

SEGREGACIÓN DE HÁBITAT DE INDIVIDUOS ADULTOS Y JUVENILES DEL GARROBO *CTENOSAURA SIMILIS* EN EL PARQUE NACIONAL SANTA ROSA, GUANACASTE, COSTA RICA

HABITAT SEGREGATION OF ADULTS AND JUVENILES INDIVIDUALS FROM THE GARROBO *CTENOSAURA SIMILIS* IN SANTA ROSA NATIONAL PARK, GUANACASTE, COSTA RICA

HODALI ALMONTE ESPINOSA¹, EDNA DE LA LLATA¹ & JOSÉ MANUEL MORA^{2*}

¹Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica

²Unidad de Ciencias Básicas, Sede Atenas y Carrera de Gestión Ecoturística, Sede Central, Universidad Técnica Nacional, Costa Rica.

*Correspondence: josemora07@gmail.com

Received: 2021-02-06. Accepted: 2021-03-20.

Abstract.— We analyzed the distribution of the Black Ctenosaur *Ctenosaura similis* in three habitat types in Santa Rosa National Park, Costa Rica: open area, forest and administrative area (suburban). We registered 101 individuals, 32.7% were females, 19.8% males and 47.5% of undetermined sex. We registered 58 adults and 43 juvenile individuals. The number of adults and juvenile individuals was different ($X^2 = 8.21$, $df = 2$, $p = 0.02$). Likewise, the distribution of individuals by age and canopy opening was different ($X^2 = 20.97$, $df = 4$, $p = <0.001$). In contrast, the number of individuals by age and type of substrate was the same ($X^2 = 3.12$, $df = 3$, $p = 0.37$). We conclude that individuals of *C. similis* are segregated by age and habitat types. This segregation could be determined by the availability of food resources and habitat characteristics.

Keywords.— Dry forest, distribution, habitat, Iguanidae, thermoregulation.

Resumen.— Analizamos la distribución del garrobo *Ctenosaura similis* en tres tipos de hábitat del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica: área abierta, área boscosa y área administrativa (suburbana). Registramos 101 individuos de los que un 32.7% eran hembras, 19.8% machos y 47.5% de sexo indeterminado. Registramos 58 individuos adultos y 43 individuos juveniles. El número de individuos adultos fue diferente al número de individuos juveniles ($X^2=8.21$, $df=2$, $p=0.02$). Igualmente, la distribución de individuos por edad y apertura del dosel fue diferente ($X^2=20.97$, $df=4$, $p= < 0.001$). En contraste, la cantidad de individuos por edad y tipo de sustrato fue igual ($X^2=3.12$, $df=3$, $p=0.37$), tanto los individuos juveniles como los adultos se encontraron mayoritariamente en el suelo. Concluimos que los garrobos se segregan por edad y tipos de hábitat. Es posible que esta segregación esté determinada por la disponibilidad de recursos alimentarios y características del hábitat.

Palabras clave.— Bosque seco, distribución, hábitat, Iguanidae, termorregulación.

INTRODUCCIÓN

La segregación sexual está muy extendida en el reino animal (Wearmouth & Sims, 2008). Los machos y las hembras viven separados durante la mayor parte del ciclo anual (Main et al., 1996; Ruckstuhl & Neuhaus, 2002). Esta segregación sexual puede ocurrir en diferentes niveles y, por lo tanto, se puede

subdividir en segregación espacial, social o de hábitat (Alonso et al., 2016). La segregación sexual entre vertebrados es un fenómeno común, generalmente se asume que está asociado con el dimorfismo sexual del tamaño corporal y se explica por las diferencias en el uso del hábitat o el comportamiento social (Alves et al., 2013). Como resultado los machos, las hembras y los individuos juveniles difieren en el uso de su ambiente

físico (Main & Coblenz, 1990; Conrads, 1998; Vidal et al., 2002; Wearmouth & Sims, 2008). Entre los factores que influyen en la segregación de los individuos por sexo y edad se han evaluado el riesgo de depredación, la alta densidad de individuos, la disponibilidad de recursos, la calidad de los hábitats y cambios en el comportamiento (Conrads, 1998; Vidal et al., 2002).

En el caso de los reptiles, el uso de hábitat se ve influenciado por las características de este como la estructura y la temperatura, así como por el riesgo de depredación e interacciones territoriales intraespecíficas (Hertz et al., 1994; Kearney, 2002; Langkilde & Shine, 2004). Además, es importante considerar el mecanismo de termorregulación utilizado por cada especie (Vidal et al., 2002). La temperatura es de importancia fundamental para la vida de los reptiles ya que gobierna la mayoría de los parámetros del desempeño total de los individuos, así como su adecuación (Sagonas et al., 2013). Otro factor a tomar en cuenta es la posibilidad de ser depredado por un conspecifico (Polis & Mayers, 1985; Gardner & Jasper, 2012).

El canibalismo es una de las principales causas de segregación por edad ya que tanto individuos adultos como adultos jóvenes pueden alimentarse de individuos juveniles (Ortiz, 1980). Entre las especies de reptiles en las que se ha observado canibalismo se encuentra el garrobo o iguana negra (*Ctenosaura similis*), una especie de iguana (Reptilia: Iguanidae) endémica de Mesoamérica (Mora, 2010; Mora et al., 2015). Esta especie se alimenta de una gran variedad de recursos como: frutas, hojas, invertebrados y vertebrados pequeños como aves, mamíferos, serpientes y otros (Mora, 2010). Asimismo, se ha reportado la depredación de individuos juveniles por adultos en condiciones

particulares como hacinamiento y sequía prolongada, quizá relacionada a escasas de alimento (Mora, 1991; Mora et al., 2015).

Este trabajo tiene como propósito determinar cómo se distribuye el garrobo en tres tipos de hábitats en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR) en el bosque seco de Costa Rica. Identificamos cuáles características del hábitat favorecen la presencia y abundancia de garrobos adultos y juveniles por tipo de hábitat. Así, comparamos el número de garrobos por sexo, edad y tipo de hábitat. El propósito fue determinar si existe algún tipo de segregación de los garrobos por edad o sexo en el PNSR. Además, con este estudio buscamos contribuir al entendimiento de los patrones de distribución del garrobo en época no reproductiva.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), conocido también como Sector Santa Rosa ($10^{\circ}45' - 11^{\circ}00' N$, $85^{\circ}30' - 85^{\circ}45' W$), es parte del Área de Conservación Guanacaste (ACG) y se ubica a 30 km al norte de Liberia, la capital de la provincia de Guanacaste, Costa Rica (McCabe & Fedigan, 2007). El ecosistema dominante en el PNSR según el Sistema de Zonas de Vida de Holdridge (1967) es el Bosque Seco Tropical, con ausencia de lluvias de diciembre a abril y una precipitación media anual de 1,623.7 mm (Calvo-Alvarado et al., 2018). La temperatura media anual fue de 26.7 °C con un ámbito de 25.6 a 28.5 °C (Calvo-Alvarado et al., 2018). El PNSR tiene una superficie de 10,800 ha (McCabe & Fedigan, 2007).

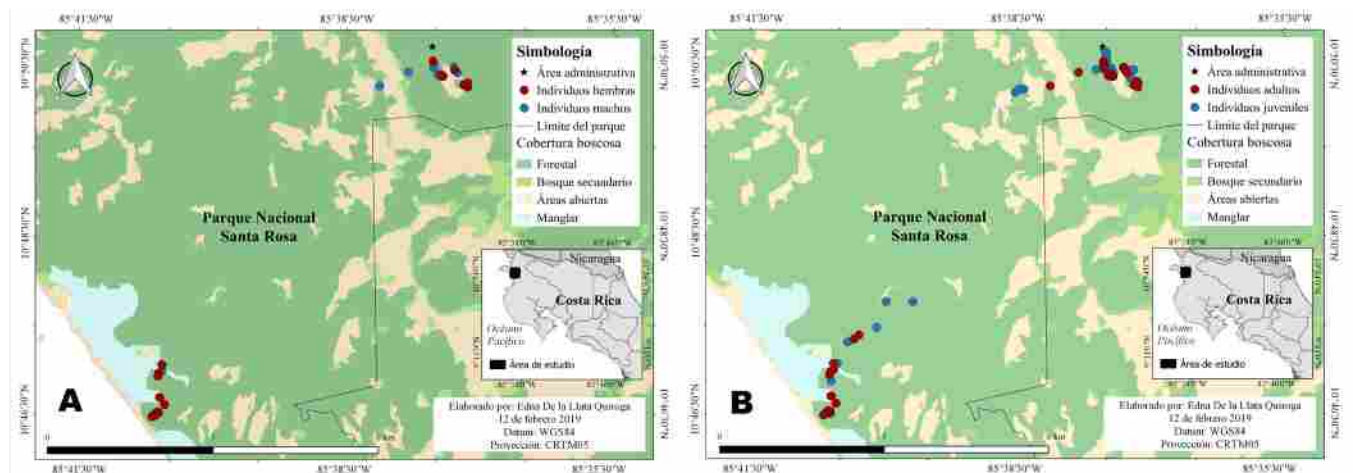


Figure 1. A) Distribution by sex and B) distribution by age (adult and juvenile individuals) of *Ctenosaura similis*, Santa Rosa National Park, Costa Rica.

Figura 1. A) Distribución por sexo y B) distribución por edad (individuos adultos y juveniles) de *Ctenosaura similis*, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Métodos de muestreo

Realizamos este estudio del 17 al 20 de agosto de 2018 en el PNSR. Establecimos tres transectos en tres tipos de hábitat dentro del parque: área boscosa, área abierta y área administrativa o suburbana. Para fines de este estudio utilizamos el término áreas boscosas para referirnos a senderos que atraviesan áreas de bosques y caminos cubiertos por vegetación arbórea (ej., sendero Indio Desnudo, área de manglar y parte del camino a playa Naranja). Con área abierta hacemos referencia a caminos desprovistos de vegetación arbórea y con penetración directa de la radiación solar (p. ej. parte del camino hacia playa Naranja, camino hacia la estación biológica Maritza). Finalmente, el área administrativa se refiere a áreas suburbanas, con infraestructura y con constante presencia humana (p. ej. área administrativa del parque, laboratorios, dormitorios y otra infraestructura).

Buscamos a los garrobos y registramos los datos desde las 0800 h hasta las 1700 h cada día, aunque los garrobos pueden estar activos desde las 0700 hasta las 1800 h (Mora, 1986). En cada tipo de hábitat recorrimos un transecto de 4 km, excepto en el área administrativa en el cual solo recorrimos 2 km debido a su menor extensión. En cada transecto realizamos caminatas lentas y buscamos garrobos mediante el método de encuentro por inspección visual (Crump & Scott, 1994). Este método consiste en buscar detenidamente los posibles lugares donde se encuentren los individuos: rocas, troncos secos, árboles y otros (Lips et al., 2001). Cada vez que observamos un garrobo georeferenciamos su ubicación y registramos su sexo (macho o hembra) y edad (adulto o juvenil). Para fines de esta investigación consideramos como individuos juveniles a ejemplares desde recién nacidos hasta

individuos de 1 año y 3 meses aproximadamente (nacimientos del año anterior), basados en su tamaño y coloración (Mora, 2010). En cada punto registramos la apertura del dosel (porcentaje de claros en el área), profundidad del mantillo (cm) y sustrato utilizado por cada individuo. Medimos la apertura del dosel con un densiómetro cóncavo tipo B con cuatro lecturas por punto, orientadas hacia cada punto cardinal. El mantillo lo medimos con una regla graduada en cm y georreferenciamos la ubicación de cada individuo con un GPS.

Análisis de datos

Para el análisis de datos dividimos el dosel en cinco categorías de acuerdo al porcentaje de apertura de este: 0-20%, 21-40%, 41-60%, 61-80% y 81-100%. También, dividimos el mantillo en tres categorías de acuerdo a su profundidad: 0-0.9cm, 1-1.9cm y de 2-3cm. Evaluamos la distribución de los garrobos adultos y juveniles en los hábitats estudiados por medio de una prueba de Chi-cuadrado. De la misma manera analizamos la apertura del dosel, la profundidad de mantillo y el uso de sustrato por los garrobos. Para estos análisis utilizamos las funciones básicas del software R versión 3.5. R Core Team (2017).

RESULTADOS

Observamos 101 garrobos de los que el 32.7% eran hembras, 19.8% machos y 47.5% de sexo indeterminado. Registramos 58 individuos adultos y 43 juveniles. Encontramos 63 individuos en el área administrativa, 35 en el área boscosa y tres en el área abierta. Encontramos que los machos y las hembras se distribuyeron equitativamente por tipo de hábitat ($X^2=0.28$, $df=1$, $p=0.59$). Registramos una mayor abundancia de garrobos en el área administrativa (38), una menor cantidad en área

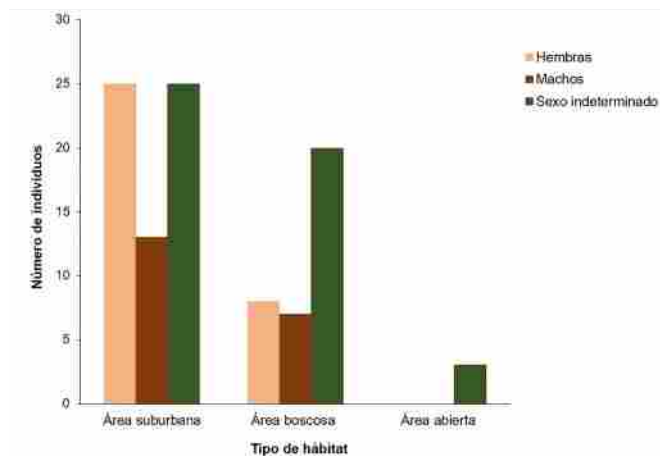


Figure 2. Distribution of males and females of *Ctenosaura similis* by habitat type at Santa Rosa National Park, Costa Rica

Figura 2. Distribución de machos y hembras de *Ctenosaura similis* por tipo de hábitat en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

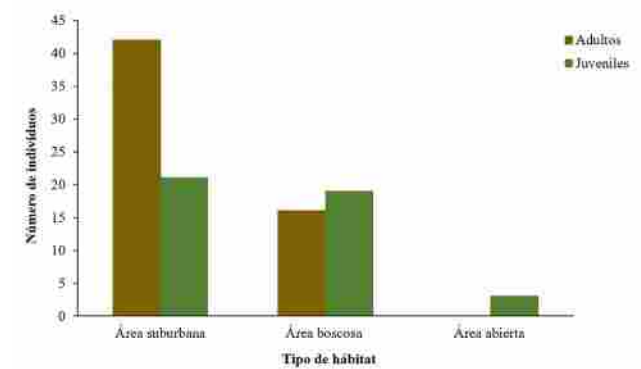


Figure 3. Distribution of adult and juvenile individuals of *Ctenosaura similis* by habitat type in Santa Rosa National Park, Costa Rica.

Figura 3. Distribución de individuos adultos y juveniles de *Ctenosaura similis* por tipo de hábitat en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

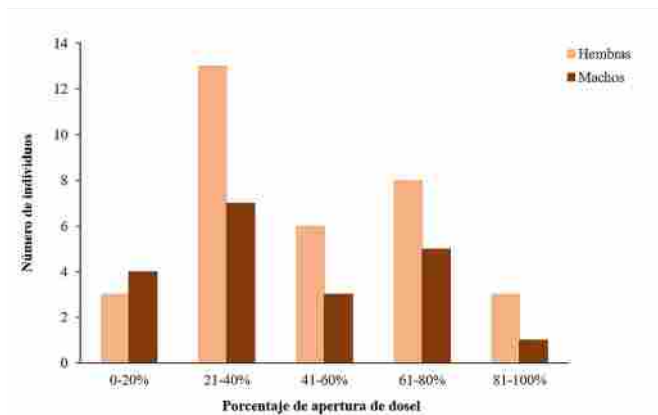


Figure 4. Distribution of males and females of *Ctenosaura similis* in different categories (percentages) of canopy opening in Santa Rosa National Park, Costa Rica.

Figura 4. Distribución de individuos machos y hembras de *Ctenosaura similis* en diferentes categorías (porcentajes) de apertura de dosel en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

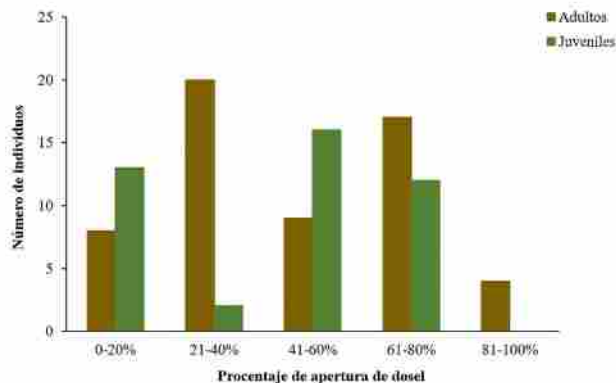


Figure 5. Distribution of adult and juvenile individuals of *Ctenosaura similis*, in different categories (percentages) of canopy opening in Santa Rosa National Park, Costa Rica.

Figura 5. Distribución de individuos adultos y juveniles de *Ctenosaura similis*, en diferentes categorías (porcentaje) de apertura de dosel en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

boscosa (15) y solo tres individuos, de sexo indeterminado, en el área abierta (Figs. 1 y 2). El número de individuos por edad fue diferente según el tipo de hábitat ($X^2=8.21$, $df=2$, $p=0.01$). En el área administrativa registramos más individuos adultos (42), mientras que en el área abierta y boscosa observamos más individuos juveniles (22) (Figs. 1 y 3).

La cantidad de individuos por sexo en relación a la apertura de dosel fue la misma ($X^2=1.54$, $df=4$, $p=0.82$; Fig. 4). Sin embargo, sí encontramos diferencia entre la edad y apertura de dosel ($X^2=20.98$, $df=4$, $p< 0.001$). El número de garrobos juveniles fue mayor en el intervalo de 41-60%, mientras que los individuos adultos fueron más abundantes en el ámbito de 21-40% (Fig. 5).

La cantidad de individuos por edad en relación a la profundidad del mantillo fue igual ($X^2=0.36$, $df=2$, $p=0.83$; Fig. 6). Tampoco encontramos diferencias entre la cantidad de individuos por sexo y la profundidad de mantillo ($X^2=0.22$, $df=2$, $p=0.89$; Fig. 7). Sin embargo, el número de individuos en conjunto fue mayor en las áreas sin mantillo (0-0.9 cm) que en las áreas con mantillo ($X^2 = 37.44$, $df = 2$, $p< 0.001$; Figs. 6,7). Registramos un 74% de los individuos en el suelo, 10% en árboles, 13% en troncos y 3% en rocas. La cantidad de individuos por sexo según el tipo de sustrato fue igual ($X^2=1.06$, $df=2$, $p=0.59$; Fig. 8), así como la cantidad de individuos por edad y tipo de sustrato ($X^2=3.12$, $df=3$, $p=0.37$). Tanto los individuos juveniles como los adultos se encontraron mayoritariamente en el suelo (Fig. 9).

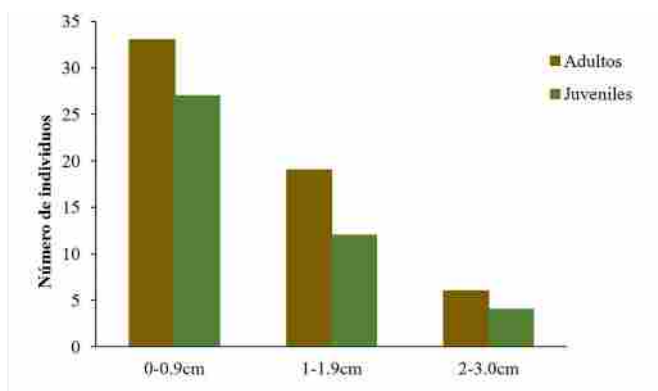


Figure 6. Distribution of *Ctenosaura similis* by age and litter depth in Santa Rosa National Park, Costa Rica.

Figura 6. Distribución de *Ctenosaura similis* por edad y profundidad de mantillo en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

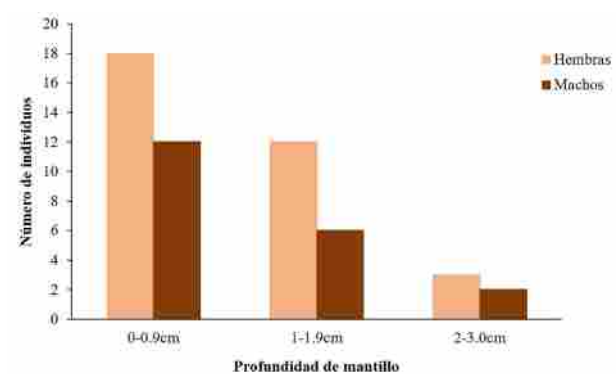


Figure 7. Distribution of *Ctenosaura similis* by sex and litter depth in Santa Rosa National Park, Costa Rica.

Figura 7. Distribución de *Ctenosaura similis* por sexo y profundidad de mantillo en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

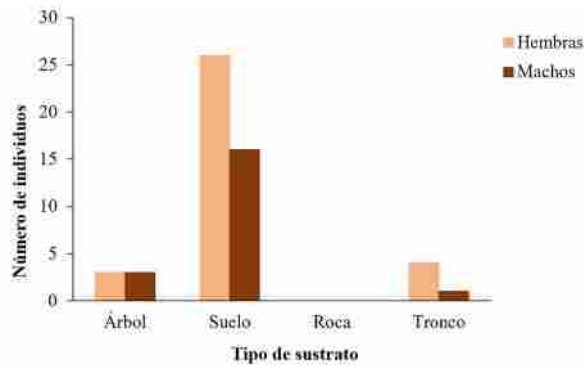


Figure 8. Quantity of individuals of *Ctenosaura similis* by sex and substrate type at Santa Rosa National Park, Costa Rica.

Figura 8. Número de individuos de *Ctenosaura similis* por sexo y tipo de sustrato en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

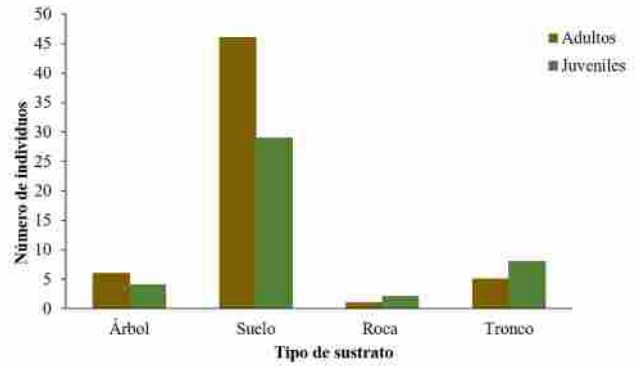


Figure 9. Quantity of individuals of *Ctenosaura similis* by age and substrate type at the Santa Rosa National Park.

Figura 9. Número de individuos de *Ctenosaura similis* por edad y tipo de sustrato en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

DISCUSIÓN

Encontramos que en el PNSR el garrobo es más abundante en áreas suburbanas y espacios abiertos. Esto puede deberse a que en las áreas administrativas del parque hay disponibilidad de refugios adicionales, radiación solar directa e incluso más alimento. Los garrobos adultos utilizan las estructuras de origen humano como alcantarillas, techos y otros, además de las naturales como árboles y rocas, como refugio (Mora, 1989). Congruente con este resultado, el número de garrobos adultos fue mayor en las áreas suburbanas y abiertas donde hay varios edificios y árboles grandes. Además, las actividades antrópicas propias de esa área, incluida la visitación turística, dejan restos de comida que los garrobos aprovechan, o atraen a otros organismos como insectos que también son consumidos por los

garrobos (Mora, 2010). Una situación parecida se ha observado en áreas similares como el Parque Nacional Palo Verde (PNPV) también en el noroeste de Costa Rica (Mora, 1989) y el campus de la Escuela Agrícola Panamericana en Honduras (Terán, 2006). Estos dos últimos autores indicaron que los garrobos adultos prefieren áreas abiertas y suburbanas. Aunque en el PNSR es prohibido alimentar a los animales silvestres, algunos residentes y visitantes dejan restos de comida que los animales toman, incluso desde los basureros. El cambio de dieta de varias especies de iguanas en zonas suburbanas suele tener implicaciones a largo plazo en su fisiología digestiva y puede causarles problemas como hiperdensidad fecal (Stein et al., 2014).

En las áreas suburbanas del PNSR, así como en las áreas abiertas, también encontramos garrobos juveniles, aunque a



Figure 10. A) Juvenile individual approximately two months old and B) young individual approximately 1.5 years old of Black iguana *Ctenosaura similis*. Photos: José M. Mora.

Figura 10. A) Individuo juvenil de aproximadamente dos meses de edad y B) individuo juvenil de aproximadamente 1.5 años de edad de garrobo *Ctenosaura similis*. Fotos: José M. Mora.

estos los observamos en sitios cubiertos por herbáceas. Esto fue notorio sobre todo para los individuos recién nacidos, y solo en tres ocasiones registramos individuos de un poco más de un año que compartían el hábitat con hembras adultas en playa Naranjo y en el área de acampar del PNSR. Estos datos sugieren que *C. similis* se segrega por edad, al igual que lo determinado en el PNPV donde los garrobos adultos y los individuos juveniles se encontraron en hábitats diferentes (Mora, 1989).

La segregación de garrobos juveniles hacia las áreas boscosas, abiertas y bordes del área suburbana, podría tener varias explicaciones. Los individuos recién nacidos por lo general son verdes, color de la vegetación, mientras que los individuos mayores, incluidos los de un año en adelante, son de color parduzco o grisáceo (Fig. 10). Otra posibilidad es que la segregación observada esté relacionada a la depredación, incluido el comportamiento de canibalismo que presenta esta especie (Mora et al., 2015). Este comportamiento también se da en otras especies de reptiles como las iguanas *Ctenosaura pectinata*, *Chalarodon madagascariensis* y en los lagartos *Microlophus atacamensis*, *Tropidurus montanus*, *Tropidurus hygomi* y *Tropidurus torquatus* en donde los individuos juveniles se segregan por tipo de hábitat para evitar ser depredados por individuos adultos (Kiefer & Sazima, 2002; Dias & Rocha, 2004; Gardner & Jasper, 2012; Sánchez-Hernández et al., 2017). Además, el registro de un mayor número de garrobos adultos que de individuos juveniles también podría estar relacionado con este tipo de comportamiento (Mora, 1989). No obstante, hay que tomar en cuenta que los avistamientos de los individuos pudieran estar sesgados ya que los garrobos juveniles son más difíciles de encontrar debido a su color y comportamiento que los hace muy crípticos (Fig. 10).

Los garrobos podrían segregarse también debido a sus hábitos alimentarios, dado que mientras los adultos son omnívoros oportunistas los juveniles son insectívoros (Mora, 2010). En las áreas abiertas crecen herbáceas que atraen muchos insectos lo que atrae también a los garrobos juveniles (Mora, 2010). Estas herbáceas altas como *Baltimora recta* no soportarían el peso de un adulto, pero es común observar garrobos juveniles en sus coronas (Crawford & Werman, 1981; Mora, 2010). Esta separación trófica reduciría el riesgo de los garrobos juveniles de ser depredados por un conspecífico. Así, el consumo diferenciado de algunos recursos alimentarios propiciaría la segregación de los garrobos adultos y juveniles en diferentes hábitats o microhábitats para alimentarse.

La profundidad del mantillo fue similar por sexo y edad ya que los garrobos se distribuyeron en áreas con profundidad de

mantillo entre 0-0.9 cm (Figs. 6, 7). Esto podría explicarse por dos factores: primero los garrobos fueron más abundantes en el área administrativa donde predomina el suelo desnudo o sin mantillo y segundo, los garrobos evitan las áreas con alta densidad de mantillo debido a que las temperaturas son más bajas y por tanto limitarían su proceso de termorregulación. De igual manera, el uso de sustratos fue similar por sexo, pero encontramos diferencias por edad, las que podrían deberse a que mientras los adultos utilizan los sustratos más expuestos a la radiación solar, los individuos juveniles utilizan una mayor variedad de sustratos para equilibrar sus necesidades de termorregulación. En el hábitat abierto del área suburbana del PNSR los sustratos de suelo y árboles, al estar más expuestos a la radiación solar, permiten una mayor absorción de calor (Huey & Slatkin, 1976; Bowker et al., 2010; Harlow et al., 2010).

Además, en el área suburbana existen estructuras de concreto, así como tramos de caminos pavimentados, que tienen una alta capacidad calorífica y absorben más calor que otros sustratos (De La Ossa et al., 2015). En el PNSR es común ver a los garrobos en las carreteras o en estructuras de cemento en las mañanas posiblemente para calentarse más rápido. Estos aspectos, además de explicar la similitud entre los sexos, también explica las diferencias en el uso de sustrato por edad. Por ejemplo, encontramos que los garrobos adultos se distribuyeron en las áreas abiertas expuestas a la radiación solar directa, en cambio los individuos juveniles están segregados en áreas boscosas y abiertas cubiertas por herbáceas, con menor cantidad de radiación solar directa.

La segregación de reptiles por edad también se relaciona con sus necesidades de termorregulación (Vidal et al., 2002). La efectividad de la termorregulación depende en gran medida del tamaño corporal (Huey & Stevenson 1979). Los individuos adultos se distribuirán en áreas con mayor apertura de dosel o en perchas totalmente expuestas a la radiación solar. Mientras tanto, los garrobos juveniles se encontrarán en áreas boscosas con menor intensidad de radiación solar, debido a que al ser de menor tamaño tendrían mayores problemas para su termorregulación (Bowker et al., 2010; Harlow et al., 2010; Sagonas et al., 2013). Esto explicaría las diferencias encontradas en la distribución de individuos adultos y juveniles por categoría de apertura del dosel en el PNSR (Fig. 5). Los tamaños pequeños favorecen tasas de calentamiento y enfriamiento más rápidas (Bowker et al., 2010) a través de la conducción (Crawford et al., 1983). Los reptiles grandes controlan mejor la tasa de intercambio de calor por flujo de sangre y exhiben inercia termal soportada por tasas de calentamiento y enfriamiento más lentas (Dzialowski & O'Connor, 1999). Las especies más grandes, y por

ende los individuos más grandes, pueden así termorregular con mayor precisión (Angilleta et al., 2002), pero son más sensibles al sobrecalentamiento (Sagonas et al., 2013).

CONCLUSIONES

Nuestros resultados indican que los garrobos se segregan por edad y tipos de hábitat. Los adultos se encuentran principalmente en las áreas abiertas donde hay una mayor variedad de recursos alimentarios y reciben una mayor cantidad de radiación solar, elemento esencial en su termorregulación. Los individuos juveniles se desplazan hacia las áreas boscosas y abiertas con herbáceas debido a varios posibles factores. Estos factores podrían ser evitar la depredación por sus conspecíficos, más facilidad de termorregulación, una mayor disponibilidad de insectos o alguna otra razón desconocida. La segregación de garrobos juveniles y adultos por tipos de hábitat estaría determinada por la disponibilidad de recursos alimentarios y características del hábitat, como la apertura del dosel ya que los individuos adultos y juveniles pertenecen a diferentes gremios tróficos y tienen diferentes requerimientos de termorregulación.

A la vez la termorregulación se ve afectada por la intensidad de depredación (Huey, 1982). Bajo depredación fuerte, los garrobos juveniles tendrían que ser cautelosos para evitar a sus enemigos, incluidos sus conspecíficos, por lo que deben aminorar el tiempo para asolearse (Sagonas et al., 2013). Un comportamiento que podría conducir a diferencias de hábitat entre los garrobos de diferentes edades es su uso potencialmente diferencial de refugio para evitar el sol al mediodía (Alonso et al., 2016). Sin embargo, la segregación por aspectos termales en ambientes cálidos es una hipótesis muy poco explorada (Alonso et al., 2016) por lo que queda abierta a investigación y el garrobo podría ser una especie modelo para este tipo de estudio.

Agradecimientos.— Esta investigación se llevó a cabo durante el curso de campo Ecología de Vertebrados del ICOMVIS, UNA, dictado por J.M. Mora y E. Carrillo. Agradecemos al ICOMVIS su apoyo académico y financiero. JMM agradece a Emilce Rivera directora de la Carrera de Gestión Ecoturística de la Sede Central y a Daniel Tobías de la Unidad de Ciencias Básicas de la Sede de Atenas, ambas de la Universidad Técnica Nacional, por el tiempo y apoyo brindado para realizar este trabajo.

LITERATURA CITADA

Alonso, J.C., I. Salgado & C. Palacín. 2016. Thermal tolerance may cause sexual segregation in sexually dimorphic species living in hot environments. *Behavioral Ecology* 27:717-724.

Alves, J., A. Alves da Silva, A.M.V.M. Soares & C. Fonseca. 2013. Sexual segregation in red deer: is social behaviour more important than habitat preferences? *Animal Behaviour* 85:501e509.

Angilletta, M.J., P.H. Niewiarowski & C.A. Navas. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27:249-268.

Bowker, R.G., C.L. Wright & G.E. Bowker. 2010. Patterns of body temperatures: Is lizard thermoregulation chaotic? *Journal of Thermal Biology* 35:1-5.

Calvo-Alvarado, J.C., C.D. Jiménez-Rodríguez, A.J. Calvo-Obando, M.M. do Espírito-Santo & T. Gonçalves-Silva. 2018. Interception of Rainfall in Successional Tropical Dry Forests in Brazil and Costa Rica. *Geosciences* 8:486.

Conradt, L. 1998. Measuring the degree of sexual segregation in group-living animal. *Journal of Animal Ecology* 67:217-226.

Crawford, D.C. & D.S. Werman. 1981. Partitioning of food resources between juvenile and adult *Ctenosaura similis*. Pp. 213-215. In G.W. Otis, M.L. Higgins & B. Williamson (Eds.). *Tropical Biology: An Ecological Approach*. Organization for Tropical Studies, San José, Costa Rica.

Crump, M.L. & N.J. Scott Jr. 1994. Visual encounter surveys. Pp. 84-92. In W.R. Heyer, M.A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.A. C. Hayek & M.S. Foster (Eds.). *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.

De La Ossa, V.J., O. De La Ossa-Nadjar & E. Medina-Bohórquez. 2015. Atropellamiento de fauna silvestre. *Revista Colombiana de Ciencia Animal* 7:109-116.

Dias, E.J. & C.F. Rocha. 2004. Thermal ecology, activity patterns, and microhabitat use by two sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus abietensis* and *Cnemidophorus ocellifer*) from northeastern Brazil. *Journal of herpetology* 38:586-588.

Dzialowski, E.M. & M.P. O'Connor. 1999. Utility of blood flow to the appendages in physiological control of heat exchange in reptiles. *Journal of Thermal Biology* 24:21-32.

Gardner C. & L. Jasper. 2012. Cannibalism in *Chalarodon madagascariensis* (Squamata: Iguanidae) from southwest Madagascar. *Herpetology Notes* 5:127-128.

- Harlow, H.J., D. Purwandana, T.S. Jessop & J.A. Phillips. 2010. Body temperature and thermoregulation of Komodo dragons in the field. *Journal of Thermal Biology* 35:338-347.
- Hertz, P.E., L.J. Fleishman & C. Armsby. 1994. The influence and temperature on microhabitat selection in two *Anolis* lizards. *Functional Ecology* 8:720-729.
- Holdridge, L.R. 1967. Life zone ecology. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.
- Huey, R.B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. Pp. 25-91. In C. Gans & F.H. Pough (Eds.). *Biology of the Reptilia Physiology (C)*, vol. 12. Academic Press, New York, USA.
- Huey, R. & M. Slatkin. 1976. Costs and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology* 51:363-384.
- Huey, R.B. & R.D. Stevenson. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist* 19:357-366.
- Kearney, M. 2002. Hot rocks and much-too-hot rocks: seasonal patterns of retreat-site selection by a nocturnal ectotherm. *Journal of Thermal Biology* 27:205-218.
- Kiefer, M.C. & I. Sazima. 2002. Diet of juvenile tegu lizard *Tupinambis merianae* (Teiidae) in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 23:105-108.
- Langkilde, T. & R. Shine. 2004. Competing for crevices: interspecific conflict influences retreat-site selection in montane lizards. *Oecologia* 140:684-691.
- Lips, K., J. Reaser, B. Young & Z. Ibañez. 2001. Amphibian monitoring in Latin America: a protocol manual. SSAR Herpetological Circular no. 30:1-115.
- Main, M.B. & B.E. Coblentz. 1990. Sexual segregation among ungulates: a critique. *Wildlife Society Bulletin* 18:204-210.
- Main, M.B., F.B. Weckerly & V.C. Bleich. 1996. Sexual segregation in ungulates, new directions for future research. *Journal of Mammalogy* 77:449-461.
- McCabe, G.M. & L.M. Fedigan. 2007. Effects of reproductive status on energy intake, ingestion rates, and dietary composition of female *Cebus capucinus* at Santa Rosa, Costa Rica. *International Journal of Primatology* 28:837-851.
- Mora, J.M. 1986. Actividad nocturna de *Ctenosaura similis* (Reptilia, Iguanidae) en Palo Verde, Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical* 1:81-82.
- Mora, J.M. 1989. Eco-behavioral aspects of two communally nesting iguanas and the structure of their shared nesting burrows. *Herpetologica* 45:293-298.
- Mora, J.M. 1991. Cannibalism in the ctenosaur lizard, *Ctenosaura similis*, in Costa Rica. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 26:197-198.
- Mora, J.M. 2010. Natural history of the black spiny-tailed iguana (*Ctenosaura similis*) at Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica, with comments on the conservation of the genus *Ctenosaura*. Pp. 716-733. En: L.D. Wilson, J.H. Townsend & J.D. Johnson (Eds.). *Conservation of Mesoamerican Amphibians and Reptiles*, Eagle Mountain Publishing, LC, Eagle Mountain, Utah, USA.
- Mora, J.M., F.H. Rodrigues, L.I. López & L.D. Alfaro. 2015. Reptilia: Squamata (lizards). *Mesoamerican Herpetology* 2:107-109.
- Ortiz, J. 1980. Estudios comparativos de algunas poblaciones de *Tropidurus* de la costa chilena. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 13:267-279.
- Polis, G. & C. Myers. 1985. A Survey of Intraspecific Predation among Reptiles and Amphibians. *Journal of Herpetology* 19:99-107.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. versión 3.5. <https://www.R-project.org> R Foundation for statistical computing, Vienna, Australia. [Consultado en agosto 2018].
- Ruckstuhl, K.E. & P. Neuhaus. 2002. Sexual segregation in ungulates, a comparative test of three hypotheses. *Biological Review* 77:77-96.
- Sagonas, K., S. Meiri, E.D. Valakos & P. Pafilis. 2013. The effect of body size on the thermoregulation of lizards on hot, dry Mediterranean islands. *Journal of Thermal Biology* 38:92-97.
- Sánchez-Hernández, A.S., V.C. Rosas-Espinoza & F.A. Rodríguez Zaragoza. 2017. Canibalismo en *Ctenosaura pectinata* (Squamata: Iguanidae) en el Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, México. *Acta Zoológica Mexicana* 33:386-388.

- Stein, G.G., M.E. Baier, P.C. Broniczak & R.R. Policarpo. 2014. Ingestão de corpo estranho em iguana verde (*Iguana iguana*). Acta Scientiae Veterinariae 42:1-5.
- Terán, M.A. 2006. Densidad Poblacional del garrobo (*Ctenosaura similis*) en cuatro hábitats del Zamorano y su percepción por la comunidad local. Tesis de licenciatura. Escuela Agrícola Panamericana. Zamorano, Honduras.
- Vidal, M., J. Ortíz & A. Labra. 2002. Sexual and age differences in ecological variables of the lizard *Microlophus atacamensis* (Tropiduridae) from northern Chile. Revista Chilena de Historia Natural 75:283-292.
- Wearmouth, V.J. & W. Sims. 2008. Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: behaviour patterns mechanisms and conservation implications. Pp. 107-170. In W. Sims (Ed.), Advances in Marine Biology, Academic Press, USA.

