

## Demografía y ecología de anidación de la iguana verde, *Iguana iguana* (Squamata: Iguanidae), en dos poblaciones explotadas en la Depresión Momposina, Colombia

Eliana M. Muñoz<sup>1</sup>, Angela M. Ortega<sup>1</sup>, Brian C. Bock<sup>2</sup> y Vivian P. Páez<sup>1</sup>

- 1 Bloque 7-106. Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. Fax: (574) 2330120, Tel.: (574) 2105625; vpaez@quimbaya.udea.edu.co
- 2 Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, Medellín, Colombia

Recibido 5-VII-2001. Corregido 20-VI-2002. Aceptado 10-VII-2002.

**Abstract:** We studied the demography and nesting ecology of two populations of *Iguana iguana* that face heavy exploitation and habitat modification in the Momposina Depression, Colombia. Lineal transect data was analyzed using the Fourier model to provide estimates of social group densities, which was found to differ both within and among populations (1.05 - 6.0 groups/ha). Mean group size and overall iguana density estimates varied between populations as well (1.5 -13.7 iguanas/ha). The density estimates were far lower than those reported from more protected areas in Panama and Venezuela. Iguana densities were consistently higher in sites located along rivers (2.5 iguanas/group) than in sites along the margin of marshes, probably due to vegetational differences (1.5 iguanas/group). There was no correlation between density estimates and estimates of relative abundance (number of iguanas seen/hour/person) due to differing detectabilities of iguana groups among sites. The adult sex ratio (1:2.5 males:females) agreed well with other reports in the literature based upon observation of adult social groups, and probably results from the polygynous mating system in this species rather than a real demographic skew. Nesting in this population occurs from the end of January through March and hatching occurs between April and May. We monitored 34 nests, which suffered little vertebrate predation, perhaps due to the lack of a complete vertebrate fauna in this densely inhabited area, but nests suffered from inundation, cattle trampling, and infestation by phorid fly larvae. Clutch sizes in these populations were lower than all other published reports except for the iguana population on the highly xeric island of Curaçao, implying that adult females in our area are unusually small. We argue that this is more likely the result of the exploitation of these populations rather than an adaptive response to environmentally extreme conditions.

**Key words:** *Iguana*, Reptilia, Iguanidae, nesting, group size, clutch size, exploitation.

La iguana verde, *Iguana iguana*, es la única especie de la familia Iguanidae que ha logrado establecerse en la parte continental de Sur América, con un ámbito de distribución que va desde México hasta Paraguay (Etheridge 1982). En varios países, las poblaciones de *I. iguana* son altamente explotadas, siendo las hembras reproductivas más apetecidas, ya que sus huevos son considerados un manjar y son preferidos más que su carne (Müller 1972, Fitch y Henderson 1977, Harris 1982). A ésto se suma la tala a que han sido sometidos los bosques na-

tivos para la formación de áreas aptas para la ganadería y agricultura, factor que incide sobre las poblaciones de *I. iguana* tanto de forma directa, por la muerte de animales durante la tala y quema, como indirecta por la reducción de los hábitats apropiados para la especie (Ruíz y Rand 1985, Werner 1977). En consecuencia, a pesar de su amplia distribución, la iguana verde actualmente se encuentra en el Apéndice II de CITES como una especie amenazada.

Varios aspectos de la ecología de *I. iguana* han sido estudiados en distintas poblaciones,

como su dieta (Troyer 1982, 1984a, 1984b, Rand *et al.* 1990), tasas de crecimiento y supervivencia (Harris 1982, Troyer 1982, 1987, Van Devender 1982, Burghardt y Rand, 1985, Zug y Rand 1987, Rodda 1990, Rand y Bock 1992), ecología reproductiva (Hirth 1963, Rand 1968, 1972, 1984, Rand y Robinson 1969, Fitch y Henderson 1977, Rand y Dugan 1980, 1983, Klein 1982, Casas-Andreu y Valenzuela-López 1984, Werner 1988, Phillips *et al.* 1990, Rodda 1990, Rodda y Grajal 1990, van Marken Lichtenbelt y Albers 1993, Bock *et al.* 1998), comportamiento social de los juveniles (Henderson 1974, Burghardt *et al.* 1977, Burghardt y Rand 1985, Werner *et al.* 1987, Mora 1991) y adultos (Rand y Rand, 1976, Dugan 1982, Rand *et al.* 1989, Rodda 1992).

Irónicamente, a pesar de la necesidad de conocer el estado demográfico de las poblaciones naturales, en especial de aquellas que están bajo una alta presión de cacería u otros efectos antrópicos, son muy escasos los estudios enfocados a determinar los tamaños poblacionales o densidades de *I. iguana* (Henderson 1974, Dugan 1982, Rodda 1992). En el presente estudio, nos propusimos cuantificar la estructura demográfica y la densidad de dos poblaciones naturales de *I. iguana* en la Depresión Momposina, una zona de Colombia muy deteriorada por las actividades humanas y donde es tradicional la explotación de la especie por su carne y huevos (De la Ossa 1999).

Además, presentamos datos sobre la ecología de anidación de esta especie en la zona y a su vez establecemos el efecto por la intervención antrópica, u otros factores naturales o artificiales sobre el éxito reproductivo de esta especie.

## MATERIALES Y METODOS

El estudio se llevó a cabo en dos áreas ubicadas en la Depresión Momposina, una región localizada al Noroeste de Colombia que recibe este nombre debido a que se encuentra en una altura de cinco metros bajo el nivel del mar

(mbnm). Seleccionamos dos áreas de estudio con diferencias en cuanto el tipo de vegetación y cuerpos de agua presentes. Una de las áreas corresponde al área de Juan Criollo, parte del Complejo Cenagoso de Pijiño (Municipio de San Zenón, Departamento de Magdalena). Aquí hay grandes cuerpos de agua permanentes, cuyos niveles fluctúan dependiendo de la dinámica del Río Magdalena. La zona de vida corresponde a bosque seco tropical (Holdridge 1979); no obstante, en la actualidad la vegetación esta conformada por escasos fragmentos boscosos en diferentes estadios sucesionales y grandes extensiones de *Symmeria paniculata* (Polygonaceae), conocida vulgarmente en la zona como "mangle", que crece en las orillas de las ciénagas. En esta área, seleccionamos dos sitios de trabajo para el estudio demográfico: uno en la orilla de la ciénaga cerca al pueblo de Angostura (de aproximadamente 400 habitantes) y otro en una finca privada llamada Isla León, a unos 300 m de distancia de la primera. En Angostura hay fragmentos de vegetación ribereña y grandes extensiones de mangle, mientras que en Isla León predominan frutales y árboles de poca altura.

A una distancia de aproximadamente 50 km, seleccionamos una segunda área de estudio en el municipio de Hatillo de Loba (Departamento Bolívar). Esta área está conformada por cuerpos de agua semipermanentes (pozas y caños), que son alimentados por el Río Magdalena durante épocas de lluvia y que pueden llegar a secarse completamente en verano. Es una zona de vida de transición entre bosque húmedo y bosque seco (Holdridge 1979). Actualmente predominan los potreros ya que allí se presenta una intensa actividad ganadera, quedando sólo pequeños parches de vegetación ribereña en diferentes estadios sucesionales. Para el estudio demográfico en Hatillo de Loba seleccionamos dos sitios de trabajo; uno en La Ribona, un corregimiento de aproximadamente 600 habitantes y otro en El Morón, una finca privada a una distancia de 6 km de La Ribona. Los sitios se caracterizan por presentar vegetación ribereña al lado del Río Magdalena y ciénagas adyacentes en diferentes estadios de

sucesión (rastrojo bajo y alto, con una cantidad variable de árboles de gran porte).

Dado el comportamiento gregario que presenta la *I. iguana*, tanto en estado juvenil (Henderson 1974, Burghardt *et al.* 1977, Burghardt y Rand 1985, Mora 1991) como adulto (Dugan 1982, Rodda 1992), determinamos la densidad con base al número de grupos observados y al número de individuos conformando cada grupo. En la estimación de la densidad, empleamos la metodología del transecto lineal simple (Lancia *et al.* 1994), una técnica de avistamiento donde se registra la distancia entre el observador y el animal (en este caso el grupo) en el momento de su detección, la distancia perpendicular entre el animal y la línea de progresión, y el ángulo entre la línea recorrida y la línea de observación del animal. Ambas distancias se midieron con una cinta métrica y el ángulo se halló a partir de las distancias anteriores. Cada transecto tuvo una longitud total de 300 m y la ubicación siempre fue la misma en cada muestreo. En el área de estudio de Hatillo de Loba se demarcaron cinco transectos, tres en El Morón (1H, 2H, 3H) y dos en La Ribona (4H y 5H). Los transectos se ubicaron cerca del Río Magdalena, excepto el sitio 3H, ubicado a la orilla de una ciénaga. En el área de estudio Juan Criollo se trazaron tres transectos a orillas de la ciénaga, dos en Angostura (1J y 2J) y una en Isla León (3J). Realizamos un total de cuatro muestreos en Hatillo de Loba y tres en Juan Criollo entre los meses de febrero y mayo del año 2000.

La densidad de grupos por hectárea se calculó por medio del estimador de series de Fourier (Krebs 1999). Debido a que la conformación de la estructura vegetal varía entre los sitios de muestreo, la función de detectabilidad de individuos no fue constante. Por lo tanto, para cada transecto calculamos la detectabilidad a partir de la distancia del animal más alejado visto. La densidad de individuos por hectárea se estimó multiplicando la densidad de grupos para cada sitio por el número promedio de individuos que conformaban cada grupo.

Adicionalmente, con base en los datos de transectos, calculamos un índice de abundan-

cia relativa de individuos, como el número de individuos vistos/hora de muestreo/persona (siempre hubo dos personas participando en cada muestreo), con el fin de contrastarla con los resultados de densidad y determinar las proporciones de sexo y edad para cada sitio. Dado que no se realizaron capturas, tuvimos que clasificar los individuos adultos como machos y hembras basados en caracteres sexuales secundarios como color corporal, tamaño de crestas dorsales, tamaño de gula y tamaño de la cabeza (Fitch y Henderson 1977, Bakhuis 1982, Dugan 1982, Rodda 1991). La diferenciación entre individuos adultos y subadultos la hicimos con base en el tamaño corporal.

Para estudiar la ecología de anidación en ambas áreas de estudio, realizamos recorridos en varias partes de cada área durante el mes de febrero con el fin de interceptar hembras en actividad de anidación o hallar nidos ya construidos. Cuando nos fue posible, los nidos fueron marcados con la fecha de postura; sin embargo debido a que en ambas áreas la actividad de anidación ya había iniciado al momento de comenzar el monitoreo, a veces tuvimos que estimar la fecha de postura con base en el estado de desarrollo de los huevos y a partir de la fecha de eclosión. En cada caso, establecimos si se trataba de una anidación solitaria o comunal (Rand 1968, Rand y Dugan 1980, 1983, Bock y Rand 1989, Rodda y Grajal 1990), con base en el número de entradas y distancias entre éstas, o por observación directa de la cantidad de hembras en actividad de anidación. Hicimos un monitoreo periódico a los nidos para detectar posibles pérdidas por inundación o por otra causa. Dado que la complejidad de los sistemas de túneles facilitó la huida de los neonatos, excavamos los nidos y por medio del conteo de cáscaras, estimamos de manera indirecta (Ortega *et al.* 1998) el tamaño de la nidada y la tasa de eclosión. Los huevos que no eclosionaron se disectaron con el fin de determinar las posibles causas de mortalidad. También colectamos larvas de insectos halladas dentro de algunos huevos, las cuales colocamos dentro de bolsas sellables con un algodón húmedo para permitir su desarrollo y obtener individuos

adultos para su identificación. Adicionalmente registramos las dimensiones de los nidos (altura de la entrada, profundidad de la cámara de los huevos y longitud del túnel) y caracterizamos de manera cualitativa el sustrato en que estaban puestos (arena, arcilla, arena y arcilla, o arena y grava).

## RESULTADOS

**Aspectos demográficos:** No encontramos diferencias significativas entre la densidad de los grupos de iguanas en los dos sitios de trabajo en Juan Criollo (Kruskal-Wallis,  $p > 0.10$ ; Cuadro 1), pero en Hatillo de Loba, la densidad de iguanas en el sitio de La Ribona fue significativamente mayor que en El Morón (Kruskal-Wallis,  $p < 0.01$ ). Comparando sitios de trabajo de áreas diferentes, no encontramos diferencias entre la densidad de los grupos de iguanas en El Morón y Juan Criollo (Kruskal-Wallis,  $p > 0.01$ ), pero la densidad en La Ribona fue significativamente mayor que en Juan Criollo (Kruskal-Wallis,  $p < 0.01$ ). Los cuatro sitios de trabajo ubicados en las orillas del río (todos en Hatillo de Loba) tuvieron una densidad de grupos significativamente mayor con respecto a los sitios de trabajo ubicados cerca

de las ciénagas (los tres de Juan Criollo y uno de El Morón en Hatillo de Loba; Wilcoxon,  $p < 0.005$ ).

No hubo diferencias significativas en el tamaño promedio de los grupos entre los transectos dentro los sitios de trabajo, ni entre los sitios de trabajo de cada área (Cuadro 1; Kruskal-Wallis,  $p > 0.10$ ). Sin embargo, el tamaño promedio de los grupos en Hatillo de Loba fue mayor con respecto a Juan Criollo (Cuadro 1; Kruskal-Wallis,  $p < 0.001$ ). Por último, una comparación del tamaño de los grupos por tipo de hábitat (cerca de ciénaga o río), sin importar el área de estudio, reveló un mayor promedio en los sitios al lado de la orilla del río (2.5 iguanas/grupo) que en los sitios adyacentes a las ciénagas (1.5 iguanas/grupo) (Kruskal-Wallis,  $p < 0.001$ ).

Combinando las estimaciones de densidad de grupos y tamaños promedios de los grupos por sitio (Cuadro 1), las estimaciones de densidad de individuos por hectárea siempre fueron mayores en Hatillo de Loba, y siempre mayores en los sitios de trabajo ubicados al lado de la orilla del Río. En contraste, ninguna asociación entre el índice de abundancia relativa y sitio o tipo de hábitat fue evidente (Cuadro 1). Tampoco hubo una relación entre la estimación de la densidad de iguanas por hectárea y

CUADRO 1

*Estimaciones de la densidad de grupos, tamaño promedio de los grupos, densidad de individuos por hectárea, y abundancia relativa de iguanas (I. iguana) en los sitios de muestreo*

TABLE 1  
*Group density estimates, group mean size, individual density per hectare, and relative abundance of iguanas (I. iguana) in the work sites*

Área de estudio	Sitio de trabajo	Transecto	Hábitat	Densidad Grupos/ha	Tamaño de los grupos Iguanas/Grupo	Densidad Iguanas/ha	Abundancia Relativa Individuos vistos/hora/persona
Hatillo de Loba	El Morón	H1	Río	3.81	3.2	12.2	7.3
Hatillo de Loba	El Morón	H2	Río	1.19	2.6	3.1	5.2
Hatillo de Loba	El Morón	H3	Ciénaga	1.13	2.0	2.3	6.41
Hatillo de Loba	La Ribona	H4	Río	5.95	2.3	13.7	1.2
Hatillo de Loba	La Ribona	H5	Río	6.00	1.9	11.4	9.8
Juan Criollo	Angostura	J1	Ciénaga	1.22	1.3	1.6	3.5
Juan Criollo	Angostura	J2	Ciénaga	1.05	1.1	1.2	2.8
Juan Criollo	Angostura	J3	Ciénaga	1.23	1.2	1.5	1.2

el índice de abundancia relativa para los sitios de trabajo (Spearman,  $R = 0.34$ ,  $p > 0.10$ ).

Sin embargo, analizamos los datos de abundancia relativa para contrastar los sitios en términos de su composición demográfica (proporciones sexuales y de clases de edad). En las dos áreas, la abundancia relativa de machos resultó inferior a la de las hembras y la proporción de sexos en cada área se acercó a 1: 2.5 a favor de las hembras (Cuadro 2). En cuanto a la estructura de edad, encontramos que la abundancia relativa de subadultos fue menor comparada con los adultos, tanto en Hatillo de Loba como en Juan Criollo (Cuadro 2). Dentro de estos análisis no incluimos a los juveniles, ya que solo observamos individuos de esta edad en Isla León.

**Ecología de anidación:** La temporada de anidación y eclosión de *I. iguana* en la zona de estudio coincide con lo reportado para la zona norte de Colombia, y va desde la mitad de enero hasta junio (Müller 1972, Harris 1982). En Hatillo de Loba encontramos un total de 24 nidos y en Juan Criollo solo hallamos diez nidos en Isla León. No hubo diferencias significativas entre los tamaños de las nidadas en las dos áreas de estudio (Hatillo de Loba: = 27.8, DE = 8.3, rango = 12 a 44 huevos; Isla León: = 33, DE = 46.7, rango = 21 a 56 huevos, ANOVA,  $p > 0.10$ ). El promedio de las nidadas para ambas áreas fue de 29.43 huevos.

Las características de los nidos muestreados variaron mucho (la longitud del túnel varió entre 61.0 y 573.0 cm, = 182.2, DE = 104.9

cm; el diámetro de la entrada varió entre 11.0 y 45.0 cm, = 23.1, DE = 17.6cm) y la profundidad de la cámara donde se alojan los huevos estuvo entre 9.0 cm y 98 cm, = 43.4, DE = 17.6). La mayoría de los nidos se hallaron en suelos de arcilla (41.2%) y arena (29.4%), y en menor cantidad en sustratos mixtos de arena y arcilla (14.7%) y grava y arena (14.7%). Los nidos de arena presentaron profundidades de la cámara de los huevos significativamente menores con respecto a los nidos de otros sustratos (Kruskal-Wallis,  $p > 0.05$ ), relacionadas con el tipo de sustrato.

En Hatillo de Loba, 16 (el 67%) nidos culminaron con la eclosión y siete de ellos se perdieron durante las primeras semanas de incubación debido al pisoteo del ganado (cinco nidos) y por inundación (dos nidos). El nido restante fue depredado aparentemente por una serpiente, ya que al inicio se detectó actividad de anidación y presencia de huevos, sin embargo durante la eclosión no se observó emergencia de neonatos ni se hallaron rastros de cáscaras. De estos ocho nidos (33%), no se tienen registros del tamaño de la nidada ya que se perdieron completamente. En Isla León (Juan Criollo), ocho de los diez nidos eclosionaron y en los otros dos nidos no se hallaron huevos ni cáscaras durante la excavación.

Las tasa de eclosión de huevos en Hatillo de Loba (66.4%) y Juan Criollo (55.0%) fueron similares ( $X^2 = 0.91$ ,  $p > 0.1$ ). No encontramos diferencias significativas en la tasa de eclosión relacionadas al tipo de construcción

CUADRO 2

*Proporción de sexos y clases de edad estimados por medio de los índices de abundancia relativa (Individuos/hora/persona) de Iguana iguana en las dos áreas de estudio*

TABLE 2  
*Proportion of sexes and age classes estimated by means of the indexes of relative abundance (Individuals /hour/person) of Iguana iguana in the two study areas*

Área de estudio	Abundancia relativa de machos	Abundancia relativa de hembras	Proporción sexual	Abundancia relativa de adultos	Abundancia relativa de subadultos
Hatillo de Loba	1.1	2.9	1:2.6	3.0	1.0
Juan Criollo	0.7	1.7	1:2.4	1.0	0.7

de los nidos (comunal vs. solitaria) ( $X^2 = 4.3$ ;  $p > 0.1$ ) La mortalidad embrionaria de huevos en nidos con éxito de eclosión estuvo siempre asociada a invertebrados, principalmente larvas de díptero *Dohriphora* (Insecta: Phoridae), los cuales se hallaron consumiendo el contenido de los huevos.

## DISCUSIÓN

Varios aspectos demográficos de poblaciones de iguana verde han sido estudiados utilizando técnicas diferentes, incluyendo observaciones directas, marca y recaptura, radio-telemetría, o el estudio de especímenes colectados u obtenidos de forma oportunista. Estos estudios han arrojado una información invaluable sobre: distribución de edades (tamaños) y proporciones sexuales (Müller 1968, 1972, Fitch y Henderson 1977, Bakhuis 1982, Dugan 1982, Rand y Bock 1992, Rodda 1992, van Marken Lichtenbelt y Albers 1993), fenología de anidación anual (Hirth 1963, Rand 1968, Müller 1972, Fitch y Henderson 1977, Harris 1982, Klein 1982, Casas-A y Valenzuela-L 1984, Bock y Rand 1989, Rodda 1990, 1992, Rodda y Grajal 1990, van Marken Lichtenberg y Albers 1993) y sobre tasas de crecimiento y sobrevivencia (Müller 1968, 1972, Henderson 1974, Harris 1982, van Devender 1982, Burghardt y Rand 1985, Rand y Bock 1992). Por otra parte, muy pocas estimaciones de densidad han sido obtenidas. Henderson (1974) empleó métodos de marca y recaptura para estimar densidades de iguanas juveniles en un área de 1.3 ha con vegetación baja en Belice durante un año. Sin embargo se ha demostrado que los métodos de marca y recaptura alteran el comportamiento de los juveniles de *I. iguana* (Rodda *et al.* 1988) y no son apropiados para iguanas adultas, las cuales prefieren posarse en las partes altas de la vegetación (Hirth 1963, Müller 1968, 1972 y Henderson 1974). Los otros dos únicos estimados de densidad de *I. iguana* reportados en la literatura son extrapolaciones realizadas por medio de intensas observaciones directas de grupos sociales de

iguanas en una isla boscosa en la costa pacífica de Panamá (36-50 adultos/ha) (Dugan 1982) y tres sitios en los llanos orientales de Venezuela (55-364 adultos/ha) (Rodda 1992). En ambos estudios, los sitios fueron seleccionados en parte debido a su situación de protección.

Nuestro estudio representa el primer intento de utilizar el método de transectos lineales para estimar la densidad de iguanas en hábitats riparios, en donde existe explotación humana de poblaciones naturales de iguana verde. Como era de esperarse, las densidades estimadas fueron considerablemente más bajas que aquellas obtenidas en los estudios mencionados previamente en poblaciones protegidas.

También encontramos diferencias significativas en la densidad de los grupos sociales de iguanas viviendo en hábitats similares separados únicamente por 6 km, así como diferencias en la densidad de los grupos sociales y promedio del tamaño de los grupos entre las dos áreas de estudio, las cuales están probablemente relacionadas con las diferencias de hábitat. Tanto la densidad de los grupos como la densidad individual fueron menores en la vegetación homogénea de mangle, *S. paniculata*, asociada con las orillas de las ciénagas. Las iguanas cambian su microhábitat a medida que se hacen adultas, desplazándose hacia las partes elevadas de la vegetación (Hirth 1963, Müller 1968, 1972, Henderson 1974). Es posible que los estimados más bajos de densidad de la vegetación de mangle, *S. paniculata*, sean una consecuencia de la emigración de individuos adultos fuera de esta área. Alternativamente, las densidades más bajas pueden estar reflejando que este hábitat homogéneo es subóptimo para *I. iguana* en términos de sus requerimientos dietéticos. Las iguanas verdes son herbívoras generalistas (Rand *et al.* 1990), pero parecen requerir periódicamente un cambio en el tipo de vegetación consumida (Dugan 1980), probablemente para prevenir la ingestión excesiva de un compuesto secundario vegetal en particular, como lo hacen otros herbívoros generalistas (Freeland y Janzen 1974, Milton 1979).

Los estimativos de densidad que se obtuvieron en este estudio deben ser vistos como

aproximaciones, especialmente en los casos en que las densidades (y por lo tanto el tamaño de las muestras) fueron bajas. Sin embargo, nuestras estimaciones de densidad no difirieron significativamente entre transectos localizados dentro del mismo sitio de trabajo y se correlacionan con las principales características del hábitat, a diferencia de los índices (más sencillos) de abundancia relativa, los cuales no mostraron esta correlación. La falta de correlación entre las estimaciones de densidad y los índices de abundancia relativa es el resultado de la imposibilidad, en el segundo caso, de corregir las diferencias en términos de la detectabilidad de iguanas documentada entre los sitios. Estudios demográficos futuros de iguanas verdes deben considerar que tanto la detectabilidad, como el promedio de tamaño de grupo puede variar a una escala microgeográfica.

Las proporciones sexuales de iguanas usualmente son cercanas a 1:1 cuando el muestreo requiere la captura de los individuos (o una medición oportunista de las proporciones sexuales obtenida, por ejemplo, de animales cazados o atropellados; Müller 1972, Fitch y Henderson 1977, Bakhuis 1982, Dugan 1982). Sin embargo, las estimaciones de las proporciones sexuales basadas en observaciones de adultos en el campo, frecuentemente reportan un sesgo a favor de las hembras, al igual como lo hacemos nosotros. Esta diferencia es probablemente una consecuencia del sistema de apareamiento polígamo en estos lagartos territoriales. Presumiblemente, los machos subadultos también están presentes, pero ocupan un hábitat subóptimo o simplemente no son divisados durante los censos (Dugan 1980, 1982, Rodda 1992).

Tampoco divisamos iguanas juveniles durante el estudio (con la excepción de la época de eclosión en la Isla León). Sin embargo, obviamente hay reclutamiento en la población, ya que documentamos tasas de eclosión altas en todos los tipos del suelo, tanto en nidos solitarios como comunales. Sorprendentemente, encontramos muy pocas evidencias de depredación de nidos por vertebrados (Rand y Robinson 1969, Drummond 1983), posiblemente debido a la escasez general de fauna nativa en es-

ta área poblada densamente por humanos. Sin embargo, el daño causado por el ganado pisoteando las nidadas es importante. Otros estudios reportan nidos de otras especies de iguanas que sufren daños por la introducción de animales domésticos en sus hábitats nativos (Mitchell 1999).

También encontramos nidos vacíos, de los cuales no sabemos si contenían huevos inicialmente y fueron depredados, o si las hembras no pusieron sus nidadas después de excavarlos. Se sabe que algunas veces las iguanas no terminan de construir sus nidos, tal vez porque detectan un obstáculo que impide elaboración de éste (raíz, piedra) (Sexton 1975) o que construyen nidos falsos como un posible mecanismo de protección para sus nidadas (Rand 1968).

En todos los nidos donde se presentó muerte embrionaria, detectamos la presencia de larvas de díptero. Desconocemos si las moscas son las responsables directas de la mortalidad de los huevos, debido a que las condiciones del terreno (suelo muy compacto), no permiten un ingreso fácil de las moscas hacia la cámara de huevos. Estas pueden haber entrado por los canales que dejan las iguanas adultas, los cuales poseen una textura poco compacta facilitando así su entrada; o pueden penetrar durante el proceso de postura de la hembra. También cuando un embrión muere, las moscas pueden ser atraídas por el olor que éste expelen e invadir los demás. En incubaciones semi-naturales de iguana verde en Panamá, se han hallado huevos infestados por causa de moscas de la familia Phoridae, alimentándose del contenido de éstos y causando posteriormente su muerte (Werner com. pers.). Sin embargo, en nidos naturales de esta especie no ha sido reportado antes. En otras especies de reptiles como tortugas (*Trachemys scripta*, *Rhinoclemmys pulcherrima*, *Lepidochelys olivacea*) y lagartijas (*Sceloporus undulatus*), los huevos han sido infestados por larvas de moscas Phoridae y Sarcophagidae en nidos naturales (Acuña-Mesén y Hanson 1990, De Souza 1982, Trauth y Mullen 1990).

El número promedio de huevos por nidada en poblaciones de la Depresión Momposina es

CUADRO 3

*Tamaño de nidada de la iguana verde (Iguana iguana) reportadas para varios sitios de su área de distribución*

TABLE 3

*Clutch size of green iguana (Iguana iguana) reported for several places of their distribution area*

Localidad	Número promedio de huevos por nidada
Chamela, México (Casas-Andreu y Valenzuela-López 1984)	35.0
Choluteca, Honduras (Klein 1982)	37.3 <sup>1</sup>
Tortugero, Costa Rica (Hirth 1963)	35.0
Panamá, Central (Rand 1984)	40.6 <sup>1</sup>
Santa Marta, Colombia (Müller 1972)	35.5
Depresión Momposina, Colombia (Presente estudio)	29.4 <sup>2</sup>
Curaçao (van Marken Lichtenberg y Albers 1993)	16.9

1 Estimado por análisis de oviductos

2 Estimado por conteo de cáscaras (Ortega *et al.* 1998)

menor que los reportados en otras poblaciones de esta especie (Cuadro 3), con la excepción de la población en la Isla de Curaçao. En *I. iguana* el número de huevos por nidada esta relacionado con el tamaño de la hembra (Rand y Dugan 1983, Casas-Andreu y Valenzuela-López 1984, Rand 1983), lo que implica que las hembras reproductivas en nuestras áreas de estudio son relativamente jóvenes y/o pequeñas. Hay evidencia de que el tamaño corporal de iguanas provenientes de climas áridos es significativamente menor (Müller 1972, Bakhuis 1982, van Marken Lichtenbelt y Albers 1993) pero Curaçao recibe la mitad de la precipitación anual en comparación a nuestras áreas de estudio, mientras que la población cercana estudiada por Müller (1972) y las poblaciones centroamericanas de México y Honduras también se encuentran en la zona de vida de bosque seco tropical (Holdridge 1979), pero muestran mayores tamaños de nidadas. En nuestro estudio no se verificó el tamaño de las hembras. Es probable que el reducido tamaño de nidadas documentado en este estudio se deba principalmente a la alta presión de caza a que han sido sometidas estas poblaciones, en vez de una adaptación a las condiciones climáticas extremas.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al fondo de estampilla de la Universidad de Antioquia por su apoyo económico y a la Corporación Ambiental de la Universidad por su apoyo administrativo, igualmente agradecemos, a la fundación Neotrópicos por su apoyo logístico, a Alvaro Lema por su asesoría con los análisis de Fourier, a John Jairo Estrada, Juan Manuel Daza y Marcela Bernal por la colaboración en la obtención de datos y a los habitantes de la zona por su colaboración y guía al campo durante la ejecución de este proyecto.

## RESUMEN

Se estudió la demografía y ecología de anidación de dos poblaciones de *Iguana iguana* que enfrentan explotación severa y alteración del hábitat, en la Depresión Momposina, Colombia. Los datos de transectos lineales fueron analizados con el modelo de Fourier para estimar la densidad de grupos sociales. El tamaño promedio de grupo y la densidad general de iguanas varió dentro y entre poblaciones (1.05 - 6.0 grupos/ha, y 1.5 - 13.7 iguanas/ha respectivamente). Las estimaciones de densidad fueron mucho menores que las reportadas en áreas más protegidas en Panamá y Venezuela. Las densidades de las iguanas fueron considerablemente mayores en sitios localizados a lo largo



de los ríos (2.5 iguanas/grupo) que en sitios en el margen de las ciénagas (1.5 iguanas/grupo), probablemente debido a diferencias en la vegetación. No hubo correlación entre las estimaciones de densidad y la de abundancia relativa (número de iguanas vistas/hora/persona), debido a diferencias en detectabilidad de los grupos de iguanas entre los sitios. La proporción sexual hallada (1:2.5 machos: hembras), es probablemente el resultado del sistema de apareamiento polígamo de esta especie, en vez de indicar un verdadero sesgo demográfico. Se monitoreó 34 nidos los cuales sufrieron poca depredación por vertebrados. Sin embargo si fueron afectados por inundaciones, pisoteo por ganado e infestación por larvas de mosca Phoridae. El tamaño de huevos por nidada en estas poblaciones fue de 29.4 menor que cualquier otro reporte de la literatura, con la excepción de las poblaciones de *Iguana* que habitan la isla altamente xérica de Curaçao, implicando que las hembras adultas en nuestra área son inusualmente pequeñas. Probablemente éste es el resultado de la explotación prolongada y excesiva de estas poblaciones en vez de ser una respuesta adaptativa a condiciones ambientales extremas.

## REFERENCIAS

- Acuña-Mesén, R.A. & P.E. Hanson. 1990. Phorid fly larvae as predators of turtle eggs. *Herp. Rev.* 21: 13-14.
- Bakhuis, W.L. 1982. Size and sexual differentiation in the lizard *Iguana iguana* on a semi-arid island. *J. Herpetol.* 16: 322-325.
- Bock, B.C. & A.S. Rand. 1989. Factors influencing nesting synchrony and hatching success at a green iguana nesting aggregation in Panama. *Copeia* 1989: 214-216.
- Bock, B.C., V.P. Páez & A.S. Rand. 1998. Temperaturas del suelo atípicas en áreas comunales de anidación de la iguana verde (*Iguana iguana*) en Colombia y Panamá. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente* 13: 55-70.
- Burghardt, G.M., H.W. Greene & A.S. Rand. 1977. Social behavior in hatchling green iguanas. *Life at a reptile rookery.* *Science* 195: 68-91.
- Burghardt, G.M. & A.S. Rand. 1985. Group size and growth rate in hatchling green iguanas (*Iguana iguana*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 101-104.
- Casas-Andreu, G. & G. Valenzuela-López. 1984. Observaciones sobre los ciclos reproductivos de *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (Reptilia: Iguanidae) en Chamela, Jalisco. *An. Inst. Biol. Univ. Auton. México* 55, ser Zoología 2: 253-262.
- De la Ossa, J. 1999. Zootecnia: Guía académica introductoria con énfasis en algunos reptiles. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad de Sucre, Sincelejo, Sucre. 152 p.
- De Souza, H. 1982. On *Eumacronychia sternalis* Allen (Diptera, Sarcophagidae) with larvae living on eggs and hatchlings of the east Pacific green turtle. *Rev. Brasil Biol.* 42: 425-429.
- Drummond, H. 1983. Adaptiveness of island nest-sites of green iguanas and slider turtles. *Copeia* 1983: 529-530.
- Dugan, B.A. 1980. A field study of the social structure, mating system, and display behavior of the green iguana (*Iguana iguana*). Disertación doctoral, University of Tennessee, Knoxville. 171 p.
- Dugan, B.A. 1982. The mating behavior of the green iguana (*Iguana iguana*). pp. 320-339. In G.M. Burghardt & A.S. Rand (eds.). *Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation.* Noyes, Park Ridge, New Jersey.
- Etheridge, R.E. 1982. Checklist of the iguanine and Malagasy iguanid lizards. pp 7-37. In G.M. Burghardt & A.S. Rand (eds.). *Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation.* Noyes, Park Ridge, New Jersey.
- Fitch, H.S. & R.W. Henderson. 1977. Age and sex differences, reproduction, and conservation of the green iguana. *Milwaukee. Publ. Mus. Contr. Biol. Geol.* 13: 1-21.
- Freeland, W.J. & D.H. Janzen. 1974. Strategies in herbivory by mammals: The role of plant secondary compounds. *Amer. Natur.* 108:269-289.
- Harris, D.M. 1982. The phenology, growth and survival of the green iguana, (*Iguana iguana*), in northern Colombia. pp. 150-161. In G.M. Burghardt & A.S. Rand (eds.). *Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation.* Noyes, Park Ridge, New Jersey.
- Henderson, R.W. 1974. Aspects of the ecology of the juvenile common iguana (*Iguana iguana*). *Herpetologica* 30: 327-332.
- Hirth, H.F. 1963. Some aspects of the natural history of *Iguana iguana* on a tropical strand. *Ecology* 44: 613-615.
- Holdridge, L. 1979. Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Costa Rica. 216 p.

- Klein, E.H. 1982. Reproduction of the green iguana (*Iguana iguana*) in the tropical dry forest of southern Honduras. *Brenesia* 19/20: 301-310.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology* (2nd ed.). Addison Wesley Longman, Inc., Menlo Park, California. 620 p.
- Lancia, R.A., J.D. Nichols & K.H. Pollock. 1994. Estimating the number of animals in wildlife populations. In T.A. Bookhout (ed.). *Research and management techniques for wildlife and habitats*. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland.
- Milton, K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: A test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *Amer. Natur.* 114: 362-378.
- Mitchell, N. 1999. Effect of introduced ungulates on density. Dietary preferences, home range, and physical condition of the iguana (*Cyclura pinguis*) on Anegada. *J. Herpetol.* 55: 7-17.
- Mora, J.M. 1987. Predation by *Loxocemus bicolor* on the eggs the *Ctenosaura similis* and *Iguana iguana*. *J. Herpetol.* 21: 334-335.
- Mora, J.M. 1991. Comparative grouping behavior of juvenile ctenosaurs and iguanas. *J. Herpetol.* 25: 244-246.
- Müller, H.V. 1968. Untersuchungen über Wachstum und Altersverteilung einer Population des Grünen Leguans *Iguana iguana iguana* L. (Reptilia: Iguanidae). *Mitt. Inst. Colombo-Alemán. Invest. Cient.* 2: 57-65.
- Müller, H.V. 1972. Ökologische und ethologische studien an *Iguana iguana* (Reptilia-Iguanidae) in Kolumbien. *Zool. Bertrag.* 18: 109-131.
- Ortega A.M., B.C. Bock & V.P. Páez. 1998. Efecto del estado de desarrollo en el momento de la transferencia de nidos sobre la tasa de eclosión en la tortuga Terecay (*Podocnemis unifilis*). *Vida Silvestre Neotropical* 7: 126-131.
- Phillips, J.A., A. Garel, G.C. Packard & M.J. Packard. 1990. Influence of moisture and temperature on eggs and embryos of green iguanas (*Iguana iguana*). *Herpetologica*, 46:238-244.
- Rand, A.S. 1968. A nesting aggregation of iguanas. *Copeia* 1968: 552-561.
- Rand, A.S. & M. Robinson. 1969. Predation on iguana nests. *Herpetologica* 25: 172-174.
- Rand, A.S. 1972. The temperature of iguana nests and their relation to incubation optima and to nesting sites and season. *Herpetologica* 28: 252-253.
- Rand, A.S. & B.A. Dugan. 1980. Iguana egg mortality within the nests. *Copeia* 1980: 531-534.
- Rand, A.S. & B.A. Dugan. 1983. Structure of complex iguana nests. *Copeia* 1983: 705-711.
- Rand, A.S. 1984. Clutch size in *Iguana iguana* in central Panamá. pp. 115-122. *En* R.A. Segal, L.E. Hunt, J.L. Knight, L. Malaret, & N.L. Zuschlag (eds.). *Vertebrate ecology and systematics*. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Spec. Publ., Lawrence Kansas.
- Rand, A.S., E. Font, D. Ramos, D.I. Werner & B.C. Bock. 1989. Home range in green iguanas (*Iguana iguana*) in Panamá. *Copeia* 1989: 217-221.
- Rand, A.S., B.A. Dugan, H. Montza & D. Vianda. 1990. The diet of a generalized folivore: *Iguana iguana* in Panama. *J. Herpetol.* 24: 211-214.
- Rand, A.S. & B.C. Bock. 1992. Size variation, growth, and survivorship in nesting green iguanas (*Iguana iguana*) in Panama. *Amphibia-Reptilia* 13: 147-156.
- Rand, W.M. & A.S. Rand. 1976. Agonistic behavior in nesting iguanas: A stochastic analysis of dispute settlement dominated by the minimization of energy costs. *Z. Tierpsychol.* 40: 279-299.
- Rodda, G.H., B.C. Bock, G.M. Burghardt, & A.S. Rand. 1988. Techniques for identifying individual lizards at a distance reveal influences of handling. *Copeia* 1988: 905-913.
- Rodda, G.H. 1990. Highway madness revisited: Roadkilled *Iguana iguana* in the llanos of Venezuela. *J. Herpetol.* 24: 209-211.
- Rodda, G.H. & A. Grajal. 1990. The nesting behavior of the green iguana (*Iguana iguana*) in the llanos of Venezuela. *Amphibia-Reptilia* 11: 31-39.
- Rodda, G.H. 1991. Sexing *Iguana iguana*. *Bull. Chicago Herp. Soc.* 26: 173-175.
- Rodda, G.H. 1992. The mating behavior of *Iguana iguana*. *Smithsonian Contr. Zool.* 534: 1-40.
- Ruiz, A & A.S. Rand. 1985. Las iguanas y el hombre en Panamá. p. 243-249. *In* S. Heckadon-M & J. Espinosa-G (eds.). *Agonía de la Naturaleza*. Impretex, S.A., Panamá.

- Sexton, O.J. 1975. Black vultures feeding on iguana eggs in Panama. *Amer. Midl. Natur.* 93: 463-468.
- Trauth, S.E. & G.R. Mullen. 1990. Additional observations on sarcophagid fly infestation of *Sceloporus undulatus* egg clutches in Arkansas. *Southwest Nat.* 35: 98-99.
- Troyer, K. 1982. Transfer of fermentative microbes between generations in a herbivorous lizard. *Science* 216: 540-542.
- Troyer, K. 1984a. Diet selection and digestion in *Iguana iguana*: The importance of age and nutrient requirements. *Oecologia* 61: 201-207.
- Troyer, K. 1984b. Behavioral acquisition of the hindgut fermentation system by hatchling *Iguana iguana*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14: 189-193.
- Troyer, K. 1987. Posthatching yolk in a lizard: Internalization and contribution to growth. *J. Herpetol.* 21: 102-106.
- Van Devender, R.W. 1982. Growth and ecology of spiny-tailed and green iguanas in Costa Rica, with comments on the evolution of herbivory and large body size. pp 162-183. *In* G.M. Burghardt & A.S. Rand (eds.). *Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation.* Noyes, Park Ridge, New Jersey.
- van Marken Lichtenbelt, W.D. & K.B. Albers. 1993. Reproductive adaptations of the green iguana on a semi-arid island. *Copeia* 1993: 790-798.
- Werner, D.I., E.M. Baker, E. Gonzales, & I. Sosa. 1987. Kinship recognition and grouping in hatchling green iguanas. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21: 83-89.
- Werner, D.I. 1988. The effect of varying water potential on body weight, yolk and fat bodies in neonate green iguanas. *Copeia* 1988: 406-411.
- Werner, D.I. 1997. Aprovechamiento racional de la Iguana verde. pp. 221-243. *In* J.G. Robinson & K.H. Redford (eds.). *Uso y Conservación de la Vida Silvestre Neotropical.* Fondo de Cultura Económica. México D.F.
- Zug, G.R. & A.S. Rand. 1987. Estimation of age in nesting female *Iguana iguana*: Testing skeletochronology in a tropical lizard. *Amphibia-Reptilia* 8: 237-250.

