y el de juveniles 10,2% (5/49). Hubo una diferencia significativa en los machos y juveniles que comieron y no comieron entre las estaciones seca y lluviosa ($\chi^2=23,77$, g.l.=1, $P<0,001$; $\chi^2=5,52$, g.l.=1 $P<0,025$) y una diferencia no significativa, para las hembras que, comieron y no comieron entre las estaciones seca y lluviosa ($\chi^2=1,24$,

$g.l.=1, P<0,50$).

El tamaño promedio de las presas que comieron los *Anolis* adultos y juveniles fueron ($X=17,43\pm 8,5$ mm y $X=5,81\pm 1,69$ 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 (Cuadro 10), y de vez en cuando flores tiernas de (ortiga) *Myriocarpa largipes* Liebmann.

El horario de comida de *A. aquaticus* varió entre los sexos y estaciones del año. Se encontró una relación altamente significativa ($r=0,99$ y $0,91$ $P<0,001$) entre la distancia a la presa y el tiempo que tardaron los machos y hembras en localizarla en condiciones de cautiverio (Fig. 18). Asimismo hubo una relación significativa entre la distancia a la presa y el tiempo que tardaron los animales en dirigirse a ésta ($r=0,98$ y $0,97$, $P<0,001$ para machos y hembras, respectivamente) en condiciones de cautiverio (Fig. 19). En condiciones naturales se encontró que la distancia de los *Anolis* a la presa, tuvo una relación altamente significativa con el tiempo que tardaron en dirigirse a la presa, después de localizarla, ($r=0,97$, $0,96$ y $0,77$ $P<0,005$ para machos, hembras y juveniles).

Cuadro 10. Especies y tamaños promedio de las presas que comió Anelis aquaticus en la cuebrada La Palma de Paríscal.

Presas Nombre Común	Orden	Familia	Género	Especie	$\bar{X} \pm DE$ (mm)	Amplitud (mm)	n
larva de mosca	Diptera	Delishopedidae	<u>Parachius</u>		8,21 \pm 4,85	4,60 - 14,56	6
mariposas	Lepidoptera				14,66 \pm 6,94	4,74 - 27,40	40
esquiader	Hemiptera	Gerridae	<u>Gerris</u>	<u>remigis</u>	6,82 \pm 2,31	4,04 - 8,80	7
libélula	Neuroptera	Corydalidae			39,02 \pm 16,73	16,16 - 35,04	16
	Zygoptera	Ceonagrionidae					
hermigón	Hymenoptera	Fermicidae			3,02 \pm 0,11	2,86 - 3,18	8
epilimos	Opiliones	Leiabanidae			5,09 \pm 0,33	4,5 - 5,8	9
	Palpares	Phalangidae					
araña	Araneae	Scytelidae	<u>Scytodes</u>		9,02 \pm 0,60	8,23 - 9,5	8
chinche	Hemiptera	Rephalidae			9,53 \pm 0,54	8,71 - 10,20	7
polilla nestera	Lepidoptera	Arctiidae			17,34 \pm 0,44	16,50 - 17,98	10
nimfa de grillo	Orthoptera	Tettigoniidae			17,57 \pm 0,52	16,78 - 18,32	5
	Coleoptera	Cantharidae			20,73 \pm 0,50	9,20 - 21,30	6
ortiga			<u>Myriocarpa</u>	<u>largipes</u>			2

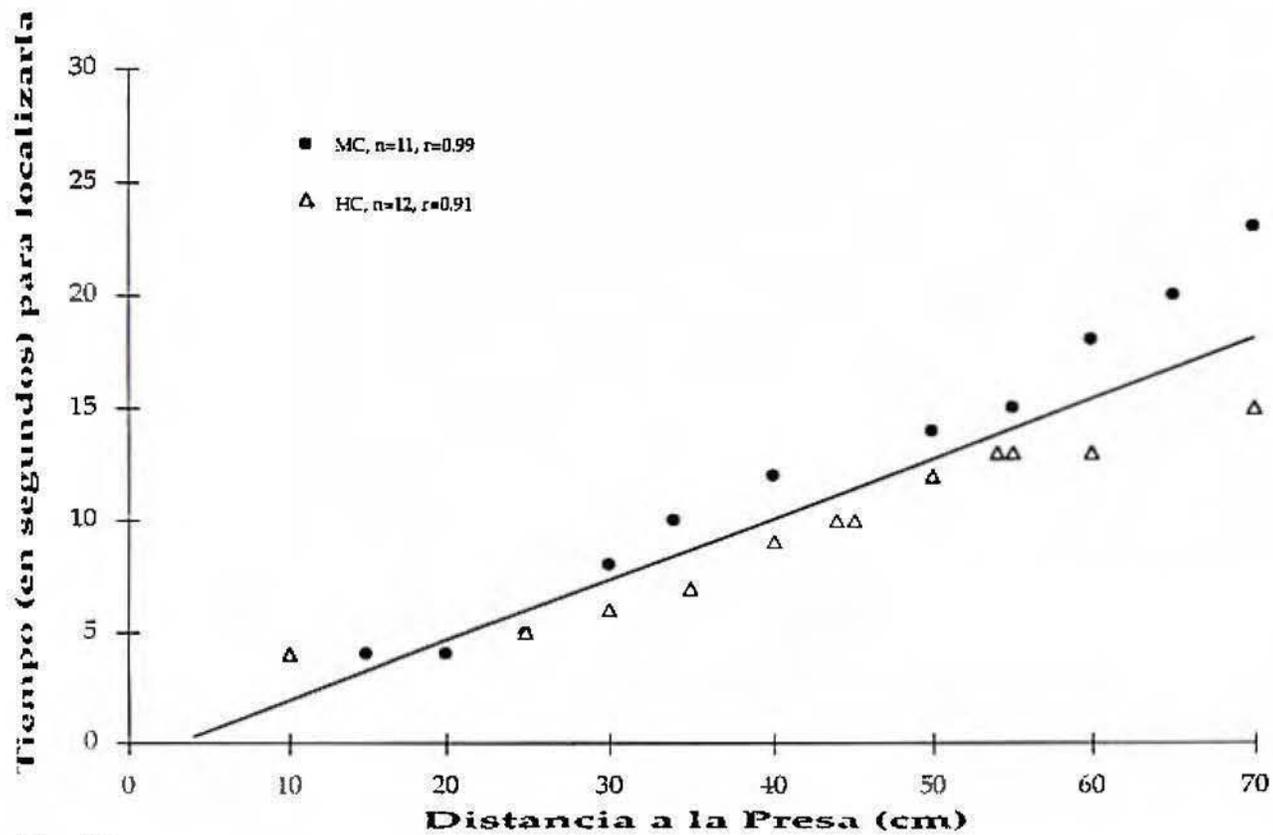


Fig. 18
 Relación de la distancia de *Anolis aquaticus* machos, y hembras a la presa y el tiempo que tardaron para localizarla en condiciones naturales y cautiverio.

CLAVES: MC=Machos en Cautiverio; HC=Hembras en Cautiverio.

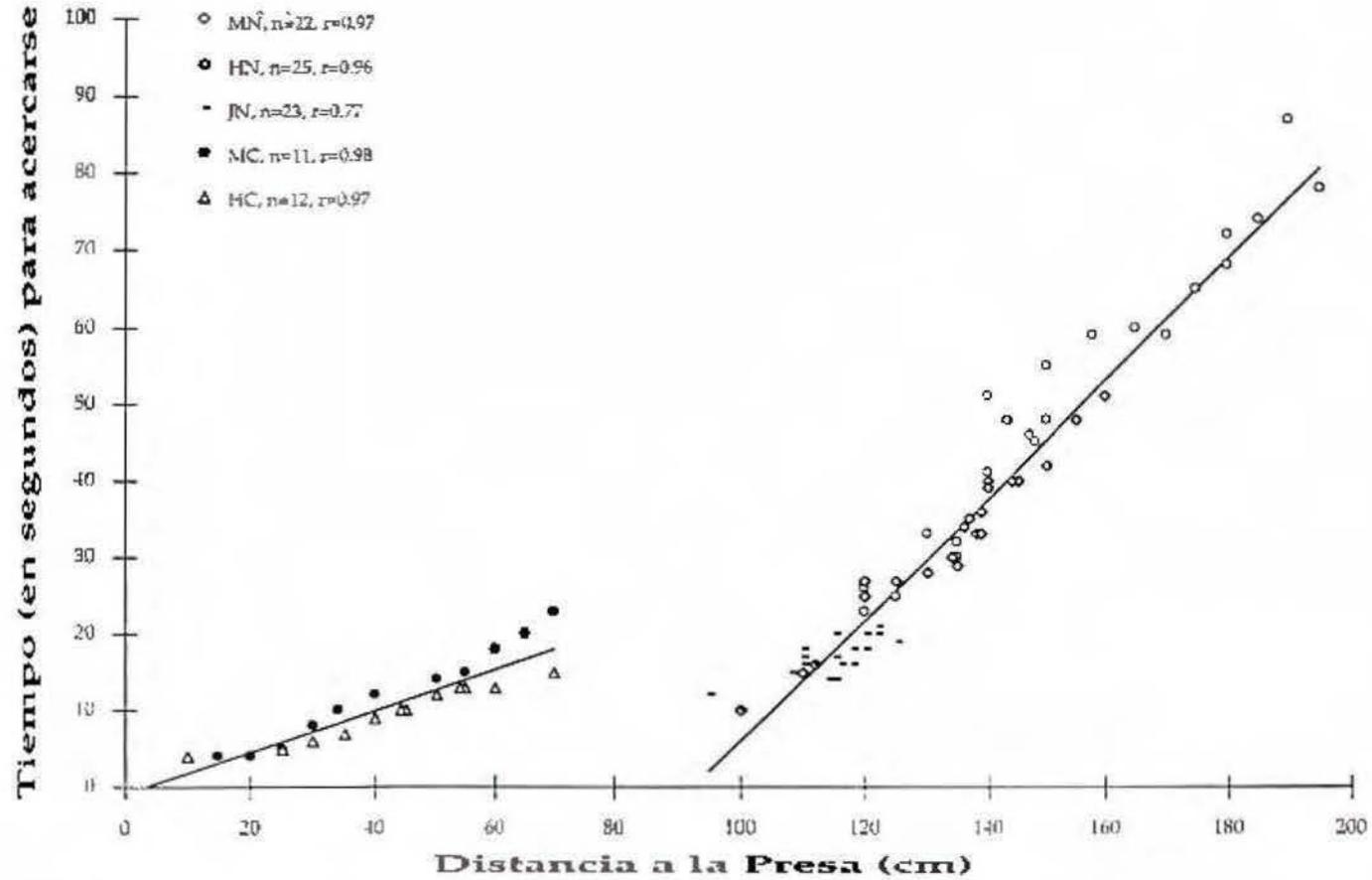


Fig. 19
 Relación de la distancia de *Anolis aquaticus* machos, hembras y juveniles a la presa y el tiempo que tardaron para ir hacia ella en condiciones naturales y cautiverio.

CLAVES: MN=Machos en condiciones Naturales; HN=Hembras en condiciones Naturales; JN=juveniles en condiciones Naturales; MC=Machos en Cautiverio; HC=Hembras en Cautiverio.

Los 23 *A. aquaticus* (machos y hembras) en condiciones de cautiverio, no comieron las 14 presas muertas con movimiento inducido. Sin embargo, estas mismas especies de presas (n=15) que fueron atadas vivas (como también los insectos vivos liberados en el interior del encierro), fueron aceptadas y comidas en los siguientes días en un tiempo de 6-22 seg. Se observó a dos machos en condiciones naturales comer (una vez cada uno) flores de ortiga (*Nyriocarpa largipes*).

Balaceo del cuerpo

Los machos y hembras balancearon el cuerpo de 0,06 a 0,30% del tiempo en la época seca y desde 0,05 a 0,06%, en la estación lluviosa (Fig. 16). En este comportamiento no se encontró una diferencia significativa en machos o hembras ni entre las dos estaciones (Cuadros 7-9). El balanceo del cuerpo en machos y hembras fue observado solo cuando se acercó el ave reinita guardarrivera (*Phaeothlypis fulvicauda*) o cuando se acercó otro *Anolis*.

Perseguir

La acción de persecución fue esporádica en la estación seca, en enero 1992 se observó dos casos entre las 12:00 y 13:00h en donde dos machos corretearon a otros machos más

jóvenes cuando se acercaron a menos de 40 cm, lo que representó el 0,07% del período de observación. En febrero de 1992 tres hembras de las 08:00 a las 10:00h persiguieron a otras hembras más jóvenes, esto representó un 0,01% del tiempo de observación; en esa misma fecha de las 08:00 a las 09:00h un juvenil persiguió a otro juvenil esto representó un 0,06% del tiempo de observación. No se observó este comportamiento en ninguno de los tres grupos de *Anolis* en la estación lluviosa, (Fig. 16).

Despliegue de abanico gular

Los machos hicieron despliegue de abanico gular (Fig. 20) en un 0,20% del tiempo desde las 07:15 a las 17:15h en la época seca. En la época lluviosa, desplegaron la papada un 0.04%. desde las 06:15 a las 09:15h, de las 10:15 a las 11:15h y de las 13:15 a las 15:15h (Fig. 16). Se encontró una diferencia significativa de este comportamiento entre las dos estaciones del año ($\chi^2=3,98$, g.l. 1, $P<0,05$).

Reproducción

Madurez sexual de machos y hembras

Se disectaron 12 machos de 38,20-77,22 mm en LHA. En los machos menores de 50,02 mm de LHA, los testículos

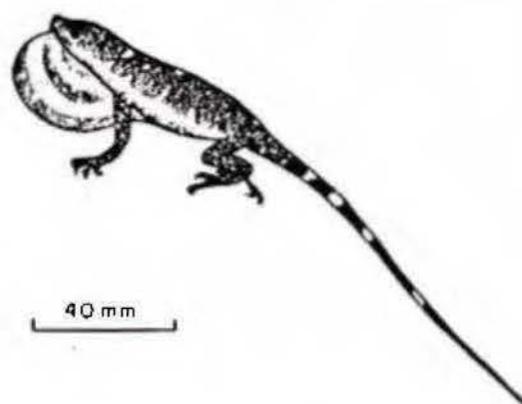


Fig. 20. Anolis guallicus macho en despliegue de abanico gular.

midieron de 1,5-2,5X1,4- 1,9mm y sus tubos seminíferos solo presentaron una línea de color café ubicada sobre el riñón, la cual midió 5-5,9X0,05-0,10 mm. No se observó hemipenes (Fig.21 A-F).

Tamaños de gónadas

Los testículos de un macho de 56,10 mm de LHA, midieron 4,8X 3,4 mm, sus tubos seminíferos tuvieron una longitud de 7,2 X 0,4 mm, y presentaron forma serpentínada de color café claro y punteado con hemipenes (Fig. 22). A este animal y otros machos mayores de 56 mm de LHA se le extrajo por los hemipenes un líquido blanquecino, que podía ser semen, ya que, la orina de estos animales es transparente. Se encontró testículos presentes en la revisión de las gónadas de los machos mayores de 38 mm en LHA, Existe una relación directa proporcional altamente significativa entre la longitud corporal y la longitud de los testículos de los *Anolis* ($r=0,98$, $P<0,001$). Se observó que el tamaño de los testículos corresponde a un 6,9-8,8% de la longitud corporal del animal (Fig. 23).

Los ámbitos de tamaño de las hembras disectadas fluctuaron entre 36,7 y 65,8 mm en LHA. En las hembras menores de 48,02 mm de LHA, los oviductos aún no estaban definidos. Solamente se observó una línea blanca

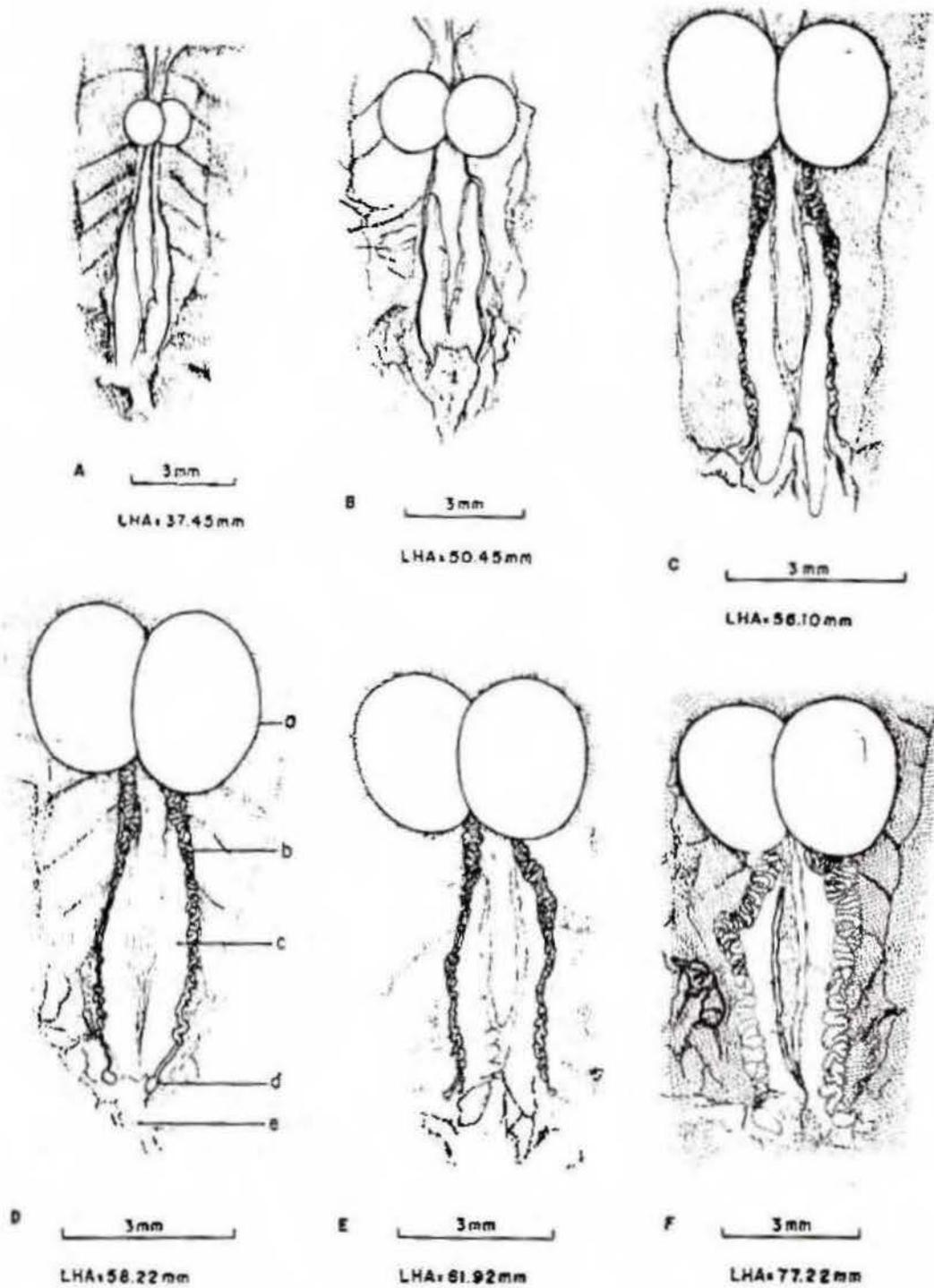


Fig. 21. (A-F) Madurez sexual de gónadas de *Anolis aquaticus* machos.
 (a). Testículos, (b). Tuba seminíferos, (c). Riñón, (d). Hemipenes,
 (e). Cloaca.

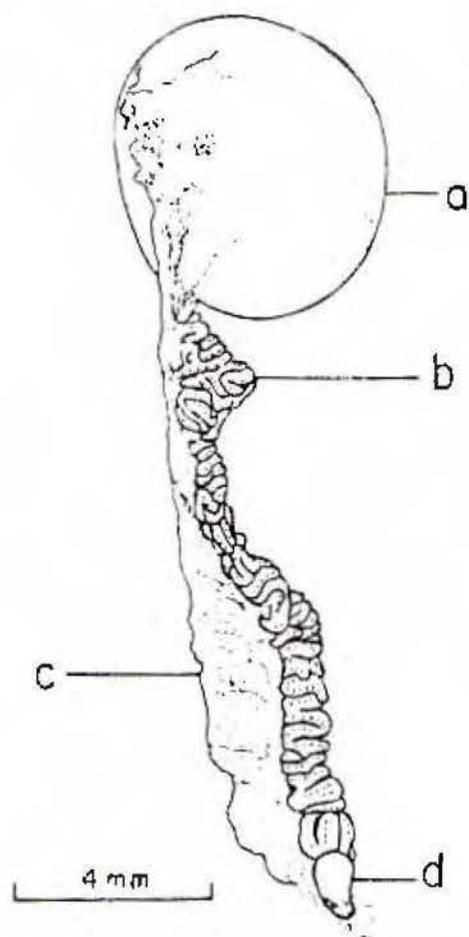


Fig. 22 . Gónada de Anolis aequalis macho, vista ventral. (a). Testículo, (b). Tubo seminífero, (c). Porción de riñón. (d). Hemipene.

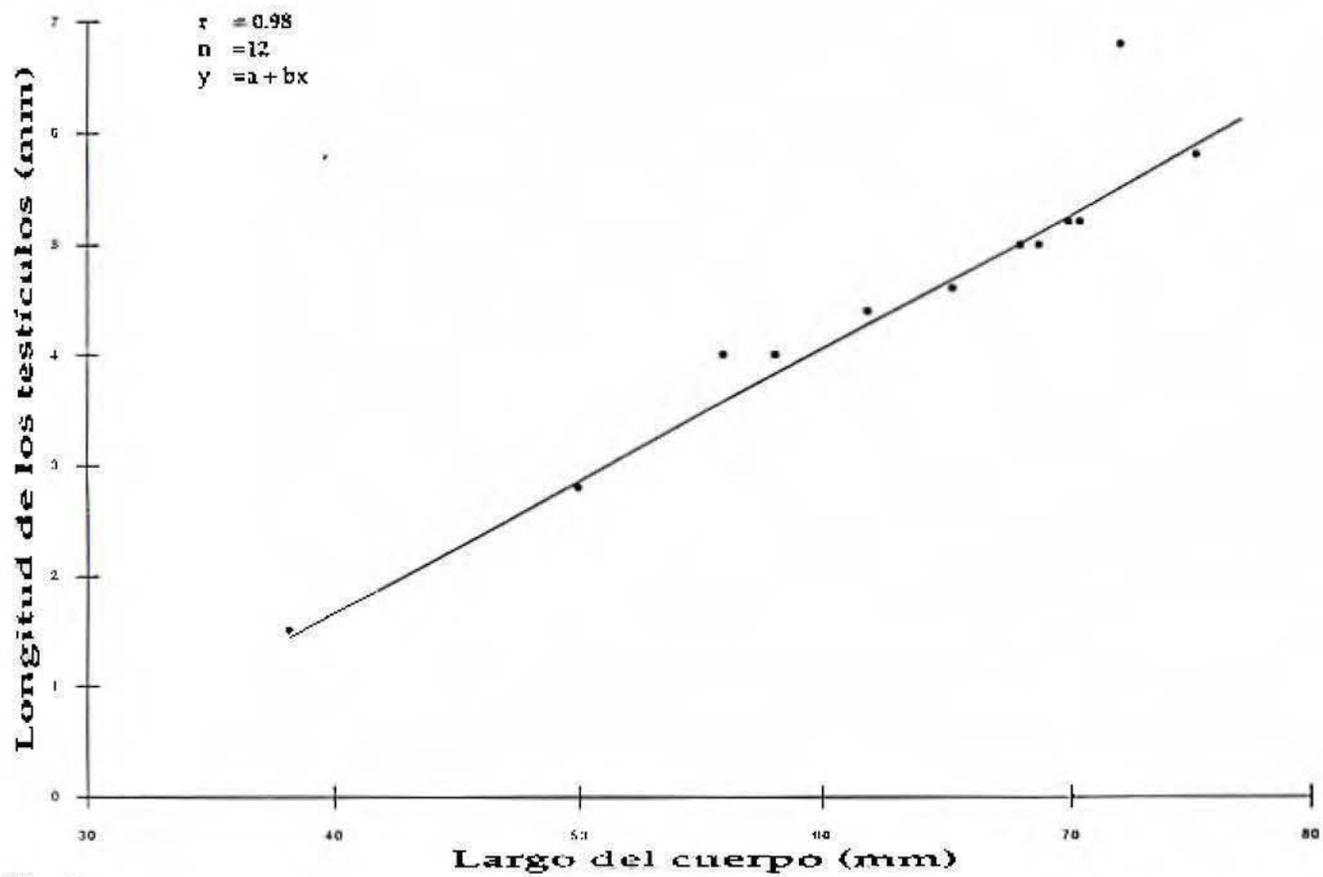


Fig. 23 Longitud de los testículos en relación al largo del cuerpo de los *Anolis aquaticus* machos.

transparente extendida a lo largo y sobre el riñón, los tamaños de los oviductos fueron de 5,8-6,2 x 0,6-1,1 mm. El tamaño de los ovarios fue de 1,2-1,8 x 0,6-0,9mm compuesto por 3-4 lóbulos (Fig. 24 A-C).

Los oviductos de las hembras de 51,31-51,42 mm en LHA, midieron 7,0-7,20 x 1,0-1,1 mm, sus ovarios de 2,20-2,30 x 1,0-1,1mm con 3-4 lóbulos. Estas gónadas se observaron en etapa de premadurez, ya que no estaban bien definidas. Una hembra de 52,32 mm de LHA, presentó un huevo en desarrollo en su oviducto derecho, el cual midió 10,5 x 1,8 mm, y sus ovarios 1,5 x 1,20 mm, con 3-4 lóbulos. Las gónadas de las hembras de 52,38-65,82 mm de LHA, en general, estaban bien desarrolladas. Sus ovarios estaban formados por 3-4 lóbulos y siempre tuvieron 1 ó 2 huevos en proceso de formación. No se disectaron hembras de los tamaños 48,03-51,30 mm de LHA (Fig. 24 A-C).

De los 76 animales utilizados en el análisis de tasas de crecimiento, 22 (10 machos y 12 hembras) midieron menos de 32 mm de LHA, cuando se los capturó por primera vez. Al revisar las gónadas, se encontró que las hembras logran una talla mayor a los 52 mm en LHA después de 4-6 meses de haber eclosionado y son sexualmente maduras, los machos son sexualmente maduros cuando han ganado un tamaño mayor a 55 mm en LHA después de los 5-7 meses de eclosionados.

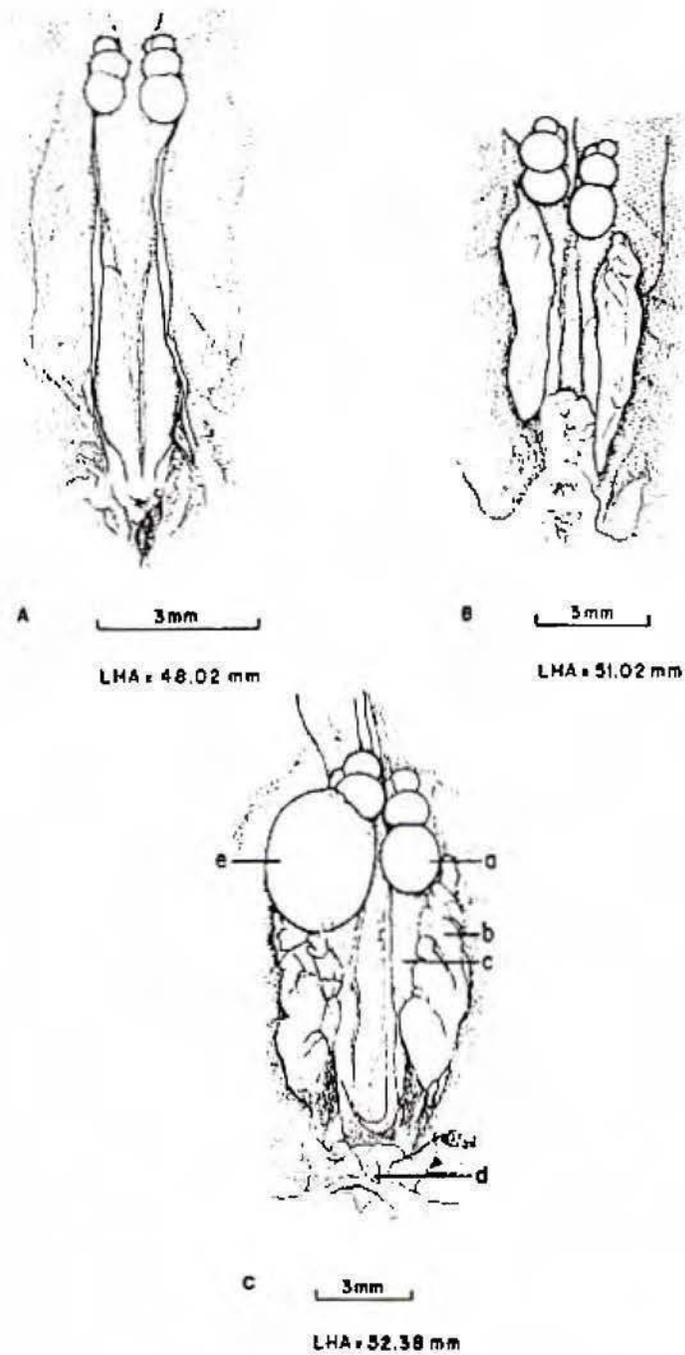


Fig. 24. (A-C). Madurez sexual de gónadas de *Anolis aquaticus* hembras. (a). ovarios. (b). oviducto. (c). riñón. (d). cloaca. (e). huevo en desarrollo.

Cortejo y cópula

El cortejo y la cópula fueron observados solo en tres parejas, 2 cópulas completas y 1 cópula incompleta. Una cópula completa se registró de 07-08:00h en abril de 1992 y cubrió 6 min. y 30 seg, la otra de las 09-10:00h en enero de 1993, y tardó 5 min. 45 seg. Cópulas completas son las que mostraron despliegue de papada, acercamiento del macho a la hembra, cortejo, copulación y separación de la pareja. En la cópula incompleta se observó solo parte de la cópula y la separación de la pareja, esto ocurrió a las 16:50h. El tamaño promedio en LHA de los tres machos que copularon fue de $X=71,17$ mm (con un ámbito de 65-78,80 mm en LHA) y de las 3 hembras $X=59,22$ mm (con un ámbito de 55,59-62,76 mm en LHA).

Descripción de la cópula

La secuencia de los eventos copulatorios aparece en la Figura 25 A-D. Las hembras se percharon cerca de un pequeño flujo de agua. Los machos estuvieron a una distancia de 2 a 2,5 m aprox. de la parte posterior de la hembra, y por 10 seg. hicieron despliegue de abanico gular. Después de 40 seg. los machos se acercaron a las hembras por la parte posterior, hasta quedar su cabeza extendida a la altura de la cadera de las hembras, y se mantuvieron en esa posición

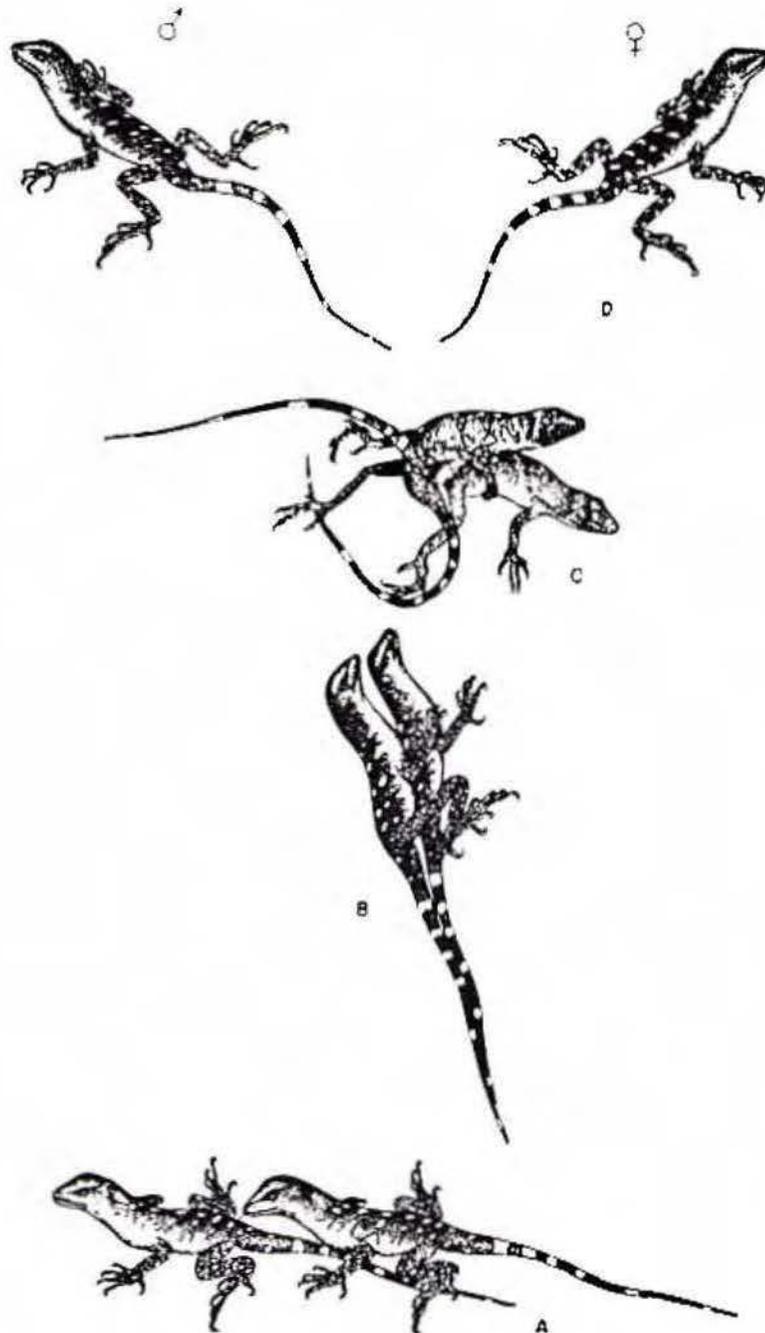


Fig 25. (A-D). Cortejo y cópula de *Anolis aquaticus* en la quebrada La Palma, Puriscal
 (A). El macho se acerca y con la lengua toca la cadera de la hembra. (B) El macho sube al dorso de la hembra. (C). El macho realiza la intromisión de su genital en la cloaca de la hembra. (D). La pareja se separa y limpian su cloaca.

por un lapso de 32-35 seg. Luego durante 30 seg. pasaron la punta de la lengua sobre la cadera de las hembras tres veces, a intervalos de 8-12 seg.

Dos segundos después los machos subieron al dorso de las hembras y quedó su maxilar sobre la nuca de éstas. Los machos se mantuvieron en esta posición por 25-30 seg. Luego de 3 a 4 seg., se aseguraron al vientre de las hembras con las patas anteriores y con la derecha posterior se sostuvieron de la base de la cola, metieron rápidamente su cola debajo de la cola de las hembras, levantaron la cola y la región posterior del cuerpo con la pata derecha posterior, y unieron sus cloacas. Los machos movieron su cadera y cola a uno y otro lado para hacer la intromisión de sus hemipenes en la cloaca de las hembras (Fig. 25 B-C).

Por un periodo de 46 seg. (aprox.), las parejas balancearon sus cuerpos de abajo hacia arriba, y luego el macho y la hembra se quedaron inmóviles, mirando de vez en cuando a uno y otro lado por 5,41 a 6,26 min. (Fig. 25 C). Entre los 5,45-6,30 min. de cópula, los machos hicieron movimiento de cadera y base de la cola, por 2-4 seg. dos movimientos a cada lado, retrajeron el hemipene y se separaron de la hembra. Ambos se movieron después lentamente con su cola encorvada hacia arriba friccionaron la cloaca y la punta de la cola suavemente sobre el suelo y

levantaron la región anterior del cuerpo; esto ocurrió por 30-35 seg. Los machos se alejaron de las hembras y se percharon a 4-5 m del lugar de copulación (Fig. 25 D).

Mientras los machos hicieron todos los movimientos hasta la monta y durante toda la cópula, las hembras no efectuaron ningún movimiento, excepto el balanceo del cuerpo que lo hicieron con el macho y el movimiento de cabeza a uno y otro lado. Después de que los machos se bajaron del dorso de la hembra, éstas realizaron limpieza de su cloaca igual que los machos. La dirección que caminaron las hembras fue en ángulo obtuso, en relación a la dirección que siguieron los machos desde el lugar de la cópula, luego se percharon a 3-4 m. aprox. del sitio en que ocurrieron las cópulas (Fig. 25 D).

Areas de Anidación

Se localizaron 34 huevos en las grietas cerca de pequeños manantiales, en las abruptas paredes de roca basáltica del riachuelo donde goteaba agua permanente y en algunas ocasiones en hojas y pequeñas ramas amontonadas. El sustrato dentro de las grietas en que fueron depositados los huevos era muy duro. Al revisar las grietas a lo largo de la quebrada, se encontró que esta especie de *Anolis* anida quizás en forma comunitaria dentro de las grietas; ya que,

se encontraron hasta 6 huevos juntos en un mismo sitio.

Cantidad de huevos

De las 140 hembras, que se palparon, 37 (26.4%) no contenían huevos en su vientre a pesar de estar maduras y tener tamaños de 53,27-68,92 mm en LHA; 76 hembras (54,3%) tuvieron sólo un huevo en su vientre, y alcanzaban un tamaño de 54,88-67,42 mm en LHA; 27 hembras (19,3%) tuvieron 2 huevos en su vientre y su tamaño fue de 59,69-68,22 mm en LHA. No se encontró una diferencia significativa entre las hembras que no tuvieron huevos y las que tuvieron 1 ó 2 huevos en su vientre ($\chi^2=4,45$, g.l. 2, $P>0,10$). No se encontró huevos en el vientre de las hembras menores de 52 mm de LHA (Cuadro 11).

Dos hembras desovaron 2 huevos en cautiverio, de las 11 hembras que fueron disectadas, 8 tuvieron 1 huevo y 3 presentaron 2 huevos (uno en cada oviducto). Estos huevos fueron comparados con los huevos que desovaron algunas hembras en condiciones naturales y en cautiverio, y se encontró que externamente eran similares, vistos a trasluz presentaron indicios de desarrollo embrionario como los desovados en forma natural.

Se pesaron las hembras antes y después de la disección,

Cuadro 11. Cantidad de huevos en el vientre de las hembras de *Anolis aquaticus* de la quebrada La Palma de Puriscal.

Huevos Palpados	n/N	%	Ambito LHA (mm)	Ambito Peso (g)
0	37/140	26,4	53,27-65,92	2,8-5,8
1	76/140	54,3	54,88-67,42	4,0-6,2
2	27/140	19,3	59,69-68,22	5,0-9,4

y se observó que 8 hembras al retirarles 1 huevo del oviducto perdieron un 13,7% del peso en promedio, con ámbitos desde 11,5-16,7%; y 3 hembras al sacarle 2 huevos de los oviductos, disminuyeron un 21,5% del peso en promedio. Asimismo, se pesaron las hembras en cautiverio antes y después del desove y se observó que 2 hembras al desovar 1 huevo perdieron un 13,8% del peso en promedio, y 4 hembras al desovar 2 huevos disminuyeron un 21,7% del peso en promedio, con ámbitos entre (17,6-24,0%). En condiciones naturales se encontraron algunas hembras que habían disminuido su peso de un mes a otro o de una captura a otra (Fig. 26 A-J).

Forma, color y tamaño de los huevos

Los huevos de *Anolis aquaticus* son de forma ovalada, pero algunos fueron más alargados que otros. Presentan una cáscara de color blanquecino, y un largo promedio de $X=15,32 \pm 0,89$ mm, (14-17,7 mm n=26). Su diámetro promedio en ancho máximo fue de $X=8,34 \pm 0,96$ mm, (6,9-10,5 mm) (Fig. 27). El peso varió entre 0,6-1,0 g. con $X=0,7 \pm 0,11$ g. Cuando las hembras contenían 2 huevos en su vientre, al desovarlos estos fueron de menor peso ($X=0,65 \pm 0,08$, 0,6-0,8, n=14), en cambio las hembras que desovaron solo 1 huevo, estos fueron de mayor peso ($X=0,78 \pm 0,13$, 0,7-1, n=9). No hubo una diferencia

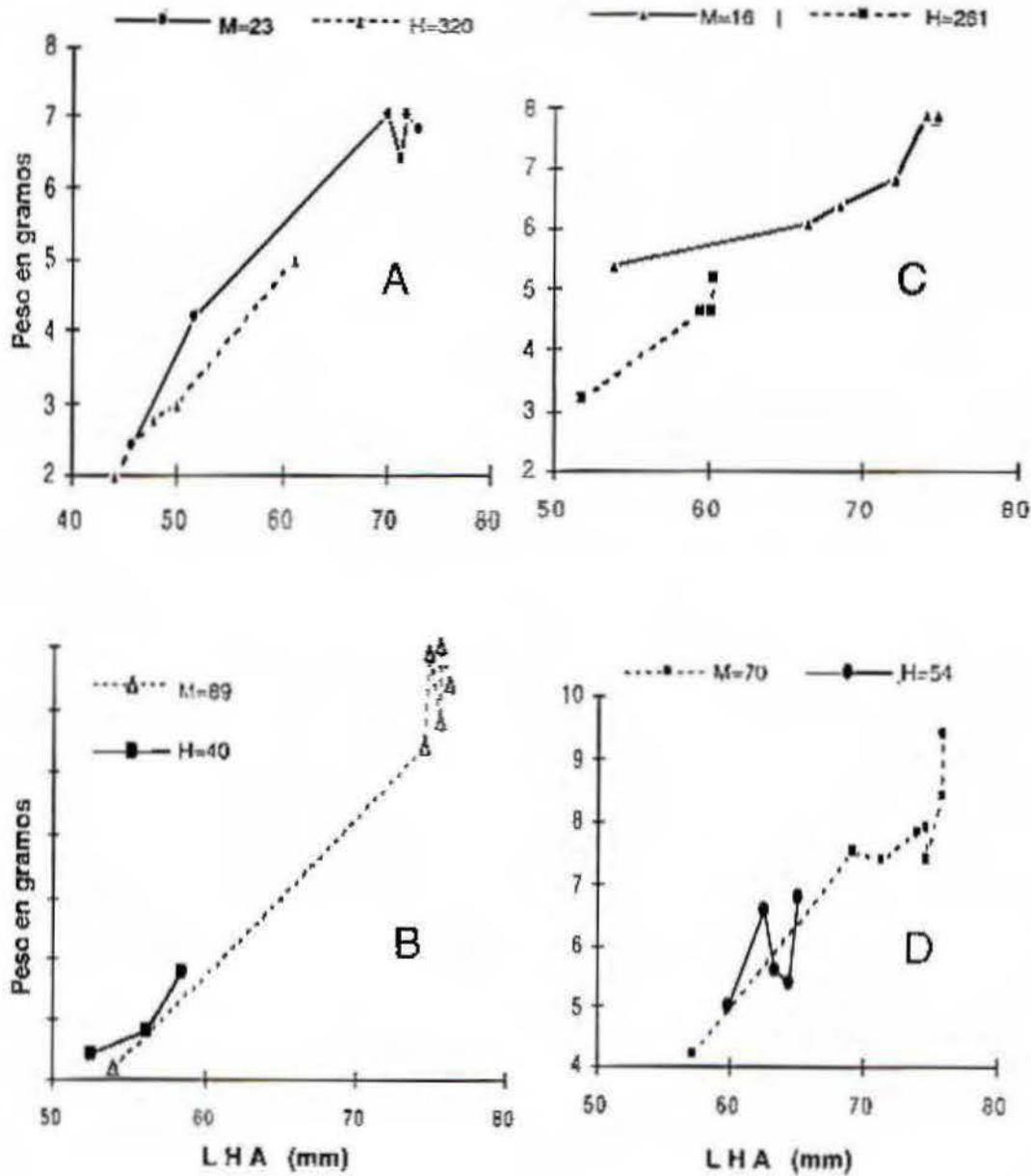


Fig. 26
Relación de la longitud hocico ano con el peso de 10 machos y 10 hembras de *Anolis aquaticus* con más frecuencia recapturados en la quebrada La Palma de Puriscal. Cada gráfico corresponde a un macho y a una hembra (M= macho, H= hembra).

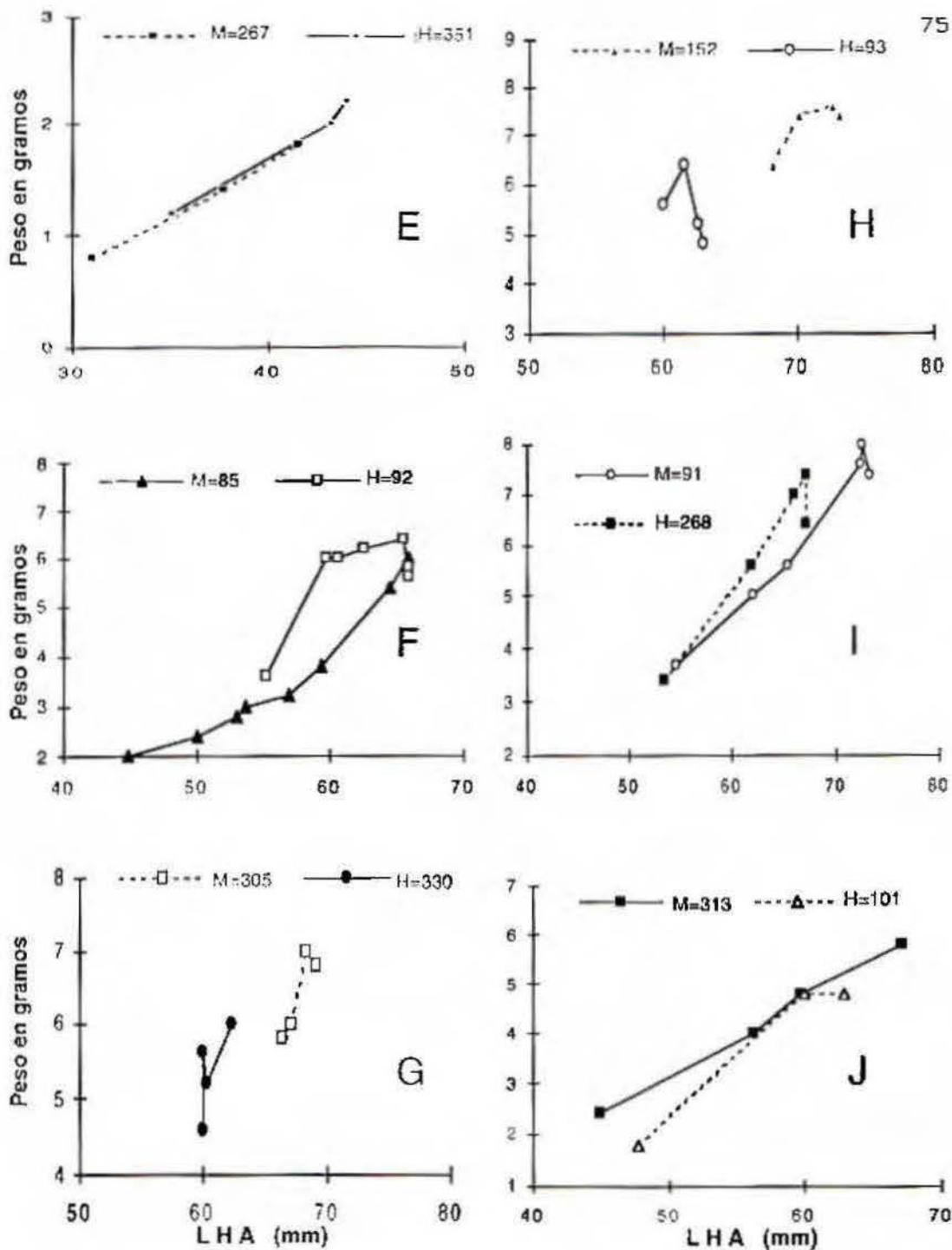


Fig. 26

Relación de la longitud hocico ano con el peso de 10 machos y 10 hembras de *Anolis aquaticus* con más frecuencia recapturados en la quebrada La Palma de Puriscal. Cada gráfico corresponde a un macho y a una hembra (M= macho, H= hembra).

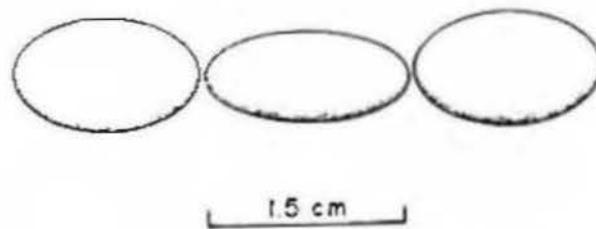


Fig. 27 . Forma y tamaño de los huevos de Anolis gualicus .

significativa ($t=1,68$, g.l.=21, $P>0,05$) entre los pesos de uno o dos huevos desovados por una hembra.

Incubación

Las 11 hembras que se mantuvieron en cautiverio por 30 días, desovaron de 6 huevos. Estos huevos más cuatro huevos provenientes de las hembras disectadas fueron incubados en forma seminatural. Se colocaron en un recipiente de plástico y se incubaron a una temperatura mínima promedio de 22,4°C (04:00-07:00h) y una máxima promedio de 25°C (a las 15:00h).

Las temperaturas ambientales picos promedios en los ambiente natural y seminatural ocurrieron en horarios diferentes (Fig.28).

En la incubación seminatural la humedad relativa fue del 100% y las temperaturas promedios fueron de 22,4-25°C durante las 24 horas del día. El tiempo de eclosión fue de 75 días para un neonato hembra y 82 días para un macho. Los dos neonatos representan un éxito de eclosión del 20%. El resto de los huevos fueron infestados por hongos del género *Fusarium* (Moniliacea).

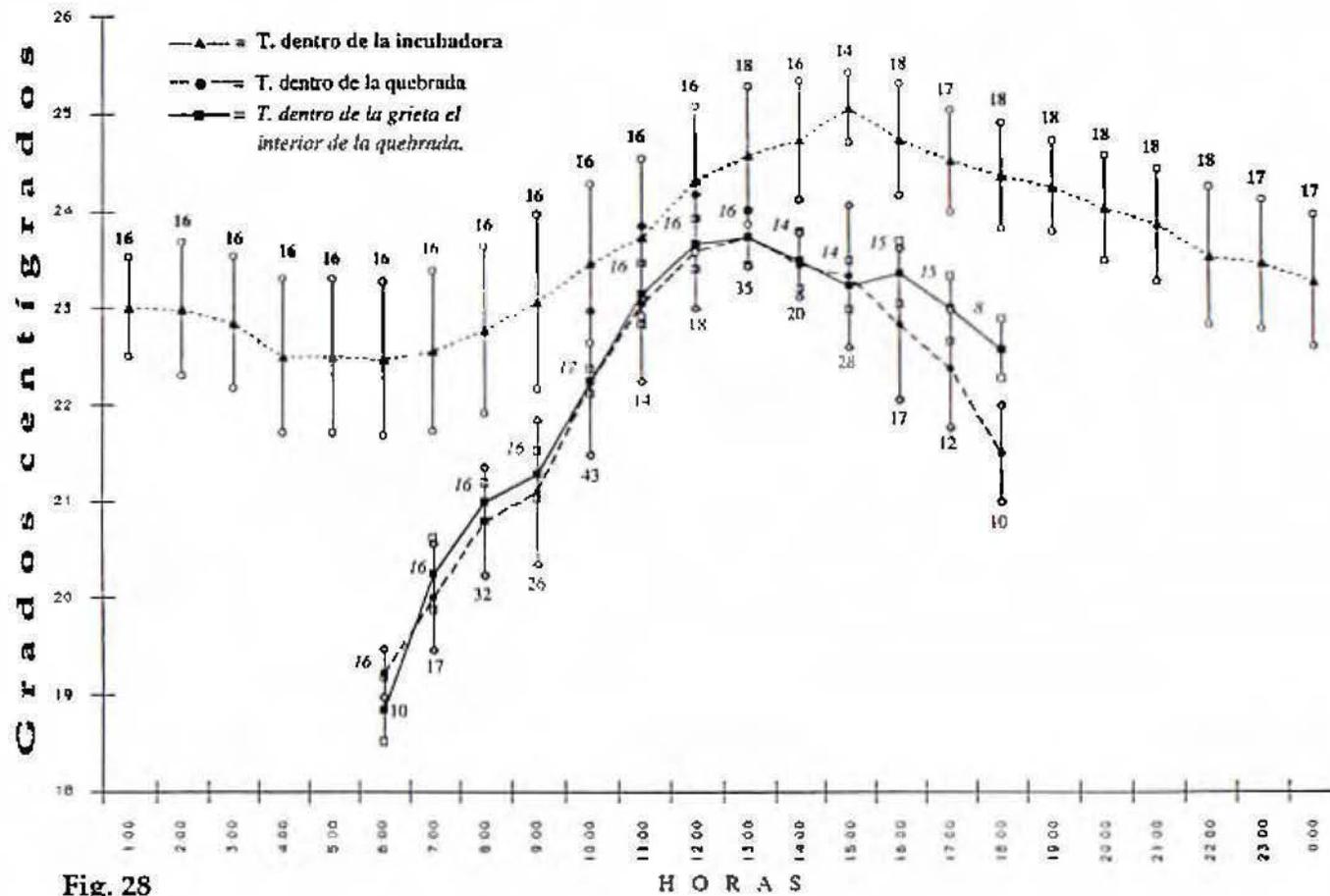


Fig. 28
 Temperaturas promedio en el interior de la incubadora artificial que contenía 10 huevos de *Anolis aquaticus*, en una de las grietas y en la quebrada en que desovan los anolis, durante las 24 y 12 horas del día por el tiempo que tardó la incubación hasta la eclosión.

Nacimiento y tamaño de las crías

Los 2 neonatos nacieron con un LHA de 25,29 y 25,32 mm y 0,7 g. de peso. La cola de la hembra fue de 38,32 mm de largo y la del macho 37,24 mm. En condiciones naturales se capturaron y midieron solo 2 crías que tuvieron 26 mm de LHA y 0,6 g de peso. De acuerdo al peso que perdieron y la talla que ganaron los 2 neonatos en 9 días en cautiverio, se estima que las crías encontradas en el campo tenían aproximadamente de 10 a 15 días de eclosionados.

Crecimiento de las crías

Después de eclosionar, se mantuvieron ambas crías encerradas en la misma incubadora por 9 días y se les ofreció pequeñas mariposas y moscas para su alimentación; sin embargo, ninguno de los dos neonatos comió. La hembra en 9 días ganó 2,5% mm en LHA y el macho 1,5% mm en relación al LHA inicial. La hembra tuvo una tasa de crecimiento de 0,07 mm/día y el macho 0,04 mm/día. Sin embargo, ambos animales perdieron 14,29% g de su peso inicial en los 9 días de observación.

En condiciones naturales, 34 machos de *A. aquaticus* fueron recapturados de 3 a 8 veces, y 22 hembras de 3 a 7 veces. Los machos presentaron tasas de crecimiento en LHA

de 0,13-0,71 mm/día con un \bar{x} = 0,35 mm/día (\bar{x} = 10,55 mm/mes). Las hembras mostraron tasas de crecimiento de 0,14-0,88 mm/día, con un \bar{x} = 0,41 mm/día (\bar{x} = 11,17 mm/mes). Veinte juveniles presentaron tasas de crecimiento diario de \bar{x} = 0,44 mm/día (0,19-0,98 mm/día); estas tasas fueron mayores que la que presentaron los 2 neonatos en cautiverio y las de los adultos de ambos sexos mencionados anteriormente (Cuadro 12). No hubo una diferencia significativa en las tasas de crecimiento entre los machos, las hembras y los juveniles (Tukey = $P > 0,10$).

Las curvas de crecimiento en LHA de machos y hembras mostraron diferencias físicas de forma y tamaño entre los sexos (Fig. 29 A-B). Al correlacionar cada valor de LHA de 10 hembras y 10 machos con el peso, se obtuvieron curvas de crecimiento que indicaron que los machos con tamaños en LHA mayores de 69 mm, ganan longitud pero pierden del 5 al 10% de su peso ($r = 0,98$, g.l. = 9, $P < 0,001$). Un comportamiento similar se observó en las hembras, las cuales al llegar a una talla mayor de 59 mm de LHA, perdieron del 10 al 20% de su peso ($r = 0,92$, g.l. = 9, $P < 0,001$) el cual fue recuperado luego de algunos días (Fig. 25 A-J).

Reclutamiento y permanencia de juveniles, machos y hembras

El reclutamiento de machos juveniles fue 37% (30/81) y

Cuadro 12. Tasas de Crecimiento (TC) promedio por día y por mes de *Anolis aquaticus* machos, hembras y juveniles recapturados durante 17 meses (1991-1993) en la quebrada La Palma de Puriscal.

n	Sexo	\bar{X} TC/mes (mm)	Ambito	\bar{X} TC/día (mm)	Ambito	N. recap. ámbito	N. Meses ámbito
34	H	10,55 + 6,39	4,0-31,49	0,35 + 0,22	0,13-0,71	3-8	2-17
22	H	11,17 + 7,54	4,2-29,28	0,41 + 0,25	0,14-0,98	3-7	2-15
20	J	13,38 + 4,23	4,5-28,6	0,44 + 0,16	0,19-0,98	3-6	2-14

Tukey = $P > 0,10$

N. recap = Número de veces que los animales fueron recapturados
 N. meses = Número de meses en que los animales fueron recapturados

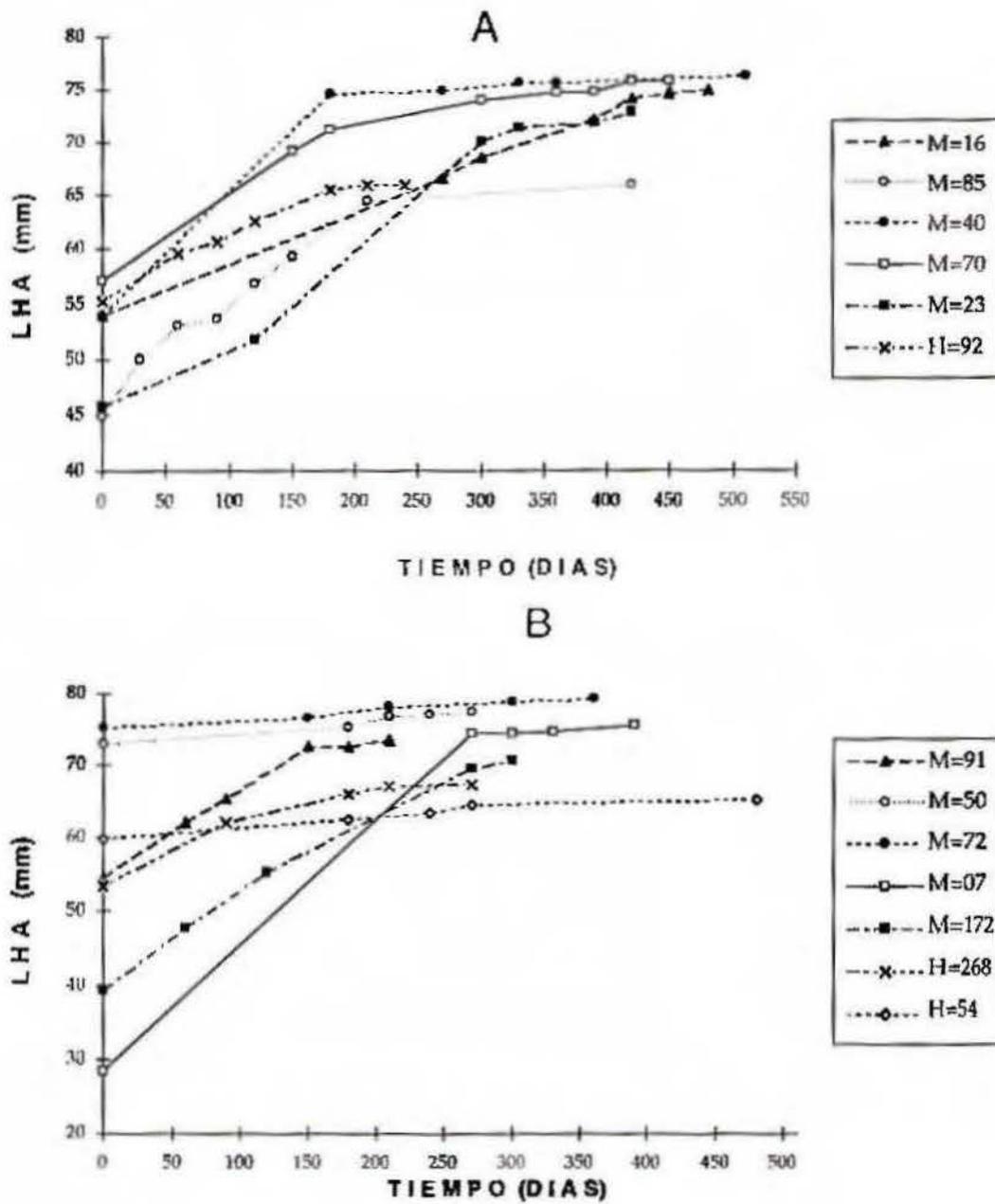


Fig. 29.A-B
Curva de crecimiento en LHA de 10 machos y 3 hembras, de acuerdo al número de días después de la primera captura de los *Anolis aquaticus* de la quebrada La Palma de Puriscal. (M=machos, H=hembras, LHA=longitud hocico-ano.)

el de las hembras 25,4% (18/71), durante los 18 meses de muestreo. No hubo una diferencia significativa entre machos y hembras en el porcentaje de reclutamiento ($\chi^2=3,48$, g.l.=1, $P>0,05$). La permanencia registrada en el área de estudio para juveniles y machos adultos fue de 51,6% (80/155) y de hembras jóvenes y adultas de 40,1% (55/137). La permanencia mínima en el área para machos y hembras fue de un mes (2 recapturas). La recaptura máxima fue de 8 veces en 17 meses, para los machos y de 7 veces en 15 meses para las hembras.

Depredadores

Se observó a dos serpientes comer *A. aquaticus*. *Chironius grandisquanus*, que se comió a un *Anolis* en febrero de 1992 y *Leptodeira septentrionalis* que lo hizo en diciembre de 1992. Un cangrejo de río (*Ptychophalus tristanis*) se comió a una lagartija hembra en abril de 1992. Campbell (1973), Trivers (1976) y Andrew y Rand (1990), han mencionado a otros depredadores de especies de *Anolis* (Cuadro 13). Sin embargo, durante este estudio no se observó comer *Anolis* a ninguno de éstos depredadores.

Cuadro 13. Depredadores potenciales de *Anolis aquaticus* en la quebrada La Palma de Puriscal

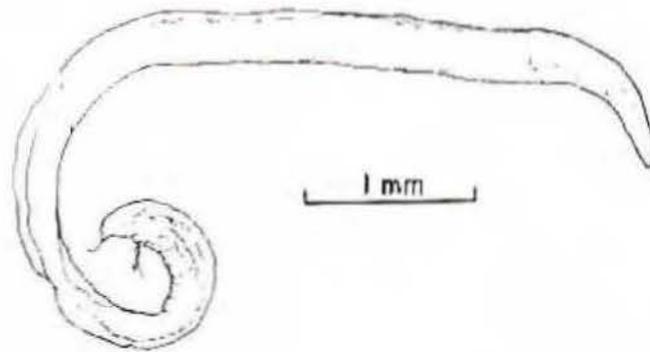
Nombre común	Familia	Nombre Científico
Serpiente	Colubridae	<i>Oxybelis aeneus</i>
"	"	* <i>Chironius grandisquamis</i>
"	"	<i>Geophis</i>
"	"	* <i>Leptodeira septentrionalis</i>
"	"	<i>Minia sebae</i>
"	"	<i>Spilotes pullatus</i>
"	"	<i>Drymobius margaritiferus</i>
Gallego	Basiliscinae	<i>Basiliscus plumifrons</i>
Cangrejo	Pseudothel Puidae	* <i>Ptychophalus tristanis</i>
Bobo	Momotidae	<i>Momotus momota</i>

* Especies que se observaron depredar *Anolis aquaticus* en la quebrada La Palma de Puriscal.

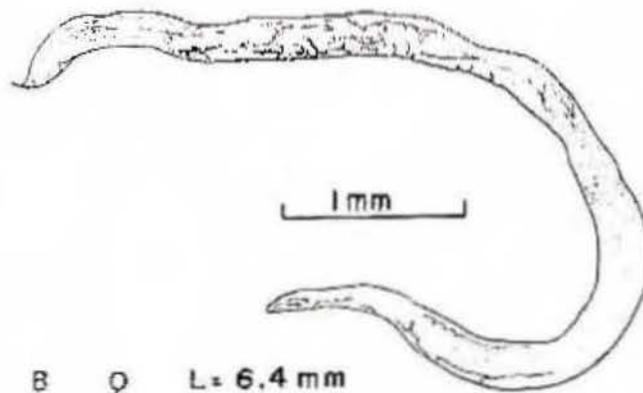
Parásitos

En el momento de manipular los individuos de *A. aquaticus*, para su respectiva medición tanto algunos machos como algunas hembras adultos, defecaron y orinaron en la época seca (20,9%, 42/201) y en la época lluviosa (16,5% 20/121). Los juveniles orinaron y defecaron en la temporada seca en 4 oportunidades 4,1% (4/96) y en la lluviosa 7 veces 10,6% (7/66). De estas defecaciones se obtuvieron los nemátodos parásitos. La cantidad de anolis machos y hembras parasitados entre la época seca y lluviosa no mostró diferencia significativa ($\chi^2=5,96$, g.l.=2 $P>0,05$).

Se encontró en las heces de *A. aquaticus* adultos 2 especies de nemátodos del orden ascaridoidea género *Aplectana* familia Cosmocercoïdidae y otro de la familia Pharyngodonidae (Brook com. pers. 1993). En estas especies de nemátodos el macho y la hembra son de similar tamaño (Fig. 30).



A ♂ L = 6.2 mm



B ♀ L = 6.4 mm

Fig.30. Nemátodos parásitos de Anolis aequalis.

Discusión

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 3 m del agua. Un comportamiento similar se observó en *A. aquaticus* en Puriscal, en donde la máxima distancia del agua fue 7 m en la época lluviosa y solo 4 m en la época seca. El ámbito de hogar en la época seca fue más pequeño que en la época lluviosa para los machos, las hembras y los individuos juveniles.

Las 13 regiones corporales medidas mostraron que los machos de *A. aquaticus* son más grandes que las hembras; los machos divergen de las hembras en la longitud de la cabeza. esto se se puede deber a varias razones. Una de ellas puede ser que la diferencia en tamaños entre machos y hembras reduzca la competencia entre los sexos, por comida y otras necesidades (Price 1984, Carothers 1984 y Selander 1972). Gibbon y Lovich (1990) afirman que los machos más grandes probablemente tienen una ventaja competitiva en los encuentros macho-macho en presencia de una hembra.

Población

La población de *A. aquaticus* presenta una relación de

sexo 1:1 en todas las categorías (Fig. 10), a excepción de las categorías de tamaño 55,50 hasta 70,40 las cuales mostraron diferencias significativas de la relación 1:1. Lo anterior sugiere que en las últimas categorías es donde se reúne el mayor número de hembras y machos de la población. Se asume que la mayor abundancia que presentaron los machos y las hembras, en las últimas categorías de tamaño es producto de algunos meses de reclutamiento.

La cantidad de animales capturados y recapturados así como también el número de individuos que se observó dormidos bajo las cascadas durante la noche, se correlaciona en forma negativa con la precipitación durante este estudio; esto indica que a mayor precipitación, hay una menor cantidad de individuos que se exhiben en las perchas, lo cual posiblemente se deba a que ellos permanecen más tiempo dentro de las grietas por las bajas temperaturas que se dan en la época lluviosa.

Los estimados de densidad de población fueron menores (149 y 1080 individuos) al incluir las áreas de mayor y menor densidad de los *A. aquaticus* de la quebrada La Palma. En el sector en que hubo menos penetración de sol (bosque más denso con manantiales en los bordes de la quebrada), los *Anolis* estaban más agrupados lo que dió como resultado mayores densidades (Cuadro 5). La fluctuación de los

estimados de la población fue altamente significativa ($\chi^2=453$, g.l.=15 $P<0,001$).

Campbell (1973), estudió *A. poecilopus* y *A. lionotus* en Panamá, Trivers(1976), *A. garmani* en Jamaica, y Andrews y Rand (1990), *A. limifrons*, en Barro Colorado, todos estos autores estimaron densidades de población de las diferentes especies desde 1 anolis/10m²-1 anolis/45m² para la temporada húmeda y 1 anolis/40m²-1 anolis/75m² en la época seca. *A. aquaticus* en la región de la Palma presentó una estimación de la densidad poblacional de 307-2053 anolis/2800 m² donde los animales estaban más agrupados. Campbell (1973) comunica que las densidades en lagartijas riparias variaron de acuerdo a la cantidad de luz que penetraba al piso de la quebrada.

Comportamiento

En casi todas las pruebas de inmersión las lagartijas se sumergieron a la fuerza con excepción de 5 (2 machos, 1 hembra y 2 juveniles), que se escaparon de la mano y cayeron al agua, éstas se sumergieron solas y el tiempo que permanecieron bajo el agua estuvo dentro del ámbito de los animales sumergidos a la fuerza. En las capturas sucesivas, después de medir los animales, 16 de ellos se sumergieron dentro del agua cuando escaparon. Esto hace suponer que

este comportamiento corresponde a huida ante un depredador; el periodo de permanencia de *A. aquaticus* bajo el agua fue de $(X=4,01 \pm 3,45)$. Delgado (1992) en un experimento de inmersión de *N. lemurinus* y *N. humilis*, observó que *N. lemurinus* tenía gran capacidad para permanecer bajo el agua ($X=4,45$ min.) mientras que *N. humilis* solo permaneció $X=2,36$ min.

Los picos de abundancia relativa por hora de búsqueda de *A. aquaticus* fueron diferentes entre los machos, las hembras y los juveniles, a excepción de las 09:00 y 12:00h, en que el número de animales de los tres grupos fue igual en las estaciones seca y lluviosa. Se encontró una relación significativa entre la hora del día y la cantidad de *Anolis* machos y juveniles observados, y no significativa para las hembras.

Los *A. aquaticus* pasan la mayor parte del día perchados, sobre todo en la época lluviosa (mayo-noviembre), cuando la humedad relativa (HR) promedio en el interior de la quebrada es del 100% 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 solo a alimentarse; es por esto que el número de *Anolis* disminuye en la época lluviosa y los pocos *Anolis* que se exhiben permanecen menos tiempo perchados. 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%) o (3%) en otras actividades (Mora 1991).

El movimiento de cabeza a uno y otro lado, de los *Anolis* estacionados, puede ser una de las estrategias de localización de presas. En este comportamiento, el porcentaje de tiempo fue significativamente diferente entre las estaciones seca y lluviosa para las tres categorías. Es posible que esta diferencia se deba a la menor cantidad de animales presentes en la época lluviosa.

El desplazamiento de *A. aquaticus* se debió a la búsqueda de una nueva percha, para capturar presas, escapar de otro anolis, aparearse o para retirarse de la percha. El porcentaje de tiempo utilizado en el desplazamiento fue mínimo en relación a lo que permanecieron perchados. En febrero-marzo y junio-agosto, durante los 30 min. de observación, las hembras caminaron una distancia mayor que los machos y juveniles. La diferencia significativa entre hembras vs machos y hembras vs juveniles con respecto a la distancia que caminaron puede deberse a que ellas buscaban:

un sitio para anidar, alimento o machos para aparearse.

Los machos se alimentaron aproximadamente a las mismas horas del día en la época lluviosa y seca. En las hembras y juveniles se notó una diferencia entre las dos estaciones del año en el horario de alimentación. Este comportamiento pudo deberse a que en la estación lluviosa las hembras y los individuos juveniles pasaron más tiempo dentro de las grietas. Otra posibilidad es que en la estación seca, que es cuando las temperaturas ambientales permanecieron altas, tanto las hembras como los juveniles pasaron más tiempo en el exterior en busca de alimento.

Por la forma de localizar la presa en cautiverio, se observó que *Anolis aquaticus* depende del movimiento de ésta para localizarla, 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 *Anolis*; sin embargo, las flores de ortiga (*Myriocarpa largipes*), caídas en el suelo, sin tener movimiento alguno, de vez en cuando sirvieron de alimento para los *Anolis*. Quizás estas flores sean preferidas por tener algún nutriente en particular.

Goodman (1971), indica que los *Anolis* del bosque

necesitan del movimiento de la presa para localizarla, y que en el caso de *A. aquaticus* por vivir en arroyos con mucho flujo de agua, debe usar estrategias diferentes para localizar su presa. De acuerdo a mis observaciones, *A. aquaticus* al igual que los anolis del bosque, también dependen del movimiento de la presa para localizarla. Goodman (1971), argumenta que *A. 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.

Los tamaños promedios de las presas que comieron los *A. aquaticus* adultos en el campo midieron 17,43mm (4,74-49,50 mm), los cuales fueron mayores que los observados por Sexton et al. (1972) y Talbot (1979) en *A. limifrons* y *A. humilis* (6,37 mm). Morton (1980), encontró que los juveniles, las hembras y los machos de *A. limifrons* comieron tamaños de presas de 4,77 mm, 6,11 mm y 5,45 mm respectivamente.

Se observó que un macho, una hembra o un individuo juvenil de *A. aquaticus* perseguían ocasionalmente a otro para alejarlo de su percha y que éstos no regresaban a su percha. Por lo que se puede deducir que *A. aquaticus* no permite que otro individuo se le acerque a menos de 40 cm.

Reproducción

De acuerdo al estudio de las gónadas, los testículos de los machos de *A. aquaticus* tienen relación con el tamaño corporal. Rueda (1989) encontró que los machos de *A. megalopithecus* presentaron los testículos esféricos y bien desarrollados. Asimismo *A. aquaticus* presentó testículos grandes.

Las hembras de *A. aquaticus* después de haber eclosionado, llegan a la madurez sexual entre los 4-6 meses (>52 mm en LHA). Los machos después de haber eclosionado, logran la madurez sexual entre los 5-7 meses (>55mm en LHA). Otras especies como las lagartijas semiacuáticas *A. lionotus* y *A. poecilopus*, alcanzaron la madurez sexual entre los 2-3 meses después de eclosionados (Campbell, 1973).

En las dos cópulas completas observadas se notó que las hembras receptivas permitieron el acercamiento de los machos hasta su dorso. Hews (1990) indica que las lagartijas hembras pueden ser receptivas por un tiempo relativamente corto (24-48 horas). En mis observaciones el despliegue de abánico gular del macho antes de acercarse a la hembra, y el paso de la lengua por tres veces en la región pélvica dorsal podrían ser considerados como cortejo precopulatorio por parte de los machos para inducir a las hembras a copular,

mientras el balanceo del macho y la hembra después de la intromisión, son más bien cortejos copulatorios, para inducir respuestas de la hembra.

Crews (1973), observó que al cortar el cartilago hioideo a machos cautivos de *A. carolinensis*, éstos no levantaron su abanico gular al cortejar a una hembra, y que éstas no respondieron sexualmente a los despliegues de cortejo de los machos. Andrews (1971), indica que las manifestaciones de despliegue de abanico gular, lo usan los *Anolis* machos para anunciar su presencia ante hembras y otros machos y para cortejar a las hembras. Los despliegues de papada que hicieron los machos de *A. aquaticus* antes de acercarse a las hembras pueden significar cortejo por parte de éstos.

El movimiento de balanceo de la hembra por algunos segundos después de la intromisión del genital del macho puede significar una aceptación y respuesta al cortejo del macho. En las tres parejas observadas, los machos no efectuaron cortejo poscopulatorio; pero tanto machos como hembras limpiaron su región cloacal. Molina (1981), al estudiar *Gallotia galloti* y Hirth (1963) en observaciones de una especie de *Ameiva*, encontraron que los machos y las hembras limpiaron su cloaca después de defecar y copular.

La anidación de los *A. aquaticus* en grietas donde goteaba agua se puede deber a que los huevos al ser de consistencia suave requieran un sustrato húmedo. Esto permite que el balance del potencial de agua en el sustrato y en los huevos sea constante y así se evite la disecación y disminución de la mortalidad de los embriones. La incubación exitosa de los huevos, depende de las condiciones que ofrece el nido (Werner y Rey, 1987), una buena humedad es de suma importancia ya que sustratos demasiado seco destruyen los huevos (Werner, 1988).

Según los resultados del palpado de huevos en el vientre de las hembras y la observación y medición de los neonatos, se concluye que la reproducción en *A. aquaticus* ocurre durante todo el año con una pequeña disminución en la estación lluviosa, sobre todo en los meses de mayo-junio y parte de julio. Las hembras pueden desovar de 1-2 huevos en el lapso de 1 o más meses.

Las hembras que no tuvieron huevos en el vientre, fueron las de <52 mm en LHA (7,9%, 11/140); es decir, eran sexualmente inmaduras. Sin embargo, algunas hembras > 53 mm en LHA no presentaron huevos en su vientre. Se asume que estas hembras habían desovado hacia pocos días y que estaban en periodo de recuperación. Esto se notó por la

disminución del peso de las hembras a 59mm en LHA. En *Conolophus*, cuando las hembras desovan pierden peso y tardan semanas o meses para recuperarse (C. Márquez datos no publicados).

No existe una diferencia significativa, entre las hembras que desovan 1 ó 2 huevos y las que no desovan. Esto indica que el comportamiento de anidación con respecto a la cantidad de huevos desovados por una hembra, es el mismo tanto en la estación seca como en la lluviosa.

En la Figura 28 se plantea lo que sería la temperatura promedio de incubación de los huevos de *A. aquaticus*, en condiciones naturales en el interior y exterior de las grietas dentro de la quebrada. Esto sugiere que el tiempo de incubación sería mayor para los huevos dentro de la quebrada, donde las temperaturas promedio mensuales, son más bajas en relación a las producidas en semicautiverio.

Subsuelos de incubación húmedos dan lugar a nidadas con huevos grandes y más pesados (Gordon, 1960). Los huevos de las hembras de *A. aquaticus* fueron pequeños y con menos peso cuando fueron desovados, los 2 huevos que eclosionaron en el transcurso de la incubación aumentaron de tamaño y peso. Según Werner (1988), las condiciones del nido de *Iguana iguana* influyen en el tamaño y aspecto de los recién

nacidos; estos pueden ser hasta el 15% más grandes en LHA, si han sido incubados a temperatura y humedad buenas, comparado con condiciones menos favorables. Los datos de incubación y eclosión en cautiverio fueron pocos, por lo que no se puede sugerir que la humedad en el sustrato tiene relación con la longitud corporal y el peso de las crías de *A. aquaticus*.

Los *A. aquaticus* mostraron tasas de crecimiento promedio de 0,35 a 0,44 mm/día (con ámbitos de 0,13 a 0,98mm/día). Estas son similares a los ámbitos que encontró Campbell (1973) en *A. poecilopus* (0,30-0,48mm/día). Sin embargo, en los machos y las hembras adultas mayores de 74 y 64 mm en LHA, el crecimiento fue lento y tendió a una línea horizontal. En la iguana verde la tasa de incremento en peso disminuye por el alto nivel de actividad territorial en los machos y el desove de las hembras (Werner y Rey, 1987). Las hembras en este estudio, crecieron más rápido que los machos; los juveniles a su vez crecieron más rápido que los machos y las hembras; pero las diferencias en las tasas promedio de crecimiento entre ellos no fueron significativas.

Las crías de *A. aquaticus* quedan libres después de eclosionar y salen al exterior el mismo día ya que muchos huevos no son enterrados, sino que son dejados suspendidos

en fisuras o grietas en las abruptas paredes en la quebrada.

Campbell (1973) indica que los depredadores potenciales para las especies semiacuáticas, *A. poecilopus* y *A. lionotus* fueron *Oxybelis brevirostris*, peces no identificados, *Nasua narica*, y *Chironius carinatus*; asimismo menciona a un *A. poecilopus* adulto que comió a un recién nacido de su misma especie. Andrews, (1971) y (1979), observó que *A. polylepis*, *A. limifrons* y otros anolis eran depredados por mantis, *Momotus momota*, algunas especies de serpiente y *Basiliscus plumifrons*. En la quebrada La Palma, los depredadores de *A. aquaticus* fueron dos especies de serpientes (*Chironius grandisquamis* y *Leptodeira septentrionalis*) y una especie de cangrejo (*Ptychophalus tristanis*)

El porcentaje de animales parasitados es alto tanto en la estación seca como en la lluviosa. Sin embargo no se cuenta con suficientes datos para discutir la importancia de este parasitismo. Campbell (1973), encontró en las lagartijas semiacuáticas *A. poecilopus* y *A. lionotus*, una misma especie de nemátodo.

Conclusiones

- 1) Los machos de *A. aquaticus* son más grandes que las hembras en todas las 13 regiones corporales medidas.
- 2) La abundancia de machos, hembras y juveniles de *A. aquaticus* es estacional y es mayor en la estación seca.
- 3) Las estimaciones de tamaño de población de *A. aquaticus* son más altas en la estación seca, y cuando la precipitación es más baja.
- 4) Las densidades de población de *A. aquaticus* de la palma van de 149 anolis/ha a 1008 anolis/ha.
- 5) La estructura de la población es similar en machos y hembras y presenta mayor número de individuos en las categorías de tamaño grande.
- 6) Los machos adultos perchan más distantes del agua que las hembras y juveniles.
- 7) Los *A. aquaticus* machos, hembras y juveniles pasan la mayor parte del día perchados y aparentemente dependen del movimiento de la presa para localizarla.

- 8) Los *A. aquaticus* se reproducen todo el año y desovan 1 a 2 huevos por camada en 20-50 días los cuales son incubados a temperaturas promedio de 19-23°C, su incubación tarda de 75-85 días.
- 9) Las hembras presentan tasas de crecimiento superior a los machos, pero los machos alcanzan mayor tamaño.
- 10) Los machos son reclutados en números más altos y sobreviven más que las hembras.
- 11) Los machos adultos presentan mayor movilidad anual que las hembras y juveniles.
- 12) Los *A. aquaticus* de la quebrada La Palma son depredados por dos especies de serpientes y una especie de cangrejo.
- 13) Los *A. aquaticus* de la quebrada La Palma estuvieron endoparasitados por dos especies de nemátodos.

Literatura Citada

- Andrews, R. M. 1971. Structural habitat and time budget of a tropical *Anolis* lizard. *Ecology* 52:262-270.
- , 1979. Reproductive effort of female *Anolis limifrons* (Sauria:Iguanidae). *Copeia* 1979:620-626.
- , 1988. Demographic correlates of variable egg survival for a tropical lizard. *Decologia* 76: 376-382.
- Andrews, R. M. y 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.
- , 1991. *Norops polylepis* (Lagartija, Anole, *Anolis* Lizard) pp. 409-410. En: Janzen, D. H., (Ed). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Begon, M. 1979. *Investigating Animal Abundance: Capture-recapture for biologist*. Wilmer Brothers Limited, Birkenhead, Merseyside, Great Britain. 96 p.
- Campbell, H. W. 1973. Ecological observations on *Anolis lionotus* and *Anolis poecileopus* (Reptilia, Sauria) in Panamá. *Am. Mus. Nat. Hist. Univ. Florida*. No. 2516 N. Y. 29 p.

- Carothers, J.H. 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *Am. Natur.* 124: 244-254.
- Crews, D. 1973. Coition-induced inhibition of sexual receptivity in female lizards (*Anolis carolinensis*) *Physiology and Behavior* 11: 463-468.
- Darwin, C. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. Murray, London. 2 vol. Sp.
- Delgado, P. 1992. Aspectos sobre comportamiento de *Norops lemurinus* y *Norops humilis* (Iguanidae). Curso "Ecología de poblaciones" 92-2, pp. 116-121.
- Duelman, W. E. 1978. The Biology of an Equatorial Herpetofauna 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.
- , 1972. Variation in the Central American iguanid lizard *Anolis cupreus*, with the description of a new sub-species. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Kansas* 8:1-20.
- , 1973. Population structure and survivorship in some Costa Rican lizards. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 18:1-41.
- , 1975. Sympatry and interrelationships in Costa Rica anoles. *Occas. Pap. Mus. Hist. Univ. Kansas* 40: 1-60.
- , 1981. Sexual size difference in reptiles. *Misc. Pbl. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 70:1-72.

- Fleishman, L. J. 1986. Motion detection in the presence and absence of background motion in an *Anolis* lizard. *Jour. Comp. Physiol.* 159:711-720.
- , 1988. The social behavior of *Anolis auratus* a grass Anole from Panamá. *J. Herp.* 22: 13-23.
- Frost, D. R. y R. Etheridge 1989. A Phylogenetic Analysis and Taxonomy of Iguanian Lizards (Reptilia:Squamata). Misc. Pbl. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 81:1-68
- Gibbons, J. W. y J. E. Lovich 1990. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). *Herpet. Monogr.* 4:1-29.
- Goodman, D. E. 1971 Differential selection among immobile prey among terrestrial and riparian lizards. *Am. Midl. Nat.* 86:217-219.
- Gómez, L. D. 1986. Vegetación de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica. 327 p.
- Gordon, R. E. 1960. The influence of moisture on variation in the eggs and hatching of *Anolis carolinensis* Voigt. *Nat. Hist. Miscellanea* No. 173, Chicago Academy of Sciences, Chicago, Illinois. pp. 139-142.
- Guyer, C. 1986. Seasonal patterns of reproduction of *Norops humilis* (Sauria: Iguanidae) in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 34:247-251.

- , 1988. Food supplementation in a tropical Mainland Anoles, *Norops humilis* effect on individuals. Ecology 69:362-369.
- Guyer, C. y 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. 118 p.
- Hews, D. K. 1990. Examining hypotheses generated by field measures of sexual selection on male lizards, *Uta palmeri*. Evol. 44:1956-1966.
- Hirth, H. F. 1963. The Ecology of two lizards on a tropical beach. Ecol. Monogr. 33:83-112.
- Medica, P. A., G. A. Hoddenbach y J. R. Lannon. 1971. Lizard sampling techniques. Rock Valley Misc. Publ. No.1. 55 p.
- Molina, M. B. 1981. Etograma del lagarto de Tenerife, *Gallotia galloti galloti* (Sauria-Lacertidae). Doñana, Acta Vertebrata 8:43-78.
- Mora, J. M. 1991. Lizard Community structure and Long-Term changes in relation to plant communities on the Welder Wildlife refuge. Tesis Doctoral, Universidad de Texas A & M Texas, E. Unidos. 101 p.

- Morton, E. S. 1980. Adaptations to seasonal changes by migrant land birds in the Panama 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.
- Price, T. D. 1984. The evolution of sexual size dimorphism in Darwin's finches. *Am. Natur.* 123: 500- 518.
- Ralls, K. 1976. Mammals in which female are larger than males. *Quart. Rev. Biol.* 51:245-276.
- Rand, A. S. 1967. Ecology and social organization in the iguana lizard *Anolis lineotopus*. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 122:1-77.
- Rand, W. M., y A. S. Rand 1976. Agonistic behavior in nesting iguanas: a stochastic analysis of dispute settlement dominated by the minimization of energy cost. *Z. Tierpsychologie* 40:279-299.
- Rueda, J. V. 1989. Un nuevo extraordinario saurio de color rojo (Iguanidae:*Anolis*) para la Cordillera Occidental de Colombia. *Trianea (Act. Cient. Tecn., Inderena)* 3: 85-92.
- Savage, J. M. y J. Villa. 1986. Herpetofauna de Costa Rica Society for the study of Amphibians and Reptile. New York. 207 p.

- Savage, J. M. y C. Buyer. 1989. Infrageneric classification and species composition of the Anole Genera, *Anolis*, *Ctenonotus*, *Dactyloa*, *Norops* and *Semiurus* (Sauria: Iguanidae). *Amphibio Reptilia* 10:105-116.
- Selander, R. K. y D. R. Giller. 1963. Species limits in the woodpecker genus *Centurus* (Aves). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 124:261-271.
- . 1972. Sexual selection and dimorphism in birds. Oldine Chicago. 230 p.
- Sexton, D. J., J. Bauman, y E. P. Orttob. 1972. Seasonal food habits of *Anolis limifrons*. *Ecol.* 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.
- Tinkle, D. W. 1967. The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 132:1-182.
- Trivers, R. L. 1976. Sexual selection and resource accruing abilities in *Anolis garmani*. *Evol.* 30:253-269.
- Valerio, C. E. 1991. La diversidad Biológica de Costa Rica. Editorial Heliconia. Fundación Neotrópica, San José, Costa Rica. 153 p.

- Werner, D. I. y I. D. Rey. 1987. Manejo de la iguana Verde.
Tomo I: Biología. Instituto Smithsonian. Balboa,
Panamá. 42 p.
- , 1988. The effect of varying water potential on
body weight, yolk and fat bodies in neonate green
iguanas. *Copeia* 1988:406-411.
- Williams, E. E. 1976. South American Anoles: The species
group. *Papeis Avulsos Zool. Paulo* 29:259-268.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. Second Ed.
Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. 718 p.