



Crónica Forestal y del Medio Ambiente

Universidad Nacional de Colombia
Centro de Publicaciones

RECROFMA@PERSEUS.UNALMED.EDU.CO

ISSN 0122-0152

COLOMBIA

1998

Brian C. Bock / Vivian P. Páez / A. Stanley Rand

TEMPERATURAS DEL SUELO ATÍPICAS EN ÁREAS DE
ANIDACIÓN DE LA IGUANA VERDE (IGUANA IGUANA) EN
COLOMBIA Y PANAMÁ

Crónica Forestal y del Medio Ambiente, diciembre, vol. 13, número 1
Universidad Nacional de Colombia
Colombia



Red de Revistas Científicas de América Latina y El Caribe
Ciencias Sociales y Humanidades
<http://redalyc.uaemex.mx>

TEMPERATURAS DEL SUELO ATÍPICAS EN ÁREAS COMUNALES DE ANIDACIÓN DE LA IGUANA VERDE (*Iguana iguana*) EN COLOMBIA Y PANAMÁ

[BRIAN C. BOCK \(1\)](#)

[VIVIAN P. PÁEZ \(2\)](#)

[A. STANLEY RAND \(3\)](#)

Resumen

*La iguana verde (*Iguana iguana*) se diferencia de las otras iguanas en su capacidad de ocupar las áreas más húmedas del neotrópico. Sin embargo, aún en el bosque húmedo tropical, las hembras de la iguana verde generalmente exhiben el comportamiento típico de otras especies de la familia de anidar durante la estación seca en suelos que reciben la luz directa del sol. Los estudios de laboratorio sugieren que los huevos de la iguana verde requieren temperaturas de incubación cercanas a los 30 °C. En el presente estudio, presentamos evidencias obtenidas de dos poblaciones de iguana verde que demuestran que los requerimientos de incubación de esta especie no son tan limitados como se creía anteriormente. Una de las poblaciones de estudio se encuentra en la región del Amazonas Colombiano, en la cual esencialmente no hay estación seca. En promedio, cada dos días durante el período de incubación ocurren aguaceros considerables que disminuyen significativamente las temperaturas de los nidos. La segunda población habita el bosque húmedo de Panamá central, el cual experimenta una estación seca pronunciada. Sin embargo, la escasez de áreas expuestas para la anidación en esta zona, obliga a algunas hembras a anidar dentro del bosque, pero sólo en sitios que presentan pequeñas aperturas en el dosel a través de las cuales durante períodos cortos, el suelo recibe radiación solar directa. Se comparan los períodos y temperaturas de incubación, así como el éxito de eclosión de estos sitios de anidación en sombra, con sitios de anidación más típicos para la iguana verde.*

Palabras clave: *Iguana iguana*, Iguanidae, anidación, incubación, temperaturas, éxito de eclosión, biogeografía.

Abstract

*The green iguana (*Iguana iguana*) differs from other iguanas in its ability to inhabit mesic areas of the neotropics. Yet even in rain forest habitats, female green iguanas generally exhibit the behavior typical of the remaining species in the family of ovipositing during the dry season in soils which receive direct sunlight. Laboratory studies have suggested that green iguana eggs require incubation temperatures near 30 °C to successfully incubate. We present evidence obtained from two green iguana populations which demonstrates that the incubation requirements of this species are not as restrictive as previously believed. One population inhabits a region in the Colombian Amazon which essentially lacks a dry season. Measurable rains fall on average once every two days throughout the incubation period, significantly lowering nest temperatures. The second population inhabits rain forest in Panama which experiences a pronounced dry season. However, there is a scarcity of open areas for nesting in this area, so some females nest within the forest, but only at sites where small*

gaps in the canopy expose soils to short periods of direct sunlight each day. Incubation temperatures, incubation periods, and hatching success at these sites are compared to more typical green iguana nesting areas.

Keywords: *Iguana iguana*, Iguanidae, nesting, incubation, temperatures, hatching success, biogeography.

Introducción

La mayoría de las especies de iguanas (Familia Iguanidae *sensu* Frost & Etheridge 1989) son animales herbívoros y semiarbóreos que ocupan hábitats xéricos (Burghardt & Rand 1982). Sin embargo, la iguana verde (*Iguana iguana*) también ocupa regiones de mayor humedad en bosques densos, aunque los individuos por lo general permanecen en los bordes de éstos o en bosques ribereños (Bock *et al.* 1989, Rand *et al.* 1989). A lo largo de su distribución desde México hasta Brasil, la *Iguana iguana* se reproduce una vez al año; las hembras anidan durante la estación seca cuando los suelos están más tibios y el riesgo de inundación es bajo (Bock & Rand 1989, Casas-Andreu & Valenzuela-López 1984, Harris 1982, Klein 1982, Rand 1972, Rand & Greene 1982, Rodda 1990, van Marken Lichtenbelt & Albers 1993). En algunas poblaciones, las hembras adultas de las iguanas dejan sus ámbitos domésticos (*home range*) para hacer sus nidos en sitios de anidación comunal (Bock *et al.* 1985, 1989, Mora 1989, Rand 1968, Rand & Dugan 1983, Rodda & Grajal 1990), lo cual es una indicación que en estas áreas, los hábitats apropiados para la anidación son escasos (Weiwandt 1982). Los estudios de laboratorio han sugerido que cuando los huevos de *Iguana iguana* son incubados a temperaturas constantes, se requieren temperaturas cercanas a los 30 °C para un desarrollo embrionario exitoso (Licht & Moberly 1965, Packard *et al.* 1992, Phillips *et al.* 1990). Sin embargo, datos publicados sobre las temperaturas de los suelos de nidos naturales de *Iguana iguana* son limitados (Hirth 1963, Rand 1972).

En este artículo, presentamos evidencias obtenidas de dos poblaciones de *Iguana iguana* que muestran que esta especie es más flexible en términos de su ecología de anidación que lo que se pensaba previamente. Una de las poblaciones de estudio, habita la región de la Amazonia Colombiana, la cual esencialmente carece de una estación seca. En el Parque Nacional Natural Cahuinarí (1 24' S, 70 43' O), las iguanas habitan el bosque de várzea a lo largo del río Caquetá, que inunda sus playas cada año desde aproximadamente el mes de mayo hasta septiembre, y aunque el nivel del río decae durante los meses siguientes, debido principalmente a la reducción en las lluvias en la región de los Andes (Duivenvoorden & Lips 1993), y por lo tanto se forman playas apropiadas para la anidación de la iguana durante estos meses, las lluvias locales continúan durante todo el período de incubación y hay años en que ocasionan la inundación de las playas (Duivenvoorden & Lips 1993, Medem 1960, 1969, Páez & Bock 1997, 1998, von Hildebrand *et al.* 1988).

La segunda población de iguanas estudiada, habita el bosque húmedo adyacente al Lago Gatún en el Monumento Natural de Barro Colorado (MNBC; Leigh & Wright 1990) en Panamá central (10° 14' N, 79° 50' O). En esta área, cada año hay una estación seca pronunciada desde diciembre hasta mayo (Deitrich *et al.* 1982), pero no se forman playas típicas a lo largo de las orillas de este reservorio artificial. Adicionalmente, los sitios de claros dentro el bosque son escasos debido al estatus de protección del bosque dentro de la reserva. Se ha demostrado que las hembras de esta población migran distancias considerables para anidar en agregaciones en los pocos claros artificiales disponibles (Bock *et al.* 1985, 1989, Bock & Rand 1989, Rand 1968, Rand *et al.* 1989). Reportamos en este estudio que en esta zona las hembras de *Iguana iguana* anidan exitosamente dentro del bosque, en áreas del suelo bajo la sombra, si éstas poseen condiciones microclimáticas apropiadas.

Durante los períodos de incubación de 1987 y 1988, estudiamos la ecología de anidación de la iguana verde en tres sitios típicos de anidación comunal localizados en claros expuestos al sol, así como en tres áreas atípicas de anidación localizadas dentro del bosque en el MNBC en Panamá. En 1994, estudiamos tres sitios de anidación comunal de la *Iguana iguana* en una playa localizada en una isla cercana a la confluencia de los ríos Caquetá y Cahuinarí en Colombia, en donde ocurren lluvias considerables casi a diario durante las semanas en que los nidos de las iguanas se encuentran incubando (Duivenvoorden & Lips 1993, Pez & Bock 1997, 1998). Para todos los sitios, reportamos información sobre las temperaturas del suelo a la profundidad de los nidos, estimaciones sobre los períodos de incubación, niveles relativos del éxito de eclosión y discutimos estos resultados en términos de la ecología de anidación de este reptil tropical amenazado con la extinción y de amplia distribución e importancia económica.

Métodos

Para contar con una fuente de comparación apropiada sobre las temperaturas de los suelos de sitios de anidación típicos en claros expuestos, reportamos aquí datos obtenidos desde el 21 de abril hasta el 3 de mayo de 1983 en un área de anidación comunal de iguanas localizada en la pequeña isla de Slothia (Rand 1968) en el MNBC. Las temperaturas del suelo fueron registradas cada hora a una aproximación de 0,5 °C con un "datalogger" marca Omnidata con sensores enterrados a una profundidad de 12 y 25 cm (la profundidad de los nidos de iguana en este sitio varía desde 20 hasta 50 cm; Rand & Dugan 1980). Los datos obtenidos fueron comparados con lecturas tomadas cada hora de la temperatura del aire y la radiación solar, así como información sobre los niveles de precipitación diaria, obtenidos aproximadamente a 400 m de distancia en la isla de Barro Colorado.

Durante los períodos de incubación 1987 y 1988, registramos temperaturas del suelo a la profundidad de los nidos en seis sitios de anidación comunal en el MNBC; tres de estos sitios fueron localizados en claros expuestos al sol y tres localizados en áreas con sombra dentro del bosque. Cinco de estos sitios se hallan en pequeñas islas en el Lago Gatún (Figura 1), las cuales ofrecen a las iguanas y a sus nidos una mayor protección contra los depredadores mamíferos (Rand & Robinson 1969; Drummond 1983). Por razones comparativas, también registramos las temperaturas del suelo en tres áreas dentro del bosque cerca a las orillas del lago, también con sombra, pero que no presentaron actividad de anidación (Figura 1).

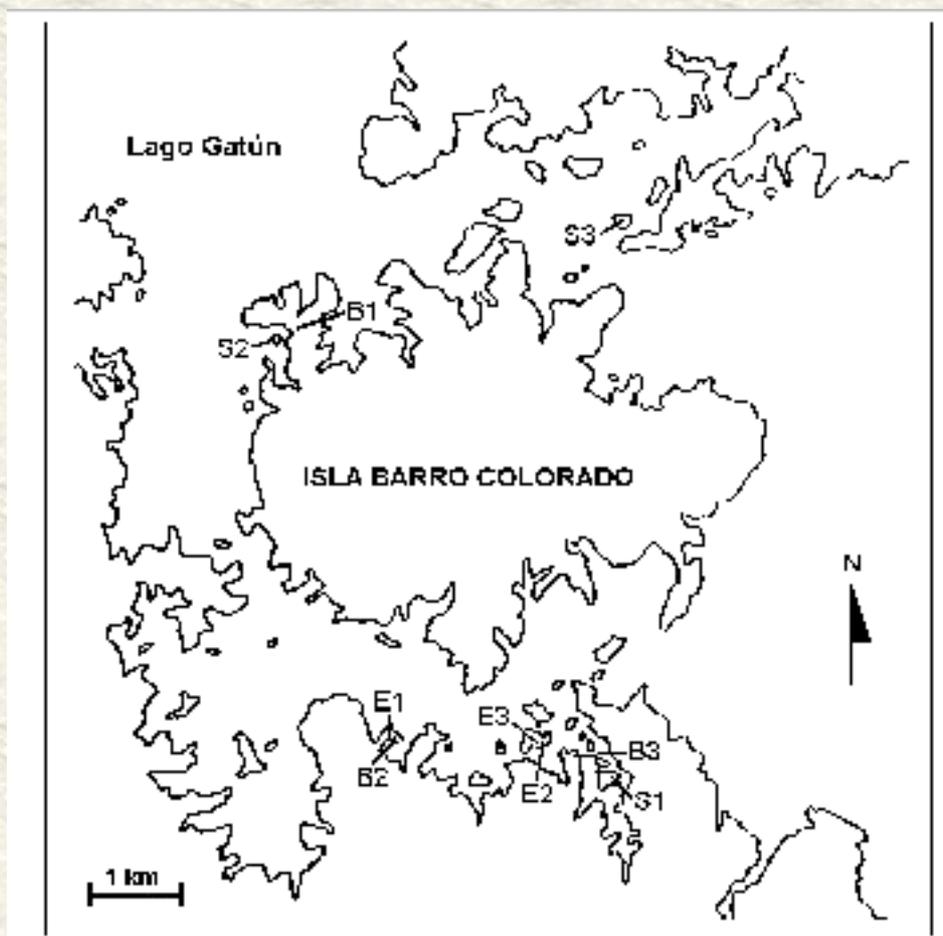


Figura 1. Ubicación de los tres sitios de anidación en claros expuestos (E), los tres sitios de anidación dentro del bosque con sombra (S), y los sitios en el bosque sin anidación (B) estudiados en el MNBC en Panamá.

En estos dos años, las temperaturas del suelo fueron registradas en todos estos sitios mediante la inserción de un tubo de acero de 30 cm en el suelo, el cual contenía una barra metálica. La barra metálica era retirada para permitir la introducción de un termosensor de tipo cobre-constantan dentro del tubo, y así poder colocarlo en contacto con el suelo. Las temperaturas del suelo fueron registradas a una proximidad de 0,1 °C utilizando un termómetro digital. Delimitamos el sitio de la lectura dentro de una área de 25 m² dentro del área donde se llevaba a cabo la actividad de anidación. En 1987 registramos las temperaturas del suelo una vez cada día entre las 08:00 a las 17:00 horas durante 49 o más días, entre el final de la actividad de anidación (15 de marzo) y el final de la estación de eclosión (30 de mayo). Debido a que los cambios en la temperatura del suelo entre un día y otro son pequeños, realizamos visitas menos frecuentes en 1988 (20 o más visitas por sitio durante el mismo período de 77 días, aproximadamente tres días entre cada lectura).

Cada año, cuantificamos la cantidad de cobertura de bosque en los sitios de anidación expuestos, en los sitios de anidación con sombra, y en los sitios dentro del bosque en donde las iguanas no anidaron, mediante el análisis de fotografías hemisféricas del dosel. Utilizamos un programa de computador (Becker *et al.* 1989) para digitar las fotografías y calcular el porcentaje de la apertura del dosel. También calculamos el porcentaje de radiación solar directa que llegaba al suelo durante estas fechas, de acuerdo con la altitud solar conocida y el azimut durante este período.

En Colombia se midieron las temperaturas del suelo a la profundidad de los nidos en tres sitios de anidación comunal, sobre la playa que emergió en el mes de diciembre de 1993 en el punto noroccidental de la isla localizada en la confluencia de los ríos Caquetá y Cahuarí. Obtuvimos las

temperaturas del suelo mediante la inserción de un termosensor rígido de tipo cobre-constantan a una profundidad de 30 cm dentro de la arena y registramos la temperatura con una aproximación de 0,1 °C, utilizando un termómetro digital y variando el sitio de la lectura cada vez dentro del área de actividad de las iguanas (de 10 a 25 m²). Registramos las temperaturas de los suelos de 1 a 5 veces al día entre las 07:30 y 17:30 durante 40 de los 61 días del período entre el fin de la anidación de las iguanas (20 de enero de 1994) hasta el comienzo de la eclosión de los neonatos (21 de marzo de 1994). No obtuvimos fotografías hemisféricas de estos sitios claramente expuestos, pero es probable que el porcentaje de radiación solar que alcanza la superficie del suelo fuese comparable a la de los sitios de anidación típicos (claros expuestos) estudiados en Panamá, ya que en ambos la incidencia del sol sobre el suelo es directa. Los datos sobre la precipitación en la región durante el período de incubación fueron obtenidos en el pueblo mas cercano, localizado 200 km hacia el sudeste desde el parque.

En los sitios de anidación comunal, la complejidad del sistema de los túneles desarrollados por las hembras (Mora 1989, Rand & Dugan 1983) hace imposible la asociación de los neonatos emergentes con un nido en particular (Burghardt *et al.* 1977, Drummond & Burghardt 1982), especialmente porque los neonatos de cada nido elaboran su propio túnel de emergencia hacia la superficie, en vez de excavar nuevamente los túneles utilizados por las hembras anidantes (Rand & Dugan 1983). Sin embargo, mediante la colocación diaria de un tapón de icopor sobre cada hueco de emergencia que iban elaborando los neonatos antes de retirarnos de los sitios de anidación, fue posible estimar el número de veces que el tapón fue retirado por otros neonatos emergentes del mismo nido. Este procedimiento nos permitió tener una idea de la tasa de eclosión relativa en cada uno de los sitios de postura.

Para obtener estimaciones sobre la duración del período de incubación en las áreas expuestas y sombreadas en Panamá, registramos las fechas en que la primera y última hembra anidaron, así como las fechas en que los primeros y últimos neonatos emergieron de cada sitio de anidación. Las estimaciones de los períodos entre la anidación y la eclosión se calcularon como el número de días entre el punto medio de la actividad de anidación y el punto medio de la actividad de eclosión en cada sitio. En Colombia no fue posible obtener estas mismas estimaciones ya que la anidación había comenzado antes de nuestra primera visita a los sitios, y para las fechas en que el río inundó las áreas de anidación, aún no había culminado la época de eclosión.

Resultados

Los valores de los cambios de la temperatura del suelo durante cada hora obtenidos del sitio de anidación comunal en el claro de la isla de Slothia, demostraron que los rangos de variación de la temperatura del suelo son mínimos y sufren un retraso en comparación a las variaciones diarias de la temperatura ambiente (Figura 2). Las temperaturas del suelo tomadas a nivel de los nidos presentaron un promedio de 32,3 °C; en días con lluvias fuertes este promedio disminuyó a 29,8 °C y los ciclos diarios en las temperaturas, tanto la ambiental como la del suelo, se hicieron indeterminables (Figura 3).

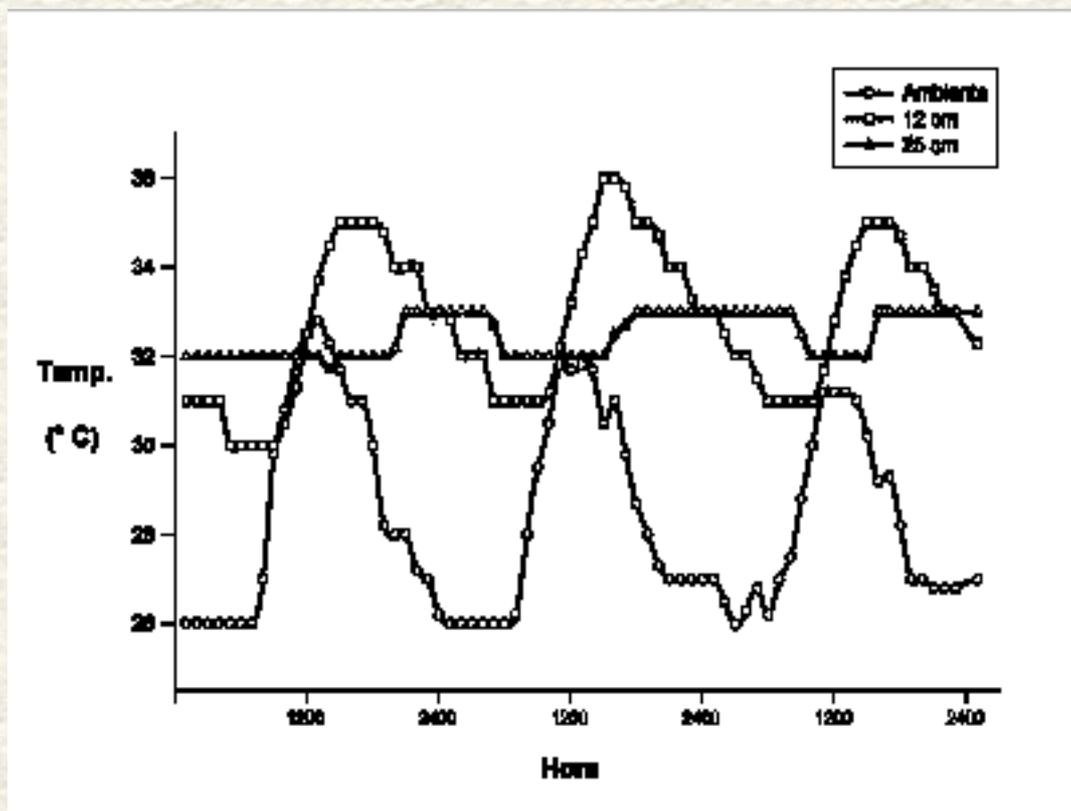


Figura 2. Variación en la temperatura ambiental y la temperatura del suelo a 12 y 25 cm de profundidad en un sitio de anidación en claro expuesto en Panamá, registrados cada hora durante un período representativo de tres días.

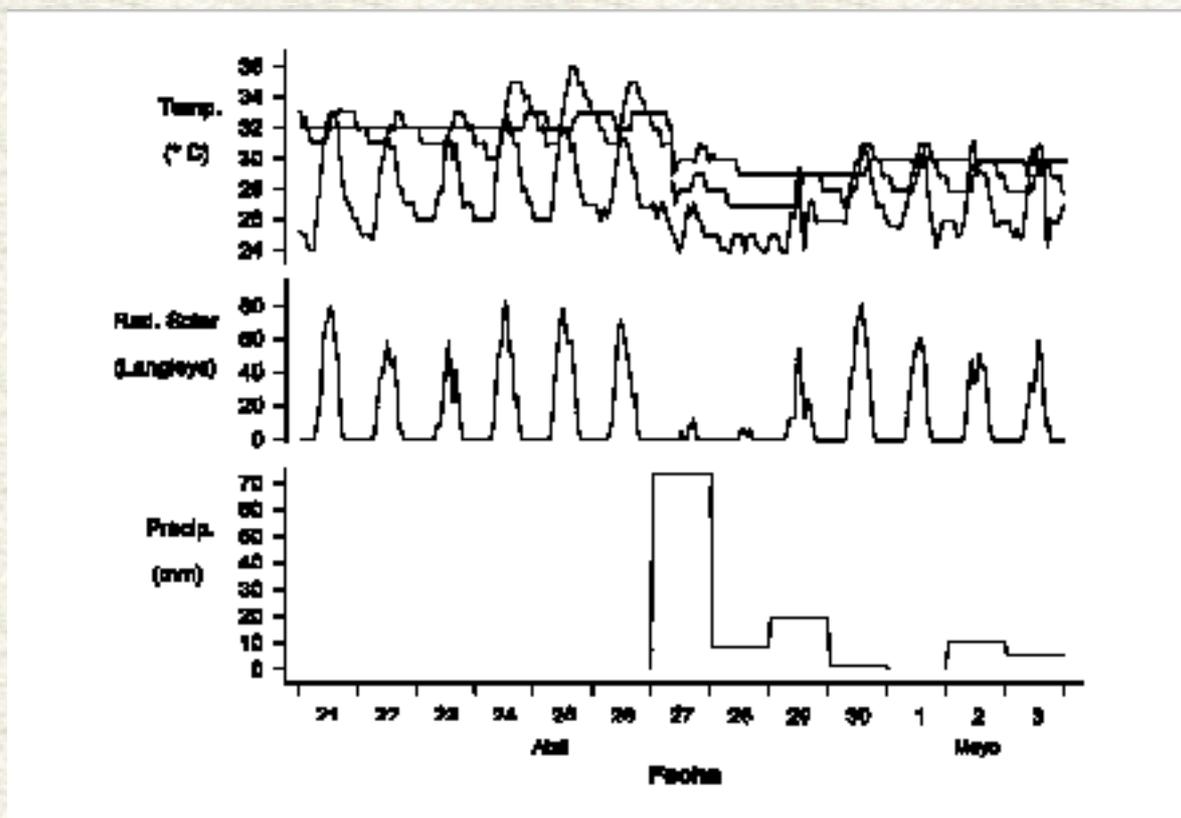


Figura 3. Variación diaria en las temperaturas del suelo (a 12 y 25 cm), temperatura del aire, radiación solar y precipitación en un sitio de anidación en claro expuesto en Panamá.

Los sitios dentro del bosque en Panamá en donde las iguanas anidaron, presentaron temperaturas de suelo que fueron intermedias con respecto a aquellas registradas en otros sitios del bosque sin

anidación y las temperaturas registradas en sitios típicos de anidación localizados en claros expuestos (Tabla 1). Los promedios de la temperatura del suelo fluctuaron durante el curso de la estación de anidación, decayendo como consecuencia de las lluvias y aumentando nuevamente después de varios días sin las mismas (Figura 4). En Colombia, aunque la playa alcanzó un tamaño considerable cuando el nivel del río fue bajo, las iguanas limitaron sus actividades de anidación a la parte mas alta de la playa, cerca al borde del bosque, aproximadamente a 3 m de altura cuando el nivel del río estaba en su punto mas bajo. Dos de los sitios de anidación localizados sobre esta playa, presentaron temperaturas a nivel de los nidos comparables a aquellas documentadas en los sitios de anidación dentro del bosque en Panamá. El tercer sitio en Colombia presentó temperaturas significativamente mas bajas, semejantes a aquellas registradas en los sitios dentro del bosque en Panamá en donde las iguanas no anidaron (Figura 5). Aparentemente, las frecuentes lluvias durante el período de incubación en esta parte del Amazonas, impiden el incremento gradual de las temperaturas del suelo en las profundidades del nido (Figura 6), evidente en los datos de los sitios en Panamá.

Tabla 1. Promedios de la temperatura del suelo a 30 cm (y los rangos de los valores registrados) en los tres sitios de anidación en claros expuestos, en los tres sitios de anidación en áreas con sombra dentro del bosque, y en los tres sitios dentro del bosque sin actividad de anidación estudiados en Panamá.

Áreas	Sitios	Año	
		1987	1988
Bosque sin anidación	B1	26,8 (26,0-27,7)	26,9 (26,3-27,6)
	B2	26,8 (25,9-27,7)	27,1 (26,3-27,7)
	B3	27,1 (26,1-29,3)	27,3 (26,3-28,4)
Bosque con actividad de anidación	S1	28,2 (26,9-29,8)	28,6 (27,9-29,1)
	S2	29,1 (27,4-31,2)	28,3 (26,7-29,2)
	S3	29,4 (27,7-31,6)	30,0 (28,7-31,6)
Anidación en claros expuestos	E1	30,2 (27,8-32,7)	31,2 (29,0-33,1)
	E2	30,4 (28,1-33,3)	31,2 (29,6-33,4)
	E3	31,0 (27,9-33,8)	31,1 (29,6-32,4)

Los análisis de las fotografías hemisféricas de estos sitios en Panamá revelaron que los tres sitios de anidación localizados en áreas con sombra dentro del bosque, son intermedios en comparación a los sitios de anidación en claros expuestos y a los sitios dentro del bosque sin anidación, en términos tanto de la apertura del dosel, como del porcentaje estimado de radiación solar directa que llega al suelo. Cada uno de los sitios de anidación dentro del bosque presentó pequeñas aperturas en el dosel, las cuales aunque no estaban directamente sobre el sitio de anidación, sino en una posición adyacente,

permitían la entrada directa del sol sobre los mismos durante una parte del día.

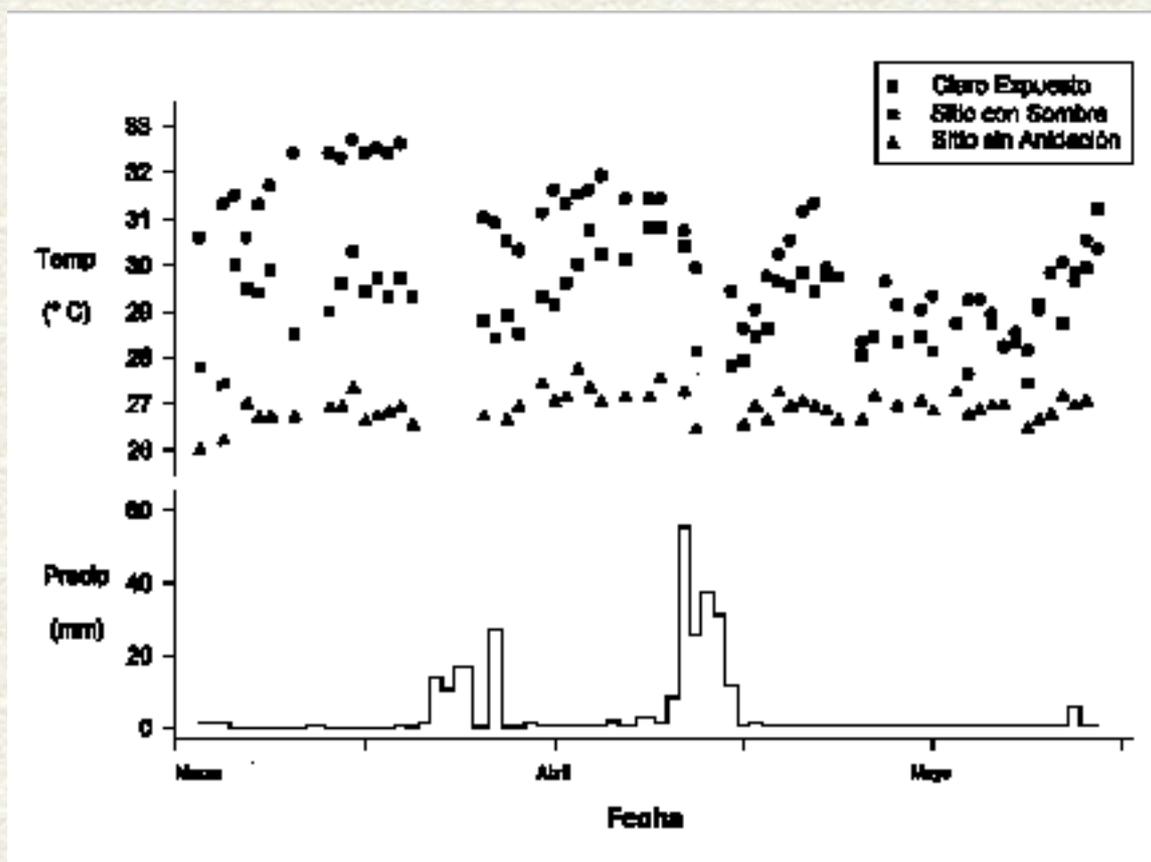


Figura 4. Precipitación y temperaturas del suelo diarias registradas a una profundidad de 30 cm en un sitio de anidación en claro expuesto (E2), un sitio de anidación con sombra (S2) y un área en el bosque sin anidación (B1) durante el período de incubación de 1987.

Tabla 2. Porcentaje de apertura del dosel y porcentaje estimado de radiación directa diaria en los tres sitios de anidación en claros expuestos, en los tres sitios de anidación en las áreas dentro del bosque, y en los tres sitios dentro del bosque sin actividad de anidación estudiados en Panamá.

Áreas	Sitios	Año			
		1987	1988		
		Apertura del dosel (%)	Radiación solar (%)	Apertura del dosel (%)	Radiación solar (%)
Bosque sin anidación	B1	0,5	0,5	0,6	0,7
	B2	1,4	3,2	1,2	3,9
	B3	1,4	2,8	0,9	0,5
Bosque con actividad de anidación	S1	3,1	10,8	2,1	5,1
	S2	2,5	8,9	1,4	4,0
	S3	3,4	9,2	2,0	3,6
Anidación en claros expuestos	E1	49,3	69,3	45,4	66,8
	E2	25,6	55,0	27,0	54,9
	E3	44,5	65,1	31,4	63,0

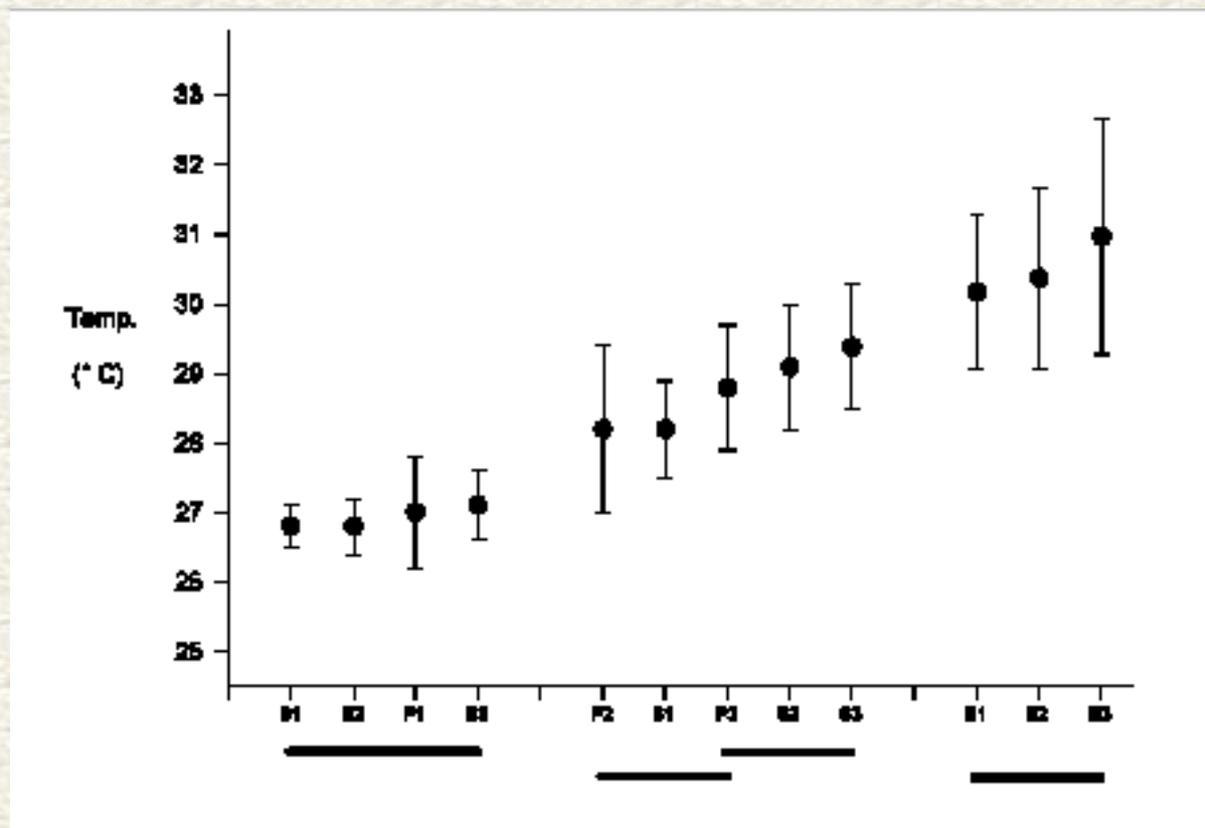


Figura 5. Comparación del promedio de temperaturas del suelo a 30 cm de profundidad (± 1 desviación estándar) registrados en 1987 en Panamá (sitios de anidación en claros expuestos = E, con sombra = S y sitios en el bosque sin anidación = B) vs. aquellos registrados en 1994 en la playa de anidación en Colombia (= P). Las barras indican los promedios que no son significativamente diferentes (prueba de comparaciones múltiples de Scheffé, $\alpha = 0,05$).

En 1987, uno de los sitios de estudio expuestos al sol en donde el bosque había sido talado tan solo tres años atrás, presentó poca actividad de anidación. En contraste, en los otros sitios, hubo una substancial actividad de anidación y cada sitio presentó seis o más túneles de entrada, los cuales se interconectaban al sistema complejo de anidación elaborado por las iguanas (Mora 1989, Rand & Dugan 1983). Sin embargo, sólo tres de estos sitios (dos sitios con sombra y un sitio expuesto) produjeron un número substancial de neonatos. Por ejemplo, en los dos sitios que fueron encerrados con cercas de aluminio antes del comienzo de la eclosión (sitios S1 y E2), se lograron capturar 378 y 570 recién nacidos, respectivamente. En 1988, un número limitado de hembras anidaron en el claro recientemente establecido, así como en otro de los sitios expuestos que había sido ampliamente utilizado por las iguanas en el año anterior. Todos los sitios restantes presentaron tanto una alta actividad de anidación y como de eclosión.

En Colombia, encontramos un sistema similar de túneles complejos en uno de los tres sitios (P3); y la anidación fue menos frecuente en los otros dos lugares. Para la época en que el río inundó la playa después de aproximadamente 90 días de incubación, muchos neonatos habían ya emergido del sitio principal, pero sólo comenzaba la eclosión en las otras dos áreas.

En Panamá, los períodos de incubación estimados presentaron un rango entre 63 y 92 días, pero no determinamos diferencias significativas entre los sitios con sombra dentro del bosque y los sitios en claros expuestos, en cuanto a estos períodos (Tabla 3; Prueba U de Mann-Whitney, $P > 0,10$). Tampoco

encontramos una relación significativa entre el período de incubación y el promedio de la temperatura del suelo registrada en estos sitios (Spearman $r = -0,06$, $P > 0,10$).

Tabla 3. Períodos medios estimados entre la anidación y la eclosión y tasas de éxito de eclosión en los tres sitios de anidación en claros expuestos y en los tres sitios de anidación con sombra estudiados en Panamá.

Áreas	Sitios	1987		1988	
		Períodos medios (días)	Túneles de emergencia abiertos	Períodos medios (días)	Túneles de emergencia abiertos
Bosque con actividad de anidación	S1	81	18	82	31
	S2	70	6	86	11
	S3	74	24	63	26
Anidación en claros expuestos	E1	91	2	63	5
	E2	79	38	82	106
	E3	78	5	92	1

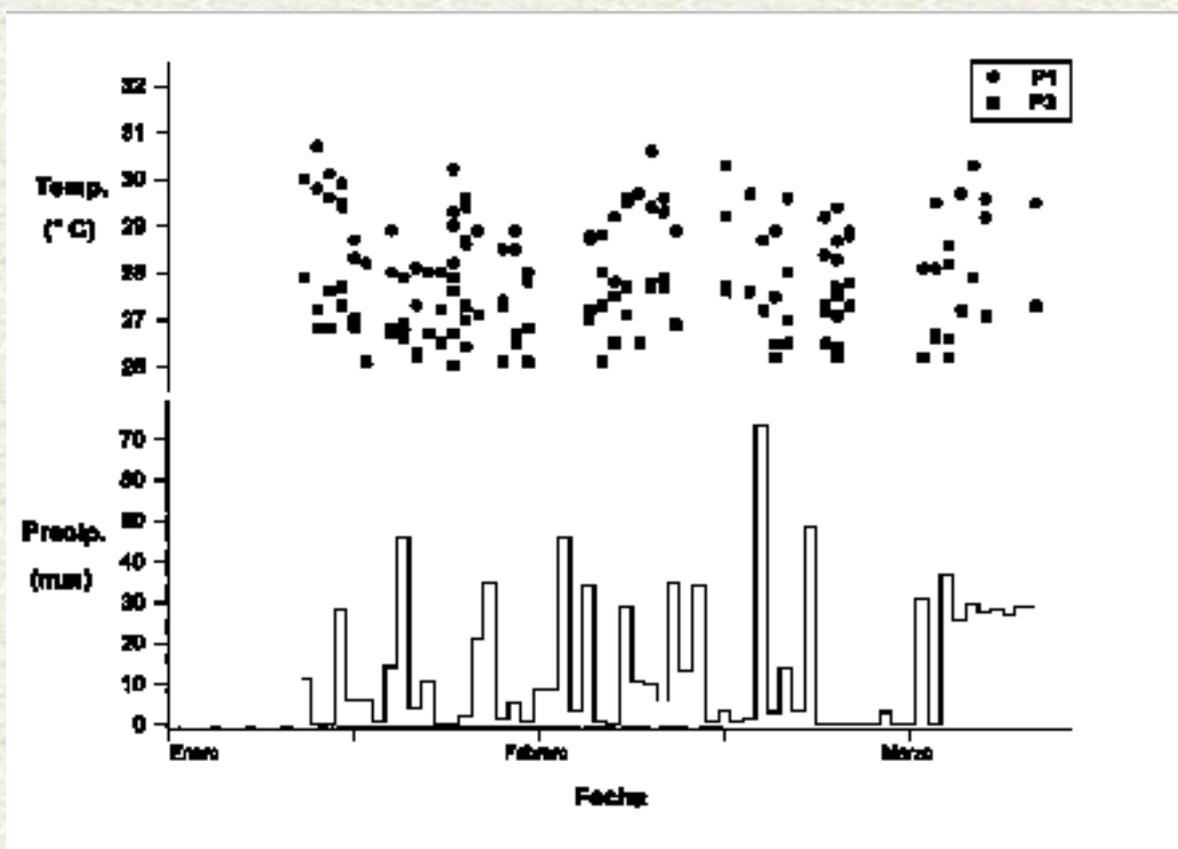


Figura 6. Temperaturas diarias del suelo registradas a 30 cm de profundidad en dos de los tres sitios de anidación en 1994 (P1 y P3) sobre la playa en Colombia (el sitio P2 presentó temperaturas intermedias en comparación con los otros dos) y registros de precipitación diaria registrados en el pueblo más cercano, aproximadamente a una distancia de 200 km.

Discusión

Usualmente, los estudios de laboratorio con huevos de reptiles han encontrado una correlación negativa entre la temperatura que los huevos experimenten durante su desarrollo y la duración del período de incubación, es decir que los periodos de incubación se prolongan a medida que la temperaturas en los nidos sean más bajas (Choo & Chou 1987, Ewert 1979, Hubert 1985, Packard *et al.* 1977, 1989, Packard & Packard 1988, Sexton & Marion 1974, Shine 1983). Sin embargo, no es extraño que en este estudio no se hayan encontrado períodos de incubación significativamente más largos en los sitios de anidación con sombra, a pesar que el promedio de la temperatura del suelo que registramos en estos sitios fue más bajo. Primero, los métodos utilizados para estimar los períodos de incubación fueron necesariamente una aproximación. Por otra parte, debido a que las temperaturas de incubación van a variar dependiendo de la fecha en la estación en que se lleve a cabo la postura (Figura 4), la fecha en que una hembra desove afecta la duración de la incubación de su nidada. En los sitios de agregación de anidación de las iguanas verdes, por lo general las hembras compiten entre ellas por el acceso a los túneles parcialmente construidos (Bock & Rand 1989, Rand & Rand 1976), por lo tanto, las hembras que llegan a un sitio de anidación durante el pico de la actividad de desove podrían tener que esperar más tiempo antes de poder desovar (porque invierten más tiempo luchando). Presumiblemente, como consecuencia de la variación en el tiempo en que los huevos son retenidos dentro de la hembra antes que esta desove, pueden explicarse las diferencias hasta de 12 días en los períodos de incubación entre nidadas de hembras colocadas en la misma fecha e incubados bajo condiciones artificiales idénticas (D. Werner, com. pers.). Finalmente, los sitios de anidación de la *Iguana iguana* que se estudiaron en esta investigación difieren en términos de las características del suelo (Páez & Bock 1989), y por lo tanto probablemente también difieren en términos de otros factores que se conoce afectan los períodos de incubación de los huevos de reptiles, como por ejemplo los potenciales hídricos en el suelo (Packard *et al.* 1982, 1989, Paukstis *et al.* 1984, Werner 1988) y los procesos de difusión de gases en el medio (Ackerman 1980, 1981).

Este estudio demuestra que, aún en los sitios de anidación de *Iguana iguana* que presentan temperaturas de incubación bajas, por ejemplo en las regiones de lluvias frecuentes en Colombia o en los sitios de anidación con sombra en Panamá, los huevos mostraron un éxito de incubación considerable. Solamente en dos sitios registramos un número limitado de neonatos eclosionados a pesar de una alta actividad de anidación durante el año; uno de estos sitios fue un área de anidación expuesta típica y el otro un sitio con sombra en el bosque. Estudios previos han mostrado que el éxito de eclosión en un año, varía aún entre sitios de anidación típicos expuestos directamente a la radiación solar (Rand & Dugan 1980), y también entre diferentes años para un mismo sitio (Bock & Rand 1989). Nuestros resultados sugieren que esta variabilidad en las tasas de éxito de eclosión no siempre se relaciona con las diferencias que se presentaron en las temperaturas del suelo entre los sitios o entre los años.

Este es el primer reporte de una especie de Iguanido del Nuevo Mundo anidando dentro del bosque, pero los resultados de los análisis de las fotografías del dosel indican que los sitios de anidación con sombra tampoco presentaron un microhábitat típico del sotobosque. En contraste, las temperaturas del suelo en estos sitios fueron mayores en comparación a las temperaturas del suelo en otros lugares dentro del bosque sin anidación, debido a la presencia de pequeñas aperturas estratégicas en el dosel que permitían la entrada directa de la radiación solar durante parte del día. En los claros expuestos donde hubo anidación comunal, las hembras adultas invirtieron un tiempo considerable en la exploración del área antes de comenzar el proceso de excavación de los túneles (Rand 1968, Burghardt *et al.* 1986). En ciertas especies de tortugas, hay evidencias que las hembras son capaces de determinar las condiciones térmicas del suelo durante el proceso de selección del sitio de ovoposición

(Stoneburner & Richardson 1981, Schwartzkopf & Brooks 1987). Parece posible que las iguanas verdes también son capaces de localizar y utilizar los sitios dentro del bosque que cumplen con los requerimientos para la incubación, por lo menos en Panamá en donde sitios expuestos típicos de anidación son escasos a causa de las actividades humanas. Sin embargo, en este estudio documentamos que en otras áreas sin este tipo de perturbación, como por ejemplo en el Parque Nacional Natural Cahuinarí en la Amazonia Colombiana, los huevos de la iguana verde se incuban exitosamente en condiciones microclimáticas que antes se pensaban inapropiadas para el desarrollo embriológico.

Los ocho géneros actualmente reconocidos de la familia Iguanidae probablemente descendieron de un ancestro xerofítico y semiarbóreo en Mesoamérica antes del Mioceno (Burghardt & Rand 1982, Gorman *et al.* 1971). A pesar de sus habilidades como colonizadores de islas distantes en el Caribe y el Pacífico, y a pesar de la presencia de tierra continental que conecta Centro y Sur América desde el Pleistoceno hasta el presente, solamente la *Iguana iguana* ha invadido exitosamente las regiones méxicas de Sur América. Tal vez la capacidad de la *Iguana iguana* de incubar exitosamente sus huevos en condiciones más frías ha contribuido a que esta especie mantenga hoy en día uno de los rangos de distribución más amplios de cualquier reptil neotropical.

Durante las últimas dos décadas, se han realizado muchas investigaciones con huevos de cocodrilos y tortugas, principalmente para estudiar el fenómeno de DST (determinación sexual dependiente de la temperatura; para mayores referencias ver Ewert & Nelson 1991, Paukstis & Janzen 1990, Janzen & Paukstis 1991). Los estudios del laboratorio han mostrado que en muchas especies, los huevos incubados a temperaturas constantes por encima de la temperatura llamada pivotal se desarrollan como individuos de un sexo y los huevos incubados a temperaturas constantes debajo de esta temperatura se desarrollan como individuos del sexo opuesto. Sin embargo, poder predecir el sexo de los individuos incubados en nidos naturales que experimenten fluctuaciones en las temperaturas de incubación ha sido más problemático. Los modelos y datos de campo sugieren que la proporción de tiempo que los huevos estén expuestos a temperaturas superiores a la pivotal son un mejor indicador de cual va a ser la proporción sexual de la nidada en vez de simplemente estimar dicha proporción de acuerdo con el promedio de la temperatura del nido (Georges 1989, Schwarzkopf & Brooks 1985, Valenzuela *et al.* 1997).

Los herpetólogos interesados en determinar los límites de tolerancia térmica de huevos de especies de reptiles que no exhiben DST deberían beneficiarse de las experiencias obtenidas por las investigaciones sobre especies con DST. Aunque la variación diaria en las temperaturas de los nidos naturales de la *Iguana iguana* parecen no ser considerables, los estudios futuros de huevos incubados naturalmente de especies que anidan cerca a la superficie deben cuantificar no solamente el promedio de la temperatura sino la extensión de la variación de la misma alrededor del promedio. Los límites en la distribución de algunas especies de reptiles podrían explicarse mejor en términos de la cantidad de tiempo absoluto en que los huevos están expuestos a temperaturas superiores a la crítica durante el período de incubación, en vez de simplemente considerar el promedio de temperaturas que se mantiene dentro del nido en un área determinada.

Agradecimientos

La investigación en Panamá fue financiada por una beca de Smithsonian Scholarly Studies otorgada a ASR y una beca otorgada a BCB por la Fundación W. Alton Jones. El trabajo de investigación en Colombia fue financiado por becas otorgadas a VPP y BCB por el Fondo Colombiano de Investigaciones Científicas y Proyectos Especiales "Francisco José de Caldas" - Colciencias, la Wildlife Conservation Society, y la Sophie Danforth Conservation Fund del Roger Williams Park Zoo

y la Rhode Island Zoological Society.

Agradecemos al programa de Smithsonian Environmental Studies por facilitarnos los datos meteorológicos de Panamá, a A. Smith, K. Hogan, N. Grieg, y D. Valencia por permitirnos el acceso y ayudarnos con los análisis de las fotografías del dosel, a D. Werner por acceso a datos no publicados y discusiones determinantes para el proyecto, a A. Ortega, N. Pérez, y C. Miraña por ayudarnos con el trabajo de campo en Colombia, al Department of Biological Sciences de Ohio University como a la Fundación Natura por el apoyo institucional durante el transcurso de la investigación en Colombia, y a nuestros colegas Fernando Castro y Olga Victoria Castaño por sus valiosos comentarios al manuscrito.

Referencias bibliográficas

- ACKERMAN, R.A. 1980. Physiological and ecological aspects of gas exchange by sea turtle eggs. *Amer. Zool.*, 20:575-583.
- ACKERMAN, R.A. 1981. Growth and gas exchange of embryonic sea turtles (*Chelonia*, *Caretta*). *Copeia*, 1981:757-765.
- BECKER, P., D.W. ERHART, & A.P. SMITH. 1989. Analysis of forest light environments. Part I. Computerized estimation of solar radiation from hemispherical canopy photographs. *Agricult. Forest. Meteorol.* 44:217-232.
- BOCK, B.C., A.S. RAND, & G.M. BURGHARDT. 1985. Seasonal migration and nesting site fidelity in the green iguana. Pp. 435-443 *En: Migration: Mechanisms and Adaptive Significance* (M.A. Rankin, ed.). University of Texas Marine Science Institute, Port Aransas, Texas.
- BOCK, B.C. & A.S. RAND. 1989. Factors influencing nesting synchrony and hatching success at a green iguana nesting aggregation in Panama. *Copeia*, 1989:978-986.
- BOCK, B.C., A.S. RAND, & G.M. BURGHARDT. 1989. Nesting season movements of female green iguanas (*Iguana iguana*) in Panama. *Copeia*, 1989:214-216.
- BURGHARDT, G.M, H.W. GREENE, & A.S. RAND. 1977. Social behavior in hatchling green iguanas: Life at a reptile rookery. *Science*, 195:689-691.
- BURGHARDT, G.M. & A.S. RAND. 1982. Introduction. Pp. 1-4. *En: Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation* (G.M. Burghardt & A.S. Rand, eds.). Noyes Publ., Park Ridge, New Jersey.
- BURGHARDT, G.M., B.A. ALLEN, & H. FRANK. 1986. Exploratory tongue flicking by green iguanas in laboratory and field. Pp. 305-321. *En: Chemical Signals and Vertebrates*, Vol. 4. (D. Duvall, D. Muller-Schwarze, & R.M. Silverstein, eds.). Plenum Press, New York.
- 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.
- CHOO, B.L. & L.M. CHOU. 1987. Effect of temperature on the incubation period and hatchability of *Trionyx sinensis* Weigmann eggs. *J. Herpetol.*, 21:230-232.
- DIETRICH, W.E., D.M. WINDSOR, & T. DUNNE. 1982. Geology, climate, and hydrology of Barro Colorado Island. Pp. 21-46. *En: The Ecology of a Tropical Forest* (E.G. Leigh, Jr., A.S. Rand, & D.M.

Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.

DRUMMOND, H. 1983. Adaptiveness of island nest-sites of green iguanas and slider turtles. *Copeia*, 1983:529-530.

DRUMMOND, H. & G.M. BURGHARDT. 1982. Orientation in dispersing hatchling green iguanas, *Iguana iguana*. Pp. 271-291. *En*: Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation (G.M. Burghardt & A.S. Rand, eds.). Noyes Publ., Park Ridge, New Jersey.

DUIVENVOORDEN, J.F. & LIPS, J.M. 1993. Ecología del Paisaje del Medio Caquetá. Estudios en la Amazonia Colombiana. Vol. 3. Bogotá, Colombia: Tropenbos, 301 pp.

EWERT, M.A. 1979. The embryo and its egg: Development and natural history. Pp. 333-413. *En*: Turtles: Perspectives and Research (M. Harless & H. Morlock, eds.). John Wiley and Sons, New York, New York.

EWERT, M.A. & C.E. NELSON. 1991. Sex determination in turtles: Diverse patterns and some plausible adaptive values. *Copeia*, 1991:50-68.

FROST, D.R. & R. ETHERIDGE. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 81:1-65.

GEORGES, A. 1989. Female turtles from hot nests: Is it duration or proportion of development at high temperatures that matters?. *Oecologia*, 81:323-328.

GORMAN, G.C., A.C. WILSON, & M. NAKANISHI. 1971. A biochemical approach towards the study of reptilian phylogeny: Evolution of serum albumin and lactic dehydrogenase. *Syst. Zool.*, 20:167-185.

HARRIS, D.M. 1982. The phenology, growth, and survival of the green iguana, *Iguana iguana*, in northern Colombia. Pp. 150-161. *En*: Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation (G.M. Burghardt & A.S. Rand, eds.). Noyes Publ., Park Ridge, New Jersey.

HIRTH, H.F. 1963. Some aspects of the natural history of *Iguana iguana* on a tropical strand. *Ecology*, 44:613-615.

HUBERT, J. 1985. Embryology of the squamata. Pp. 3-34. *En*: Biology of the Reptilia. Vol. 15 (C. Gans & F. Billet, eds.). John Wiley and Sons, New York, New York.

JANZEN, F.J. & G.L. PAUKSTIS. 1991. Environmental sex determination in reptiles: Ecology, evolution and experimental design. *Quart. Rev. Biol.*, 66:149-179.

KLEIN, E.H. 1982. Reproduction of the green iguana (*Iguana iguana*) in the tropical dry forest of southern Honduras. *Brenesia*, 19/20:301-310.

LICHT, P. & W.R. MOBERLY. 1965. Thermal requirements for embryonic development in the tropical lizard *Iguana iguana*. *Copeia*, 1965:515-517.

LEIGH, E.G., JR. & S.J. WRIGHT. 1990. Barro Colorado Island and tropical biology. Pp. 28-47. *En*: Four Neotropical Rainforests (A.H. Gentry, ed.). Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.

MEDEM, F. 1960. Datos zoogeográficos y ecológicos sobre los Crocodylia y Testudinata de los ríos Amazonas, Putumayo y Caquetá. *Caldasia*, 8:341-351.

- MEDEM, F. 1969. Estudios adicionales sobre los Crocodylia y Testudinata del Alto Caquetá y río Caguan. *Caldasia*, 10:329-353.
- MORA, J.M. 1989. Eco-behavioral aspects of two communally nesting iguanines and the structure of their shared nesting burrows. *Herpetologica*, 45:293-298.
- PACKARD, G.C., C.R. TRACY, & J.J. ROTH. 1977. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos, and the evolution of viviparity within the class Reptilia. *Biol. Rev.*, 52:71-105.
- PACKARD, G.C. & M.J. PACKARD. 1988. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos. Pp. 524-605. *En: Biology of the Reptilia*. Vol. 16 (C. Gans & R.B. Huey, eds.). Alan R. Liss, Inc., New York.
- PACKARD, G.C., M.J. PACKARD, K. MILLER, & T.J. BOARDMAN. 1988. Effects of temperature and moisture during incubation on carcass composition of hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *J. Comp. Physiol.*, B158:117-125.
- PACKARD, G.C., M.J. PACKARD, & G.F. BIRCHARD. 1989. Sexual differentiation and hatching success by painted turtles incubating in different thermal and hydric environments. *Herpetologica*, 45:285-392.
- PACKARD, M.J., G.C. PACKARD, & T.J. BOARDMAN. 1982. Structure of eggshells and water relations of reptilian eggs. *Herpetologica*, 38:136-155.
- PACKARD, M.J., J.A. PHILLIPS, & G.C. PACKARD. 1992. Sources of mineral for green iguanas (*Iguana iguana*) developing in eggs exposed to different hydric environments. *Copeia*, 1992:851-858.
- PÁEZ, V.P. & B.C. BOCK. 1989. Differences in soil temperature and soil hardness at open and shaded green iguana nesting aggregations in Panama. Congreso de Ecología y Evolución del Medio-oeste, Abril 14-17 de 1989, Madison, Wisconsin.
- PÁEZ, V.P. & B.C. BOCK. 1997. Nesting ecology of the yellow-spotted river turtle in the Colombian Amazon. Pp. 219-224. *En: Proceedings: Conservation, Restoration, and Management of Tortoises and Turtles. An International Conference.* (J. Van Abbema, ed.). New York Turtle and Tortoise Society, New York, New York, USA.
- PÁEZ, V.P. & B.C. BOCK. 1998. Temperature effect on incubation period in the yellow-spotted river turtle, *Podocnemis unifilis*, in the Colombian Amazon. *Chel. Conserv. Biol.*, 3:31-36.
- PAUKSTIS, G.L. & F.J. JANZEN. 1990. Sex determination in reptiles: Summary of effects of constant temperatures of incubation on sex ratios of offspring. *Smithsonian Herpetological Information Service*, No. 83:1-28.
- 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. 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. & M.H. ROBINSON. 1969. Predation on iguana nests. *Herpetologica*, 25:172-174.
- RAND, A.S. & B.A. DUGAN. 1980. Iguana egg mortality within the nest. *Copeia*, 1980:531-534.

- RAND, A.S. & H.W. GREENE. 1982. Latitude and climate in the phenology of reproduction in the green iguana, *Iguana iguana*. Pp. 142-149. *En: Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation* (G.M. Burghardt & A.S. Rand, eds). Noyes Publ., Park Ridge, New Jersey.
- RAND, A.S. & B.A. DUGAN. 1983. Structure of complex iguana nests. *Copeia*, 1983:705-711.
- RAND, A.S., E. FONT, D. RAMOS, D.I. WERNER & B.C. BOCK. 1989. Home range in green iguanas (*Iguana iguana*) in Panama. *Copeia*, 1989:217-221.
- 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.
- SCHWARZKOPF, L. & R.J. BROOKS. 1985. Sex determination in northern painted turtles: Effects of incubation at constant and fluctuating temperatures. *Can. J. Zool.*, 63:2543-2547.
- SCHWARZKOPF, L. & R.J. BROOKS. 1987. Nest-site selection and offspring sex ratio in painted turtles, *Chrysemys picta*. *Copeia*, 1987:53-61.
- SEXTON, O.J. & K.R. MARION. 1974. Duration of incubation of *Sceloporus undulatus* eggs at constant temperature. *Physiol. Zool.*, 47:91-98.
- SHINE, R. 1983. Reptilian viviparity in cold climates: Testing the assumptions of an evolutionary hypothesis. *Oecologia*, 57:397-405.
- STONEBURNER, D.L. & J.I. RICHARDSON. 1981. Observations on the role of temperature in loggerhead turtle nest site selection. *Copeia*, 1981:238-241.
- VALENZUELA, N., R. BOTERO & E. MARTÍNEZ. 1997. Field study of sex determination in *Podocnemis expansa* from Colombian Amazonia. *Herpetologica*, 53:390-398.
- VAN MARKEN LICHTENBELT, W.D. & K.B. ALBERS. 1993. Reproductive adaptations of the green iguana on a semiarid island. *Copeia*, 1993:790-798.
- VON HILDEBRAND, P., C. SÁENZ, M.C. PEÑUELA, & C. CARO. 1988. Biología reproductiva y manejo de la tortuga Charapa (*Podocnemis expansa*) en el bajo río Caquetá. *Colombia Amazonica*, 3:89-112.
- WEIWANDT, T.A. 1982. Evolution of nesting patterns in iguanine lizards. Pp. 119-141. *En: Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation* (G.M. Burghardt & A.S. Rand, eds.). Noyes Publ., Park Ridge, New Jersey.
- 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.

[Inicio Documento](#)

[Tabla de Contenido](#)

¹ Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. A.A. 568, Medellín, Colombia. e-mail: bbock@perseus.unalmed.edu.co.

² Departamento de Biología, Universidad de Antioquia. A.A. 1226, Medellín, Colombia. e-mail: vpaez@matematicas.udea.edu.co. ³ Instituto de Investigaciones Tropicales Smithsonian. APDO 2072, Balboa, República de Panamá. e-mail: rand@gamboa.si.edu.
