

**ECOLOGÍA Y ESTRUCTURA DE UNA POBLACIÓN DE *Iguana iguana*
(SQUAMATA: IGUANIDAE) EN UN HÁBITAT ALTAMENTE INTERVENIDO DEL
MAGDALENA MEDIO COLOMBIANO**

ELIANA PATRICIA RAMOS PALLARES

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA**

2016

**ECOLOGÍA Y ESTRUCTURA DE UNA POBLACIÓN DE *Iguana iguana*
(SQUAMATA: IGUANIDAE) EN UN HÁBITAT ALTAMENTE INTERVENIDO DEL
MAGDALENA MEDIO COLOMBIANO**

ELIANA RAMOS PALLARES

**Trabajo de Grado presentado como requisito para optar al título de Magíster
en Biología**

VÍCTOR HUGO SERRANO CARDOZO

Director

MARTHA PATRICIA RAMÍREZ PINILLA

Codirectora

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

BUCARAMANGA

2016

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por todo su apoyo y comprensión.

A mis compañeros y amigos de Maestría Nathalia Quintero y Leonardo Meza.

A Leonardo Meza y Mauricio Torres por su tiempo, aportes realizados a este trabajo y su ayuda en las jornadas de campo.

A mis directores Víctor Hugo Serrano y Martha Patricia Ramírez por sus aportes, colaboración y paciencia durante el desarrollo de este proyecto.

Al Laboratorio de Biología Reproductiva de Vertebrados y al Laboratorio de Ecología de la Universidad Industrial de Santander por el apoyo logístico durante la fase de campo.

Al Club Miramar, especialmente a Nelly Ramírez, Édison y todos los trabajadores del campo de Golf.

Al Instituto de Investigación Alexander von Humboldt y a Ecopetrol por la financiación parcial de este proyecto.

A todas las personas que hicieron parte de la iniciativa Adopte su Logo:
Conservación de la Iguana Verde.

A los docentes y administrativos de la Escuela de Biología y a la Universidad
Industrial de Santander.

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	16
1 MATERIALES Y MÉTODOS.....	19
1.1 ÁREA DE ESTUDIO	19
1.2 MÉTODOS DE CAPTURA-RECAPTURA	20
1.3 DENSIDAD POBLACIONAL.....	22
1.4 ESTRUCTURA ETARIA.....	23
1.5 TASA DE CRECIMIENTO CORPORAL (TCC).....	23
1.6 REPRODUCCIÓN Y ANIDAMIENTO	23
1.7 ANÁLISIS DE DATOS	24
1.7.1 Estructura poblacional y densidad	24
1.7.2 Tasa de crecimiento corporal (TCC).....	26
1.7.3 Tasas de captura, supervivencia y crecimiento poblacional	27
1.7.4 Reproducción y anidamiento	28
2 RESULTADOS.....	28
2.1 ESTRUCTURA POBLACIONAL Y DENSIDAD.....	28
2.2 TASA DE CRECIMIENTO CORPORAL (TCC).....	36
2.3 TASAS DE MORTALIDAD Y SUPERVIVENCIA.....	39
2.4 REPRODUCCIÓN Y ANIDAMIENTO	40
3 DISCUSIÓN.....	44
3.1 ESTRUCTURA POBLACIONAL Y DENSIDAD.....	45

3.2	TASA DE CRECIMIENTO CORPORAL	47
3.3	TASAS DE MORTALIDAD Y SUPERVIVENCIA	49
3.4	CICLO REPRODUCTIVO.....	51
3.5	DEPREDACIÓN	57
CONCLUSIÓN		59
BIBLIOGRAFÍA		60

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio en Colombia.....	19
Figura 2. Precipitación mensual promedio y temperatura mensual mínima y máxima en el área de estudio.....	20
Figura 3. Técnica de colecta de individuos de <i>Iguana iguana</i> implementadas en este trabajo.....	21
Figura 4. Esquema de marcaje con cuentas plásticas y marcaje con tinta indeleble.....	22
Figura 5. Clases de edades establecidas en la población de <i>I. iguana</i>	29
Figura 6. Distribución mensual y tamaños (LRC) de individuos pertenecientes a las diferentes categorías de edades	30
Figura 7. Distribución por tamaño (LRC) de machos adultos (barras rojas) y hembras adultas (barras verdes) en la población.	31
Figura 8. Abundancias relativas para machos adultos, hembras adultas y juveniles de iguana por mes..	35
Figura 9. Tasas de crecimiento corporal observadas en función de la longitud rostro cloaca.	36
Figura 10. Comparación entre sexos del parámetro característico de crecimiento y el tamaño corporal asintótico estimado a partir del modelo de Von Bertalanffy.....	38

Figura 11. Curva de crecimiento calculada para la población de <i>Iguana iguana</i> .	39
Figura 12. Comportamientos observados durante la estación reproductiva.....	40
Figura 13. Distribución mensual de los estados reproductivos de las hembras en la población de <i>I. iguana</i> .	41
Figura 14. Masa corporal promedio en kilogramos de hembras adultas pertenecientes a los estados reproductivos vitelogénicas y no vitelogénicas en la población.....	42
Figura 15. Ciclo reproductivo en la población aquí estudiada y su relación con la precipitación.....	43
Figura 16. Algunos de los depredadores identificados en el área de estudio..	44

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Ecuaciones de los tres diferentes modelos de crecimiento..	26
Tabla 2. Variables evaluadas para determinar la existencia de dimorfismo sexual en neonatos..	32
Tabla 3. Modelos evaluados para estimar la densidad de iguanas adultas población en el área de estudio..	32
Tabla 4. Se presenta el mejor modelo con base en su AIC para el cálculo de la densidad poblacional en cada uno de los meses de estudio.	33
Tabla 5. Modelos evaluados para determinar el patrón de crecimiento corporal y parámetros estimados con base en los tres modelos	37

RESUMEN

TÍTULO: ECOLOGÍA Y ESTRUCTURA DE UNA POBLACIÓN DE *Iguana iguana* (SQUAMATA: IGUANIDAE) EN UN HÁBITAT ALTAMENTE INTERVENIDO DEL MAGDALENA MEDIO COLOMBIANO

AUTOR: ELIANA PATRICIA RAMOS PALLARES* _ *

PALABRAS CLAVE: *Iguana iguana*, Demografía, Densidad poblacional, Tasa de Supervivencia, Ecología reproductiva.

DESCRIPCIÓN

La iguana verde (*Iguana iguana*) es una especie que en su amplio rango de distribución, desde México hasta Brasil, está expuesta a una gran variedad de factores ambientales marcados por la perturbación antrópica de su hábitat. Si bien la iguana verde es uno de los reptiles mejor estudiados, aún se desconoce cómo las condiciones ambientales afectan aspectos básicos de su historia de vida. En el presente estudio se caracteriza una población de iguana verde con base en su densidad y estructura poblacional, actividad reproductiva, tasas de supervivencia, reclutamiento de nuevos individuos y factores que pueden estar afectando estos parámetros. Para ello se realizaron monitoreos mensuales durante un año en un sitio altamente intervenido (un campo de golf) ubicado en Barrancabermeja, Santander, Colombia. Machos y hembras adultas de esta población no presentaron diferencias en el número de individuos entre los meses. Los neonatos solo fueron encontrados entre Marzo y Mayo. La tasa de supervivencia en esta clase etaria fue baja y registró una tasa de recaptura cercana al 6%, similar a lo reportado para otras poblaciones. La densidad de iguanas en el sitio de estudio fue alta, 47.69 individuos adultos*ha⁻¹, y no varió durante el tiempo de muestreo. La actividad reproductiva de las hembras se concentró entre Noviembre y Febrero, pero también se registraron hembras reproductivas en Junio, Julio y Agosto. Este patrón de reproducción y las altas densidades encontradas en este estudio son inusuales para poblaciones de iguana verde. Estas particularidades podrían ser consecuencia de que algunos recursos tales como alimento, agua y sitios para la anidación son suplementados directa o indirectamente. Además, el régimen de lluvias bimodal tetraestacional de la zona puede asociarse con la actividad reproductiva de esta población que incluye un segundo evento reproductivo anual.

*Trabajo de investigación

_ *Facultad de ciencias. Escuela de Biología. Maestría en Biología. Director: Víctor Hugo Serrano Cardozo. Codirector: Martha Patricia Ramírez Pinilla.

ABSTRACT

TÍTULO: ECOLOGY AND STRUCTURE OF A POPULATION OF *IGUANA IGUANA* (SQUAMATA: IGUANIDAE) IN A HIGHLY INTERVENED HABITAT OF THE COLOMBIAN MAGDALENA MEDIO

AUTHOR: ELIANA PATRICIA RAMOS PALLARES*-*

KEYWORDS: *IGUANA IGUANA*, DEMOGRAPHY, POPULATION DENSITY, SURVIVAL RATE, REPRODUCTIVE ECOLOGY.

DESCRIPTION

The green iguana (*Iguana iguana*) is a species that along its distributional range, from Mexico to Brazil, faced a variety of environmental factors marked by human disturbance of their habitat. While the green iguana is one of the best-studied reptiles, is still unknown how environmental conditions affect basic aspects of their life history. Here, a population of green iguana was characterized based on their population density and structure, reproductive activity, survival rates, recruitment of new individuals, and other factors that may be affecting these parameters. For this, we conducted monthly surveys for a year in a highly transformed site (a golf course) located in Barrancabermeja, Santander, Colombia. There were not significant differences between the number of adult males and females in this population among months. Neonates were only found between March and May. The survival rate in this age class was low with a recapture rate close to 6%, similar to that reported for other populations. Density of iguanas in the study site was high, 47.69 adult individuals * ha⁻¹, and did not vary during the sampling time. Reproductive activity of females was concentrated between November and February, but reproductive females were also recorded in June, July and August. The reproductive pattern and high densities found in this study are unusual for green iguana populations. These features may be related to the fact that some resources such as food, water and nesting sites, are supplemented (directly or indirectly) in this population. In addition, the bimodal rainfall regime in the study area may be associated with the reproductive activity of this population, which includes a second annual reproductive event.

*Research work

-*Facultad de ciencias. Escuela de Biología. Maestría en Biología. Director: Víctor Hugo Serrano Cardozo. Codirector: Martha Patricia Ramírez Pinilla.

INTRODUCCIÓN

La familia Iguanidae representa el grupo de escamados herbívoros más biodiverso, con 8 géneros y 38 especies formalmente descritas, que se distribuyen en Norte, Centro y Sur América, las Indias Occidentales y las islas Fiji, Tongo y Galápagos en el océano Pacífico (Wiens y Hollingsworth, 2000; Uetz y Hošek, 2015). En la actualidad, los miembros de esta familia enfrentan diversas amenazas a lo largo de su rango de distribución, siendo las más importantes la pérdida de su hábitat natural, los impactos negativos causados por especies exóticas, la cacería para el consumo humano de su carne y huevos, así como su comercialización como mascotas (Fitch y Henderson, 1977; Harris, 1982; Ruíz y Rand, 1985, Muñoz et al., 2003). Como resultado, la mayoría de las especies de iguanas se encuentran actualmente incluidas en los apéndices del Convenio sobre Comercio Internacional de Especies Amenazadas (23 especies) y en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (30 especies), mientras que una especie (*Cyclura onchiopsis*) ya fue declarada extinta (Powell, 2013).

La iguana verde (*Iguana iguana*), es una especie de hábitos principalmente arbóreos que puede alcanzar hasta dos metros de longitud (Bock et al., 1985; López-Torres et al., 2012). Esta especie se distribuye naturalmente desde México hasta el norte de Argentina, sur de Brasil, Paraguay y las Antillas (Etheridge, 1982). Pese a su amplia distribución y aparente abundancia, en varios países las poblaciones de iguana verde son altamente explotadas y como consecuencia, la especie se encuentra incluida en la lista de especies que no se encuentran amenazadas pero que podrían estarlo si no se controla su comercio (CITES, 2016). En Colombia, la especie enfrenta diversas amenazas, siendo quizá la más importante la alteración y destrucción de su hábitat natural debido a actividades

agropecuarias y a la expansión demográfica (Muñoz et al., 2003). Además, su carne y huevos han sido comúnmente utilizados como alimento por comunidades humanas desde tiempos prehispánicos; hoy en día esas tasas de explotación en muchas localidades dentro y fuera del país son insostenibles poblacionalmente (ej., Fitch et al., 1982; Cooke et al., 2007; Stephen et al., 2011; Martínez y Gómez, 2013).

Diversos aspectos de la ecología de la iguana verde, tales como su tasas de crecimiento y supervivencia (Harris, 1982; Troyer, 1982; van Devender, 1982; Burghardt y Rand, 1985; Rodda, 1990; Rand y Bock, 1992), comportamiento (Burghardt et al., 1977; Rodda, 1992; Morales-Mávil et al., 2007), dieta (Troyer, 1984; Rand et al., 1990; van MarkenLichtenbelt, 1993; Lara-López y González-Romero, 2002) y reproducción (Phillips et al., 1990; Alvarado et al., 1995; Ferreira et al., 2002) han sido estudiados en distintas poblaciones a lo largo de su rango de distribución. Sin embargo, poco se conoce acerca del efecto de los factores de amenaza sobre diferentes aspectos de la historia de vida y ecología. Debido al incremento en la intervención antrópica en los ecosistemas naturales (Mendoza-S et al., 2006), se hacen necesarios estudios demográficos de las poblaciones de esta especie, en especial en aquellas establecidas en áreas que están bajo algún efecto antrópico (Muñoz et al., 2003).

Los estudios demográficos son de gran utilidad para diseñar programas de conservación ya que permiten identificar los estados o las edades claves para el sostenimiento de una población y para estimar su probabilidad de persistencia en el tiempo (Boyce et al., 2006; Zamora-Ábrego et al., 2010). Así mismo, la información cuantitativa obtenida a partir de estos estudios es crucial para entender una gran variedad de procesos ecológicos y evolutivos (van Tienderen, 2000; Franco y Silvertown, 2004; Metcalf y Pavard, 2007). En adición, para

entender la influencia humana en la dinámica y estructura de las poblaciones de iguana verde es crítico el estudio de la demografía de poblaciones sometidas a perturbaciones de carácter antrópico, en las cuales algunos de sus recursos (ej., alimento, agua y sitios para anidamiento) varían directamente con la actividad humana.

En el presente estudio se analizan y describen parámetros poblacionales tales como la estructura, densidad, crecimiento corporal, tasas de supervivencia, actividad reproductiva y anidamiento de *Iguana iguana* en un hábitat altamente perturbado y suplementado en Barrancabermeja, Santander. Para tal fin: 1) Se determinó la estructura etaria, sexual y la densidad de iguanas adultas, 2) Se estableció cuál es el patrón de crecimiento corporal para la población y si existen diferencias entre machos y hembras, 3) Se estimaron las tasas de captura, supervivencia y la tasa de crecimiento poblacional con base en individuos adultos y subadultos, 4) Se caracterizó la ecología reproductiva y del anidamiento durante un año de muestreo. Para desarrollar estos aspectos se realizaron muestreos mensuales durante un año implementando técnicas de captura y recaptura, transectos lineales y búsquedas libres. Los resultados de este estudio sugieren que esta población de iguana verde puede estar siendo beneficiada por el grado de protección que experimenta dentro de este hábitat intervenido, así como por la suplementación directa e indirecta de algunos recursos.

1 MATERIALES Y MÉTODOS

1.1 ÁREA DE ESTUDIO

El sitio de colecta fue en las instalaciones del Club Miramar, en el municipio de Barrancabermeja, Santander, Colombia ($7^{\circ}4'24.92''\text{N}$, $73^{\circ}52'12.46''\text{O}$, 75 msnm; Figura 1). Su régimen de precipitación es bimodal con picos lluviosos que van desde Abril a Junio y de Septiembre a Noviembre, con una precipitación anual que oscila entre 2000 a 3000 mm y una temperatura promedio anual de 28°C (Figura 2).

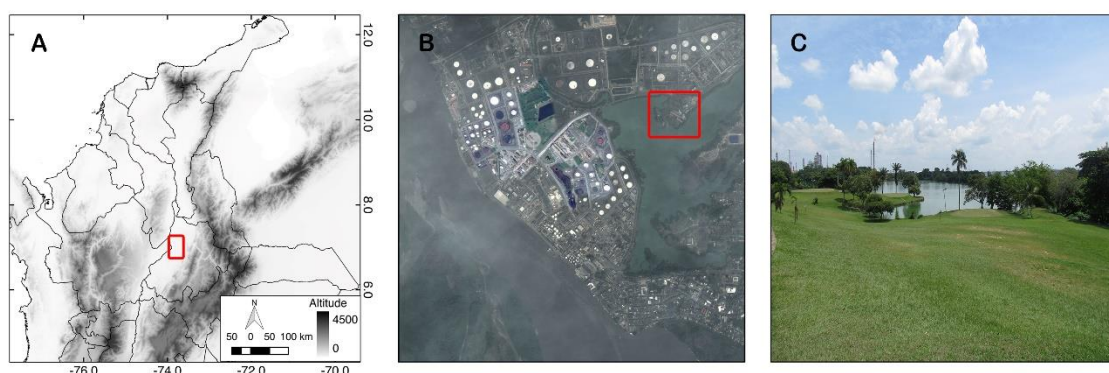


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio en Colombia (A). Imagen satelital tomada de Google Earth (B). Panorámica del club Miramar (C). El recuadro rojo en A y B indica la localización del área de estudio.

El área de estudio hace parte de las tierras bajas de la cuenca media del Río Magdalena, la cual según el sistema de clasificación de Holdridge et al. (1971) corresponde a Bosque Húmedo Tropical (bh-T). Su piso térmico es cálido, con un clima que oscila entre semi-húmedo a moderadamente húmedo (Plan de Desarrollo Barrancabermeja, 2012). El área de muestreo corresponde a un campo de golf que tiene un área de aproximadamente 6 ha, en la cual existen pequeños remanentes de vegetación riparia asociada a la Ciénaga Miramar (Figura 1C).

En el Club Miramar los recursos de las iguanas verdes como agua y alimento son suplementados de forma directa y esporádica por operarios, mientras que los sitios de postura son suplementados indirectamente de forma permanente, debido a que muchas de las iguanas que habitan en esta población utilizan los areneros del campo de golf como sitios de anidamiento. Los muestreos se realizaron mensualmente entre 2012-12 y 2014-05.

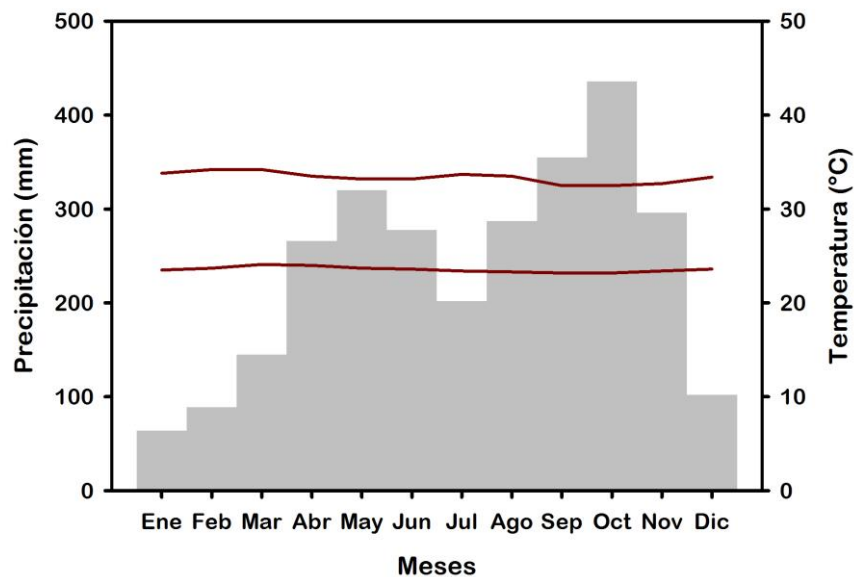


Figura 2. Precipitación mensual promedio (barras) y temperatura mensual mínima y máxima (líneas rojas) en el área de estudio. Datos tomados de DIVA-GIS (Hijmans et al., 2002).

1.2 MÉTODOS DE CAPTURA-RECAPTURA

Los individuos fueron capturados con la ayuda de pértigas extensibles de hasta 4.5 metros de longitud, las cuales presentaban un cordón retráctil de sujeción en su extremo distal (Figura 3A). Además se emplearon redes de captura tipo atarraya, las cuales eran lanzadas sobre individuos de difícil acceso perchando a baja altura (Figura 3B). A cada ejemplar capturado se le tomaron las siguientes medidas morfométricas con una cinta métrica o calibrador: Longitud total (LT), longitud rostro-cloaca (LRC), largo (LC), ancho (AC) y alto de la cabeza (ALC).

Seguidamente se obtuvo su masa corporal mediante el uso de dinamómetros de 50 (± 0.5 g), 100 (± 0.5 g), y 5000 (± 50 g) dependiendo de la talla del individuo. Se identificó el estado reproductivo de las hembras (reproductivas, no reproductivas) con base en características morfológicas externas, tales como, peso corporal, palpación de huevos en la cavidad abdominal y distensión abdominal causada por la presencia de huevos.

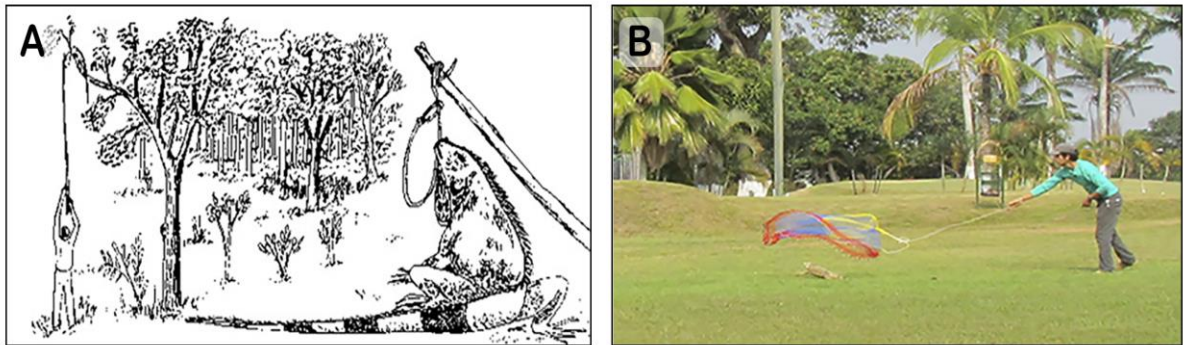


Figura 3. Técnica de colecta de individuos de *Iguana iguana* implementadas en este trabajo. Captura con pértigas extensibles (A; imagen tomada de Esquivel, 1999) y mediante redes de captura tipo atarraya (B).

Los individuos capturados fueron marcados individualmente usando dos técnicas. La primera consistió de una marca correspondiente a un número grabado en la piel del animal con un marcador no tóxico de tinta indeleble. La desventaja de esta marca es que se pierde con la muda periódica de piel de las iguanas. La segunda marca fue el anillamiento, usando una combinación de cuentas plásticas de diferentes colores en la región dorsal del cuerpo. Para esto se emplearon agujas quirúrgicas e hilo de sutura previamente esterilizados, con los cuales se penetra la piel de manera superficial, sin afectar la salud de los individuos (Rodda et al., 1988; van MarkenLichtenbelt, 1993; Hayes et al., 2000; Figura 4). El hilo de sutura sujeta a cada costado del animal una serie de cuentas, cada serie con la combinación única de colores que identifica a cada individuo. Posterior al marcaje, los especímenes se liberaron en el mismo sitio en el cual fueron capturados.

Para todos los especímenes observados se hizo un registro detallado del uso de su hábitat. Para tal fin, se tomaron datos de la hora del registro, el estrato (terrestre o arbóreo), la altura de la percha (para individuos encontrados en estrato arbóreo), la distancia al cuerpo de agua más cercano y la actividad que se encontraba realizando al momento de la observación y/o captura (ej., termorregulación, alimentación, reposo, etc.).

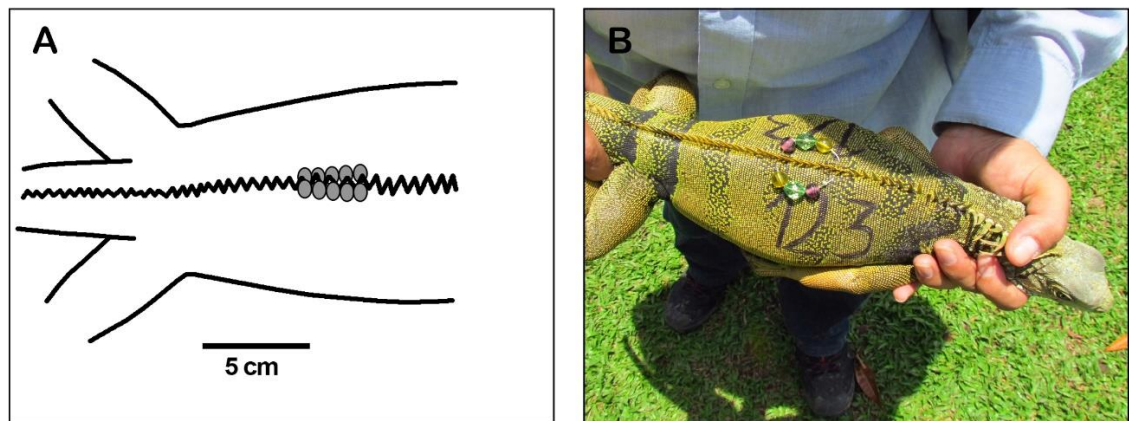


Figura 4. Esquema de marcaje con cuentas plásticas (A) y marcaje con tinta indeleble (B).

1.3 DENSIDAD POBLACIONAL

Para estimar la densidad poblacional se empleó la técnica de transectos lineales (Lancia et al., 1994). Para tal fin, se establecieron al azar cuatro transectos de observación dentro del área de estudio. Los transectos fueron recorridos una vez al día, entre las 08:00 y las 18:00 horas, revisando en todos los microhábitats posibles (ej., ramas y troncos de los árboles, vegetación herbácea, hojarasca, entre otros). Cada transecto tuvo una longitud total de 600 m y se recorrieron dos veces por ocasión de muestreo, la ubicación siempre fue la misma en cada ocasión de muestreo, para de esta forma establecer la densidad de individuos en cada uno de los meses y hacer estos resultados comparables en el tiempo. La detectabilidad de los individuos fue estimada con base en un análisis de las

distancias entre el observador y los individuos registrados, y la distancia perpendicular entre el animal y la línea de observación (Lancia et al., 1994). Las distancias se midieron con un medidor láser de distancias y ángulos.

1.4 ESTRUCTURA ETARIA

Los individuos capturados fueron asignados a una clase de edad: neonatos (LRC menor a 150 mm), juveniles (LRC mayores a 150 mm y menores a 250 mm) y adultos (LRC mayor a 250 mm) según su tamaño y las características morfológicas externas (Harris, 1982; Alvarado et al., 1995; Pinacho-Santana, 2010). Adicionalmente, se les determinó el sexo, en adultos por observación directa de la morfología externa y en el caso de los neonatos y juveniles mediante la técnica de inspección cloacal (Rivas y Ávila, 1996).

1.5 TASA DE CRECIMIENTO CORPORAL (TCC)

Las tasas de crecimiento de las iguanas pueden ser variables, lo cual puede repercutir en las tasas de supervivencia (Greene et al., 1978). Se realizaron búsquedas diurnas y nocturnas de neonatos, juveniles y adultos cada mes. Cada individuo capturado fue medido (LT, LRC y masa corporal) y marcado (en caso de no estarlo). Posteriormente, en cada ocasión de muestreo, si un individuo era recapturado se tomaban nuevamente las medidas correspondientes con el fin de estimar su tasa de crecimiento corporal.

1.6 REPRODUCCIÓN Y ANIDAMIENTO

Durante la estación reproductiva las hembras de iguanas se congregan en áreas abiertas para nidificar (Rand, 1968; Rodda y Grajal, 1990). Adicionalmente, las hembras construyen túneles en el suelo y varias hembras pueden emplear el mismo túnel, generando un complejo sistema subterráneo de nidos (Rand y

Dugan, 1983). Se determinó el estado reproductivo de las hembras (reproductivas, no reproductivas) con base en características morfológicas externas en cada mes de muestreo a través del año. Se hicieron observaciones del proceso de anidación, georreferenciando los nidos y monitoreándolos durante la estación reproductiva. Se describió el número de entradas y se estimó el número de hembras en anidación en cada nido. Las condiciones micro-ambientales de temperatura de algunos de los nidos fueron monitoreadas mediante *data loggers* (WatchDog 1200). Al inicio de la eclosión se colectaron individuos recién nacidos, los cuales fueron medidos, pesados y marcados antes de su liberación. Finalmente, se realizaron búsquedas diurnas y nocturnas de los individuos marcados en el área de estudio por un periodo de aproximadamente dos meses, con el fin de estimar la capacidad de dispersión de los neonatos (Rodda et al., 1988), es decir, la distancia recorrida a partir de los sitios de eclosión.

1.7 ANÁLISIS DE DATOS

1.7.1 Estructura poblacional y densidad

La caracterización de la estructura etaria (clases de edades) de la población se hizo con base en la LRC, la clase de edad y el estado reproductivo de los individuos registrados en cada mes. Para examinar la existencia de diferencias significativas entre meses por categoría de edades, se usó un test G para la clase de edad adulta y χ^2 en el caso de los juveniles. La prueba de χ^2 se empleó en los casos donde la variable presentó valores de cero. Con base en los datos globales (es decir, la totalidad de individuos registrados durante el tiempo de muestreo) se estimó la proporción de sexos para la población.

La densidad poblacional (individuos*ha⁻¹) se calculó empleando el software DISTANCE 6.2 (Thomas et al., 2010). Se realizó un análisis preliminar

exploratorio, a partir del cual se truncaron los datos descartando el 5% de las observaciones con mayor distancia (Buckland et al., 2001). El truncamiento de los datos proporciona precisión a los análisis sin sesgar las densidades estimadas, debido a que incluye únicamente los datos informativos para definir la forma de la función de detección (Buckland et al., 2001, 2004). Los datos fueron ajustados a los dos modelos más comúnmente usados para determinar la función de detección (*half-normal* y *hazard-rate*), usando dos tipos de ajustes, coseno y polinomial simple (Thomas et al., 2010).

La densidad poblacional fue estimada a dos niveles, para cada ocasión de muestreo y a nivel global para el área de estudio. Para cada ocasión de muestreo se estimó la varianza analítica de la densidad y a nivel global debido a que los datos estaban estratificados por transecto, la varianza fue estimada por medio de un *bootstrap* no paramétrico (Buckland et al., 2001). La altura de la percha se incluyó como covariable a las funciones de detección antes descritas empleando un muestreo de distancias con múltiples covariables (*Multiple covariate distance sampling* MCDS por sus siglas en inglés). Con base en el criterio de información de Akaike (AIC; Akaike, 1973) se determinó cuál de estos modelos explica mejor los datos.

A partir de los datos obtenidos de los transectos de observación, se calculó el índice de abundancia de individuos, el cual es el número de individuos registrados dividido por el tiempo de muestreo por observador ($\text{Individuos} \cdot h \cdot \text{observador}$; Muñoz et al., 2003). Dado el dimorfismo sexual de los adultos (Müller, 1968; Fitch y Henderson, 1977; Rodda, 1991), las abundancias fueron estimadas de forma independiente para machos, hembras y juveniles. Finalmente, se determinó si existen diferencias en la abundancia de machos, hembras y juveniles entre los meses muestreados mediante una prueba G.

1.7.2 Tasa de crecimiento corporal (TCC)

Con los datos obtenidos mediante el método de marcaje-recaptura se estimaron las tasas de crecimiento individual (TC) como la diferencia entre las dos longitudes (LRC) a las que el individuo fue observado dividida entre el número de días (d) transcurrido entre las dos capturas (Zúñiga-Vega, 2005): $TC = (LRC_1 - LRC_2)/d$. Sólo se tuvo en cuenta una tasa de crecimiento por individuo. Para determinar el modelo del crecimiento al cual se ajustaron mejor los datos, se emplearon tres modelos de crecimiento corporal, el modelo de crecimiento logístico por longitud, el modelo de crecimiento logístico por peso y el modelo de Von Bertalanffy (Tabla 1; Von Bertalanffy, 1957; Schoener y Schoener, 1978; Andrews, 1982).

Tabla 1. Ecuaciones de los tres diferentes modelos de crecimiento. Dónde: TC son las tasas de crecimiento individual; A_1 es la LRC asintótica; L es la longitud promedio a partir de las cuales se calculó la TC; r es el parámetro característico de crecimiento y L_0 es la LRC al nacer (Dunham, 1978).

	Modelo de Von Bertalanffy	Modelo logístico por longitud	Modelo logístico por peso
Ecuación	$TC = A_1 r \left\{ 1 - \left(\frac{L}{A_1} \right) \right\}$	$TC = Lr \left\{ 1 - \left(\frac{L}{A_1} \right) \right\}$	$TC = \frac{rL}{3} \left\{ 1 - \left(\frac{L^3}{A_1^3} \right) \right\}$
Solución	$L = A_1(1 - be^{-rt})$ $b = 1 - \frac{L_0}{A_1}$	$L = A_1(1 + be^{-rt})$ $b = \frac{A_1}{L_0} - 1$	$L = \frac{A_1^3}{(1 + be^{-rt})^{1/3}}$ $b = \frac{A_1^3}{L_0^3} - 1$

El modelo de Von Bertalanffy asume una función lineal negativa entre el tamaño de los individuos y la tasa de crecimiento corporal (Von Bertalanffy, 1957). Los modelos logísticos por longitud y por peso representan una función logística entre el tamaño de los individuos y la tasa de crecimiento corporal (Schoener y Schoener, 1978; Andrews, 1982). Mientras que en el modelo logístico por longitud la tasa máxima de crecimiento se alcanza a edades tempranas, en el modelo

logístico por peso la tasa máxima de crecimiento se alcanza a edades más tardías (Zamora-Abrego et al., 2012). Para la selección del modelo con mejor ajuste se compararon los valores de AIC (Burnham y Anderson 2002), obtenidos usando la función AIC en el paquete R (R Core Team 2015). Con base en la ecuación diferencial del mejor modelo se estimó el tamaño corporal (LRC) asintótico (A_1) y el parámetro característico de crecimiento (r) para cada sexo. Para establecer si ambos sexos crecen a la misma tasa, se probó si A_1 y r diferían entre sexos comprobando sus intervalos de confianza a un nivel del 95%. Con base en la ecuación diferencia del modelo seleccionado se construyó una curva de crecimiento relacionando el tamaño y la edad de los individuos.

1.7.3 Tasas de captura, supervivencia y crecimiento poblacional

Los datos obtenidos para individuos adultos por medio del método de marcaje recaptura fueron empleados para el análisis demográfico, mediante el cual se modelaron tres parámetros: la probabilidad de captura, la probabilidad de supervivencia y la tasa de crecimiento poblacional. El modelo de Cormack-Jolly-Seber (Cormack, 1964; Jolly, 1965; Seber, 1965; Lebreton et al., 1992) se usó para estimar la probabilidad de captura y la probabilidad de supervivencia. La tasa de crecimiento poblacional se estimó usando el modelo de Pradel (1996), el cual es una extensión del modelo Cormack-Jolly-Seber. Las probabilidades de captura, supervivencia y tasa de crecimiento poblacional fueron estimadas a partir de una inferencia multi-modelos (*Model Averaging*) descrita por Burnham y Anderson (2002).

Se analizaron diferentes modelos donde se incluyó el sexo y el tiempo como variables, en los cuales las tasas de supervivencia y/o detectabilidad de los individuos pueden ser constantes o variables sobre el tiempo. Los modelos empleados incluyeron las siguientes estructuras: (t), (sexo x t), (sexo) y (.) (notación según Lebreton et al., 1992). La selección del modelo que se ajusta

mejor a los datos se realizó usando AIC. Una vez establecido el modelo que mejor explica la probabilidad de captura, se procedió a determinar la probabilidad de supervivencia, para lo cual se evaluaron todas las posibles combinaciones de las variables mencionadas. Para estimar la tasa de crecimiento poblacional se emplearon los modelos obtenidos para las probabilidades de captura y supervivencia, y se evaluaron todas las posibles combinaciones para la tasa de crecimiento poblacional con las variables antes mencionadas dentro del modelo de Pradel (1996). Los análisis se llevaron a cabo usando el software MARK versión 8.0 (White y Burnham, 1999).

1.7.4 Reproducción y anidamiento

Se estableció el porcentaje de hembras reproductivas por mes a través del tiempo de muestreo. Para detectar variaciones intra-sexuales por mes y estaciones de lluvia y sequía, se empleó una prueba de χ^2 o G. Se determinó si existe relación entre el número de hembras reproductivas y el régimen de lluvias (con base en los niveles de precipitación mensual) usando una correlación de Spearman. Con base en las observaciones de campo se estimó la duración de la estación reproductiva y de anidación.

2 RESULTADOS

2.1 ESTRUCTURA POBLACIONAL Y DENSIDAD

En total se capturaron y marcaron 659 individuos, de los cuales 414 fueron neonatos, 18 juveniles, 118 machos adultos y 109 hembras adultas (Figura 5). Machos y hembras adultas se colectaron en todos los meses entre 2013-03 y 2014-04. No hubo diferencias significativas entre los meses en el número de individuos colectados para cada uno de los sexos (machos $G_{0.05, 13} = 3.12$, $p =$

0.43; hembras $G_{0.05, 13} = 4,6$, $p = 0.32$). El 80% de los individuos fueron colectados en la vegetación que rodea la ciénaga, a una distancia aproximada de entre 5 y 10 m del cuerpo de agua. Los individuos restantes fueron encontrados asociados a la vegetación del campo de golf, entre 20 y 50 m de distancia del cuerpo de agua. De esta forma, las iguanas utilizaron principalmente la vegetación y las zonas de pastos que rodean la ciénaga Miramar como sitios de alimentación, termorregulación, reposo y percha.



Figura 5. Clases de edades establecidas en la población de *I. iguana*. A. Neonato. B. Juvenil. C. Macho adulto. D. Hembra adulta.

Los juveniles fueron colectados en ocho de los meses del año, lo cual puede ser debido a un sesgo en el muestro dada la dificultad que representa su captura en campo. Sin embargo, los juveniles fueron observados durante todos los meses de

muestreo. A pesar de esto, no hay diferencias en el número de juveniles colectados entre los meses de estudio ($\chi^2_{0.05, 13} = 8.42$, $p = 0.071$). Finalmente, los neonatos sólo fueron encontrados durante la primera mitad del año en los meses correspondientes a Marzo, Abril y Mayo (Figura 6).

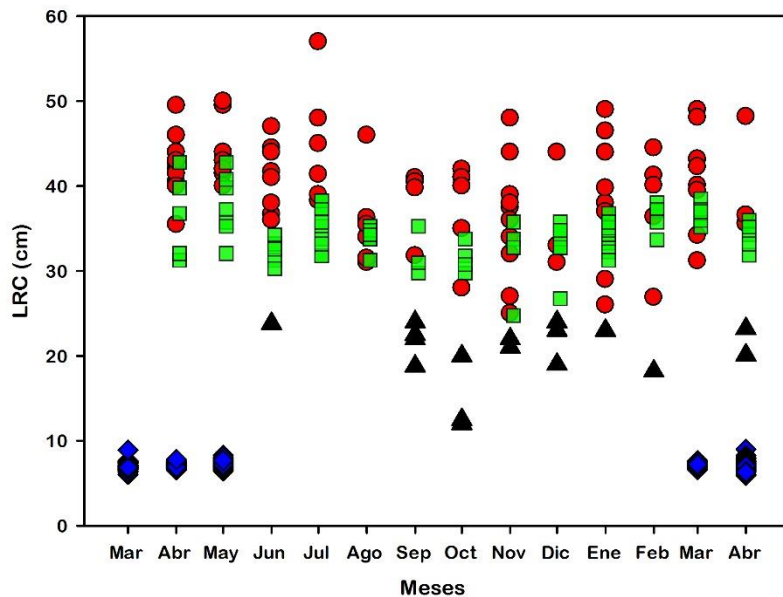


Figura 6. Distribución mensual y tamaños (LRC) de individuos pertenecientes a las diferentes categorías de edades Machos (círculos rojos) y Hembras Adultas (cuadros verdes), Juveniles (triángulos negros) y Neonatos (rombos azules) en la población.

Machos y hembras adultas fueron fácilmente distinguibles por sus características morfológicas externas. Los machos adultos presentaron una mayor longitud rostro cloaca, que varió entre los 25 y 50 cm (Figura 7), siendo en promedio de 38.3 cm (± 5.4 DE, $n=118$). La longitud total del cuerpo fue altamente variable debido a que el 48% de los individuos presentaron pérdida o regeneración parcial de la cola. En promedio los machos adultos presentaron una la longitud total del cuerpo de 138.5 cm (± 19.5 DE) la cual osciló entre los 80.5 y los 178.5 cm. Por su parte, las hembras adultas presentaron una LRC promedio de 33.5 cm (± 3.1 DE, $n=109$) que varía entre los 25 y los 42 cm (Figura 7). Al igual que en los machos, la longitud total del cuerpo fue altamente variable oscilando entre los 61 y los 140

cm, con un valor promedio de 113 cm (± 17.2 DE). El 40% de las hembras presentaron pérdida o regeneración parcial de la cola.

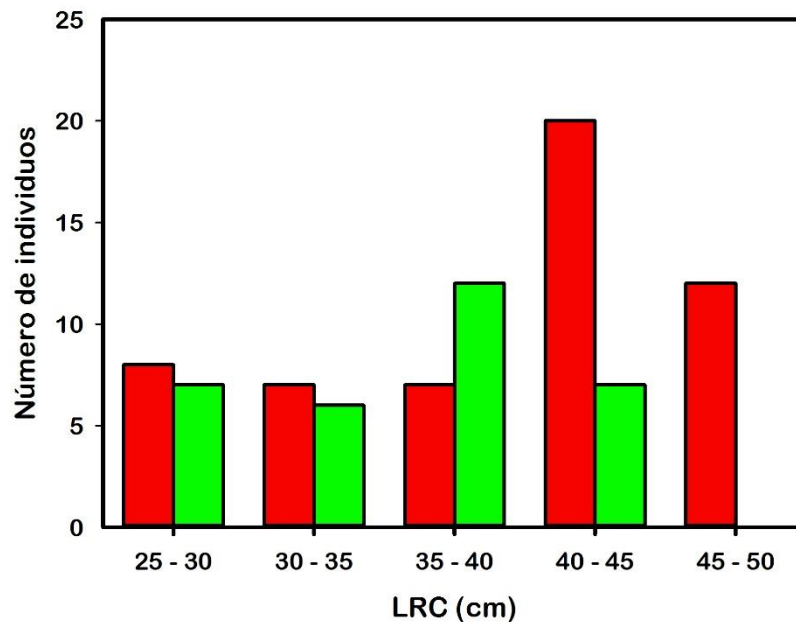


Figura 7. Distribución por tamaño (LRC) de machos adultos (barras rojas) y hembras adultas (barras verdes) en la población.

En la edad adulta los individuos de la especie presentan un marcado dimorfismo sexual, los machos tienen la cabeza, la longitud de la cresta dorsal, la cola, y el tamaño de los poros femorales significativamente más grandes que las hembras (Henderson, 1974; Burghardt et al., 1977; Rand y Bock, 1992) características que también fueron evidentes en los individuos de esta población y que hacen fácil la identificación de ambos sexos. Además, los machos presentaron tamaños corporales significativamente mayores y también se caracterizaron por presentar cabezas más alargadas que las hembras (ANOVA LRC, $F_{1, 120} = 28.4$, $p < 0.001$; ANCOVA $F_{1, 120} = 5.42$, $p = 0.002$ respectivamente). A pesar de este hecho, los neonatos no presentaron dimorfismo sexual en las características antes mencionadas (Tabla 2).

Tabla 2. Variables evaluadas para determinar la existencia de dimorfismo sexual en neonatos. *Prueba U de Mann Whitney sobre los datos originales. Las demás variables fueron transformadas a su logaritmo para cumplir la suposición de normalidad y fueron evaluadas mediante una ANCOVA.

Variable	Sexo	n	Media $\pm$ DE	Valor Estadígrafo	Significancia (P)
LRC (mm)*	Machos	151	72.96 $\pm$ 3.61	Z = 0.103	0.92
	Hembra	163	72.83 $\pm$ 3.66		
Masa (g)	Machos	151	13.41 $\pm$ 2.28	F = 0.11	0.96
	Hembras	163	13.38 $\pm$ 2.36		
Largo de la Cabeza	Machos	151	16.25 $\pm$ 0.49	F = 0.75	0.38
	Hembras	163	17.17 $\pm$ 0.63		
Ancho de la Cabeza	Machos	151	11.85 $\pm$ 0.44	F = 2.14	0.14
	Hembras	163	11.73 $\pm$ 0.51		
Alto de la Cabeza	Machos	151	10.83 $\pm$ 0.42	F = 1.41	0.23
	Hembras	163	10.74 $\pm$ 0.54		

La densidad de iguanas adultas estimada para el área de estudio varió entre 41.84 y 47.69 individuos por hectárea para todos los modelos. El modelo con función de detección *Half-normal*, termino de ajuste coseno y que incluyó la covariable altura de la percha representó el modelo con mayor ajuste a los datos (Tabla 3). Con base en el modelo de mejor ajuste, se estima que la densidad de iguanas en el área de estudio fue de 47.69 adultos*ha⁻¹ (Tabla 3).

Tabla 3. Modelos evaluados para estimar la densidad de iguanas adultas población en el área de estudio. Los modelos están organizados de forma ascendente según su AIC.

Función de detección	Término de ajuste	Covariable	AIC	Coef. de variación	D (95% IC)
<i>Half-normal</i>	Coseno	Altura	6398.72	0,12	47.69 (36.65-58.01)
<i>Half-normal</i>	Polinomial simple	Altura	6408.22	0,11	46.23 (38.52-61.68)
<i>Hazard-rate</i>	Coseno	Altura	6450.02	0,09	45.54 (38.42-53.27)

<i>Hazard-rate</i>	Polinomial simple	Altura	6453.17	0,06	45.79 (37.15-56.42)
<i>Hazard-rate</i>	Coseno	-	6638.14	0,07	44.59 (38.26-47.47)
<i>Hazard-rate</i>	Polinomial simple	-	6639.87	0,11	42.95 (36.92-49.97)
<i>Half-normal</i>	Coseno	-	6641.60	0,08	43.29 (36.26-51.71)
<i>Half-normal</i>	Polinomial simple	-	6645.74	0,10	41.84 (33.82-51.75)

Los estimados de densidad para cada uno de los meses del año fueron variables y se encontraron en el rango entre los 37.75 y 74.87 adultos*ha⁻¹. Al igual que a nivel global, para cada ocasión de muestreo los modelos con mejor ajuste fueron los que incluyeron la covariable altura de la percha, salvo para los meses de septiembre y octubre (Tabla 4). Los meses con mayor densidad de individuos fueron noviembre, diciembre y enero. Adicionalmente, se encontró una correlación entre la densidad de individuos adultos y la precipitación (Spearman, $R = -0.64$, $p = 0.02$), así como entre la densidad de individuos adultos con el número de hembras reproductivas ($R = 0.87$, $p < 0.001$), es decir, que el número de hembras podría explicar las altas densidades en algunos meses.

Tabla 4. Se presenta el modelo de mejor ajuste con base en su AIC para el cálculo de la densidad poblacional en cada uno de los meses de estudio. Además se presenta los modelos con un delta de AIC menor a 10 en cada uno de los meses.

Mes	Función de detección	Término de ajuste	Covariable	AIC	ΔAIC	Coef. de variación	D (95% IC)
Enero	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	Altura	671.2	0	0.29	74.87 (23.17-241.84)
	<i>Half-normal</i>	Coseno	Altura	676.5	5.3	0.43	81.29 (25.36-260.52)
Febrero	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	Altura	517.2	0	0.18	52.99 (30.44-92.25)
	<i>Half-normal</i>	Coseno	Altura	519.1	1.9	0.17	47.04 (26.61-83.16)
Marzo	<i>Half-normal</i>	Coseno	Altura	616.2	0	0.20	48.95 (24.81-96.59)
	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	Altura	622.6	6.4	0.21	43.45 (21.71-86.94)
Abril	<i>Half-normal</i>	Coseno	Altura	432.6	0	0.24	44.44 (26.51-92.23)
	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	Altura	436.7	4.1	0.23	42.06 (23.18-99.41)

Mayo	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	Altura	488.9	0	0.13	39.94 (21.91-40.93)
	<i>Half-normal</i>	Coseno	Altura	490.2	1.3	0.16	26.39 (19.31-36.05)
	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	-	499.1	10.2	0.22	30.77 (19.98-47.39)
Junio	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	Altura	594.3	0	0.16	54.37 (33.71-87.69)
	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	-	598.4	4.1	0.17	52.91 (33.35-83.94)
	<i>Half-normal</i>	Polinomial simple	-	601.9	7.7	0.17	48.31 (30.33-76.94)
Julio	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	Altura	539.1	0	0.26	45.85 (20.95-170.37)
	<i>Half-normal</i>	Coseno	Altura	546.3	7.2	0.27	49.98 (23.71-185.66)
Agosto	<i>Half-normal</i>	Coseno	Altura	701.9	0	0.43	51.22 (9.41-278.71)
	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	-	709.4	7.5	0.43	43.37 (8.12-231.62)
Septiembre	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	-	452.4	0	0.25	38.36 (22.14-59.70)
	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	Altura	456.1	3.7	0.22	31.58 (25.52-39.08)
	<i>Half-normal</i>	Polinomial simple	-	447.3	8.1	0.11	26.89 (21.99-32.89)
Octubre	<i>Half-normal</i>	Coseno	-	585.6	0	0.31	37.75 (12.38-62.18)
	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	Altura	590.3	4.7	0.29	29.09 (12.56-67.37)
	<i>Half-normal</i>	Coseno	Altura	594.2	8.6	0.28	20.23 (8.58-47.00)
Noviembre	<i>Half-normal</i>	Coseno	Altura	676.6	0	0.23	69.29 (30.85-155.59)
	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	-	681.1	4.5	0.37	63.58 (32.07-126.05)
Diciembre	<i>Hazard-rate</i>	Coseno	Altura	724.5	0	0.34	67.54 (17.79-256.35)
	<i>Half-normal</i>	Coseno	Altura	731.5	7.0	0.35	75.39 (20.09-282.96)

Se encontró relación entre la estimación de la densidad de iguanas por hectárea y el índice de abundancia global para individuos adultos (Spearman, $R = 0.58$, $p = 0.047$). Al comparar la abundancia para machos adultos, hembras adultas y juveniles entre los meses, no se encontraron diferencias a través del tiempo ($G_{0.05, 11} = 5.13$ $p = 0.92$; $G_{0.05, 11} = 7.98$ $p = 0.71$; $G_{0.05, 11} = 7.06$, $p = 0.79$, respectivamente; Figura 8). Al correlacionar los valores de abundancia de machos adultos, hembras adultas y juveniles con la precipitación, se encontró una correlación entre la abundancia de hembras adultas y la precipitación (Hembras Spearman, $R = -0.82$, $P < 0.01$; Machos Spearman, $R = -0.04$, $P = 0.89$; Juveniles Spearman, $R = -0.14$, $P = 0.64$).

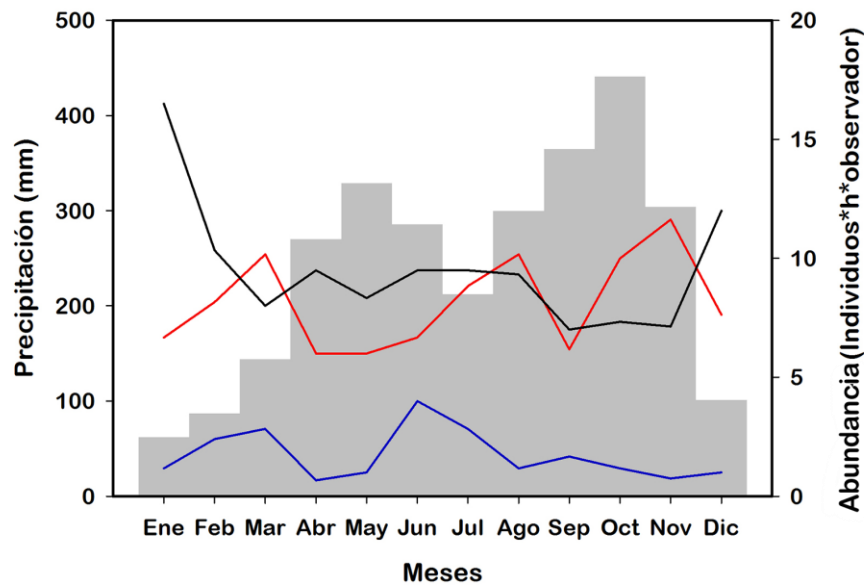


Figura 8. Abundancias para machos adultos, hembras adultas y juveniles de iguana por mes. Las barras grises indican la precipitación mensual promedio, la línea roja indica las abundancias para machos adultos, la línea negra indica las abundancias para hembras adultas y la línea azul indica las abundancias para juveniles.

La proporción de sexos estimada para la población no varió significativamente de 1:1 (Prueba binomial, proporción 0.5, $p = 0.33$). No obstante, al estimar la proporción de sexos para cada mes se detectaron desviaciones de este patrón en algunos meses. En los meses de Enero y Diciembre se detectó una desviación significativa sesgada hacia las hembras de 1:3 en Enero (Prueba binomial, proporción 0.5 $P < 0.001$) y de 1:1.6 en Diciembre (Prueba binomial, proporción 0.5 $P < 0.006$), lo cual coincide con los meses de anidamiento. En los meses de Octubre y Noviembre en los cuales también se encontraron desviaciones del patrón 1:1, se observó una tendencia opuesta 1.4:1 en octubre (Prueba binomial, proporción 0.5 $P = 0.022$) y 1.6:1 en Noviembre (Prueba binomial, proporción 0.5 $P = 0.004$) en ambos casos sesgado hacia los machos, coincidiendo con los meses en los que se observaron los comportamientos de territorialidad, cortejo y cópula.

2.2 TASA DE CRECIMIENTO CORPORAL (TCC)

En neonatos, la TCC se estimó con base en 25 individuos. Esta baja proporción de individuos es debido a que la tasa de encuentro en esta clase edad es baja, lo cual hace difícil su recaptura. Los neonatos presentaron tamaños corporales entre los 60 y 80 mm de LRC. La TCC para esta clase de edad osciló entre los 0.2 y 0.4 mm/día, siendo en promedio $0.29 \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$ ($\pm 0.08 \text{ DE}$; Figura 8). Para el caso de los adultos, este parámetro se calculó a partir de 70 individuos que presentaron tamaños entre los 300 y 470 mm de LRC, en promedio, la tasa de crecimiento corporal para adultos es de $0.07 \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$ ($\pm 0.05 \text{ DE}$; ver Figura 8). Para tallas intermedias, individuos que pertenecen a la clase de edad Juvenil, fue posible calcular dicho parámetro con base en sólo cinco individuos mostrando una tasa de crecimiento de $0.1 \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$ (Figura 9).

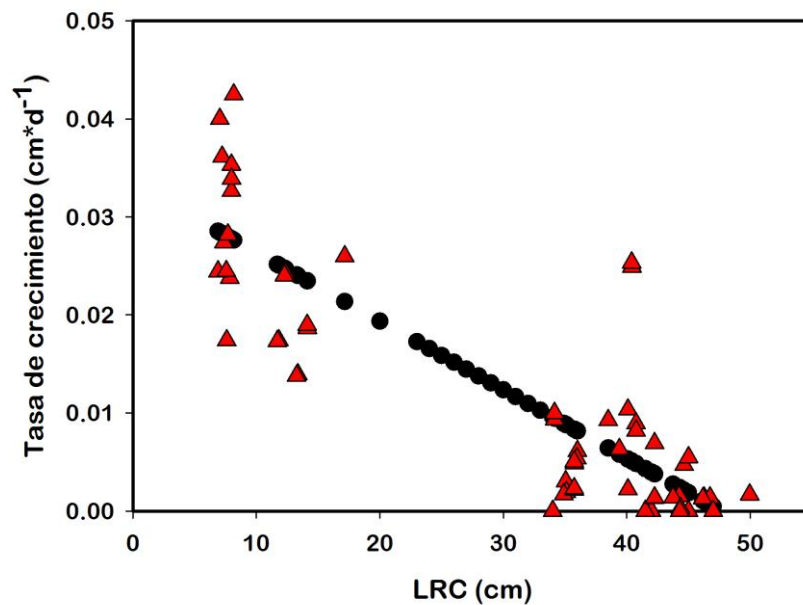


Figura 9. Tasas de crecimiento corporal observadas en función de la longitud rostro cloaca (triángulos rojos). Los círculos negros denotan los valores esperados de las tasas de crecimiento según el modelo de Von Bertalanffy.

Al evaluar los tres modelos de crecimiento en machos y hembras, se encontró que en ambos sexos el modelo de Von Bertalanffy fue el que presentó el mejor ajuste (Tabla 5; Figura 9). Según el modelo de Von Bertalanffy el tamaño corporal asintótico para las hembras es de 403.7 mm (± 8.29 mm) y el parámetro característico de crecimiento es 0.0006 mm*d⁻¹ ($\pm 1.016\text{e-}04$). En el caso de los machos, el tamaño corporal asintótico y el parámetro característico de crecimiento estimados según Von Bertalanffy son 485.3 mm (± 7.84 mm) y 0.0007 mm*d⁻¹ ($\pm 6.052\text{e-}05$), respectivamente.

Al comparar los parámetros A_1 y r estimados por el modelo de Von Bertalanffy para cada uno de los sexos, se observó que los intervalos de confianza se solapan entre sí (Figura 10), indicando que no existen diferencias en el patrón de crecimiento corporal entre sexos. Sin embargo, este resultado puede ser producto de la limitada disponibilidad de datos que permitan estimar las tasas de crecimiento para algunas clases de edad, tales como juveniles, lo cual puede estar influenciado los parametros de crecimiento tales como el A_1 y r . Adicionalmente, no se encontraron diferencias significativas entre las tasas de crecimiento corporal entre machos y hembras (ANCOVA, covariable LRC, $F_{1,90} = 4.80$ $p = 0.49$; Figura 14).

Tabla 5. Modelos evaluados para determinar el patrón de crecimiento corporal y parámetros estimados con base en los tres modelos de crecimiento corporal. A_1 : Tamaño corporal (LRC) asintótico y r : parámetro característico de crecimiento.

Modelos de crecimiento corporal	ΔAIC	A_1 (mm $\pm$ EE)	r (mm*d ⁻¹ , $\pm$ EE)
Hembras (n = 38)			
Von Bertalanffy		403.7 (± 8.29)	0.0006 ($\pm 1.016\text{e-}04$)
Logístico por longitud	30.31	470.7 (± 43.44)	0.0029 ($\pm 3.769\text{e-}04$)
Logístico por peso	16.78	437.6 ($\pm 1.309\text{e+}01$)	0.0045 ($\pm 8.812\text{e-}04$)
Machos (n = 40)			

Von Bertalanffy		485.3 (± 7.84)	0.0007 ($\pm 6.052\text{e-}05$)
Logístico por longitud	41.43	443.9 (± 7.963)	0.0030 ($\pm 3.234\text{e-}04$)
Logístico por peso	24.76	445.5 (± 8.269)	0.00421 ($\pm 7.510\text{e-}04$)

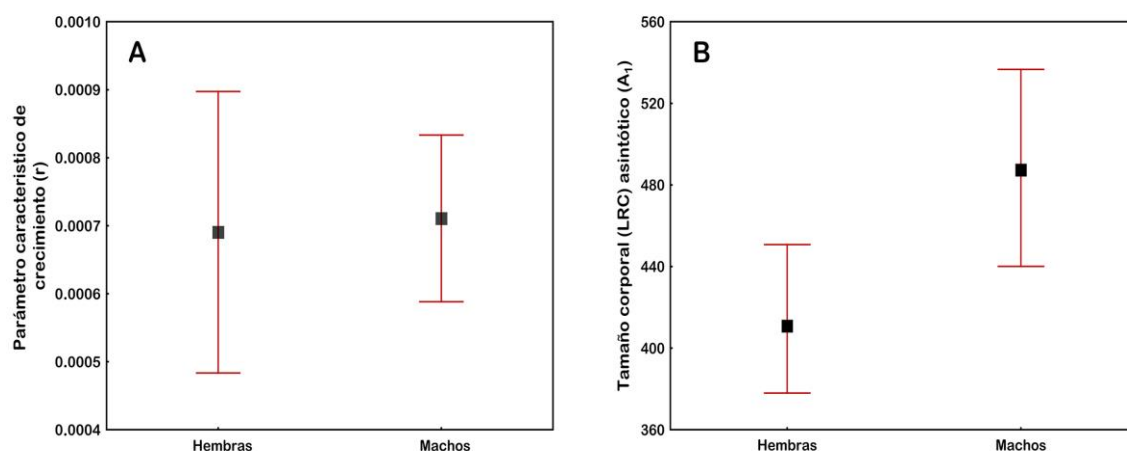


Figura 10. Comparación entre sexos del parámetro característico de crecimiento (A) y el tamaño corporal asintótico (B) estimado a partir del modelo de Von Bertalanffy. Las barras representan los intervalos de confianza del 95%.

Debido a que el patrón de crecimiento corporal entre sexos no presenta diferencias, se estimaron los parámetros A_1 y r para el modelo de Von Bertalanffy combinando los datos de machos y hembras ($A_1 = 473.62$ mm; $r = 0.0007$ mm*d⁻¹), con los cuales se construyó la curva de crecimiento corporal (Figura 11). Además, se calcularon las tasas de crecimiento corporal esperadas para este modelo (Figura 9).

Con base en la curva de crecimiento, la cual permite estimar la edad de los individuos con base en su tamaño (Lemos-Espinal y Ballinger, 1995) se estableció que la edad a la cual los machos alcanzan la madurez sexual (LRC entre 17 y 20 cm según Pratt et al., 1994) es aproximadamente entre los 16 y 21 meses de edad. Por su parte, la edad de madurez sexual en hembras (LRC entre 22 y 23 cm

según Rand, 1984 y Alvarado et al., 1995) se alcanza entre los 23 y 24 meses de edad.

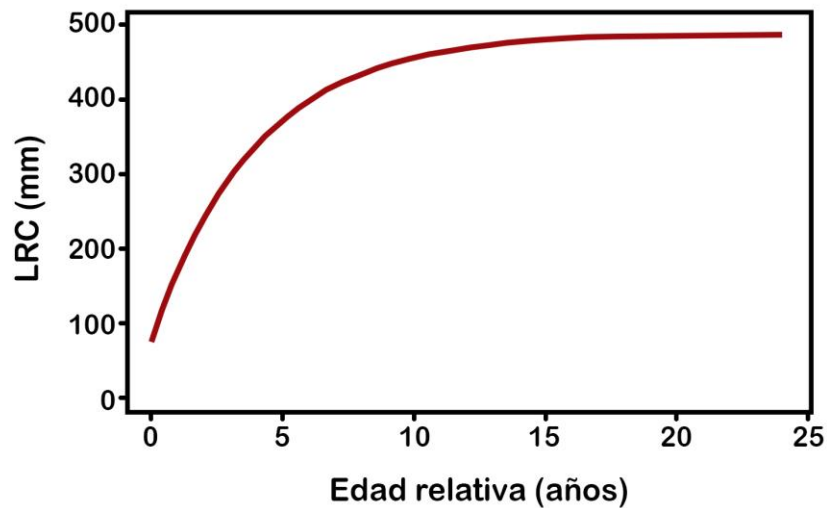


Figura 11. Curva de crecimiento calculada para la población de *Iguana iguana*.

2.3 TASAS DE MORTALIDAD Y SUPERVIVENCIA

Entre Abril de 2013 y Mayo de 2014, se marcaron un total de 230 individuos adultos con 918 recapturas. El análisis de las probabilidades de captura determinó que el modelo de mejor ajuste que explica dicha probabilidad es el que tiene la estructura $p(t)$, con un peso de AIC del 88%. La mayor probabilidad de captura fue de 0.76 (EE = 0.06) y la menor de 0.4 (EE = 0.05). La estructura $p(t)$ fue usada para estimar la probabilidad de supervivencia según el modelo de Cormack–Jolly–Seber. La probabilidad de supervivencia fue explicada por el modelo $\Phi(\text{sexos})$ con un peso de AIC del 54%. Según este modelo la probabilidad de supervivencia es menor en machos (0.94 ± 0.2) que en hembras (0.97 ± 0.1). El modelo de mejor ajuste que describió la tasa de crecimiento poblacional (λ) en el análisis de Pradel fue $\lambda(\text{sexo})$ con un peso de AIC del (58%). El parámetro de crecimiento

poblacional estimado según esta estructura fue menor para machos (1.02 ± 0.018 EE) que para hembras (1.06 ± 0.021 EE).

2.4 REPRODUCCIÓN Y ANIDAMIENTO

A partir de los datos obtenidos mediante las observaciones de campo, se pudo establecer que para la población estudiada, la actividad reproductiva de los machos inicia en los meses de octubre y noviembre. A finales del mes de octubre son evidentes las primeras interacciones agonísticas entre machos, las cuales se continúan hasta el mes de noviembre. Durante el mes de noviembre también es posible observar comportamientos de cortejos y cópula entre machos y hembras (Figura 12, Figura 15).



Figura 12. Comportamientos observados durante la estación reproductiva. A. Interacción agonística entre machos. B. Comportamiento de cópula.

Del total de hembras colectadas el 62% fueron no vitelogénicas, el 6% fueron post-reproductivas y el 32% restante fueron reproductivas. La hembra reproductiva de menor tamaño midió 25.8 cm de LRC. Con base en el análisis del porcentaje de hembras en cada estado reproductivo a través del año, se pudo establecer que existen diferencias en el porcentaje de hembras reproductivas y post-reproductivas a través del año (hembras reproductivas $X^2_{0.05, 12} = 22.5$ $p < 0.001$; post-reproductivas $X^2_{0.05, 12} = 12.8$ $p < 0.001$). Así, la actividad reproductiva de las

hembras se concentró entre los meses de noviembre a febrero, en los cuales se reportó el mayor porcentaje de hembras vitelogénicas (Figura 13).

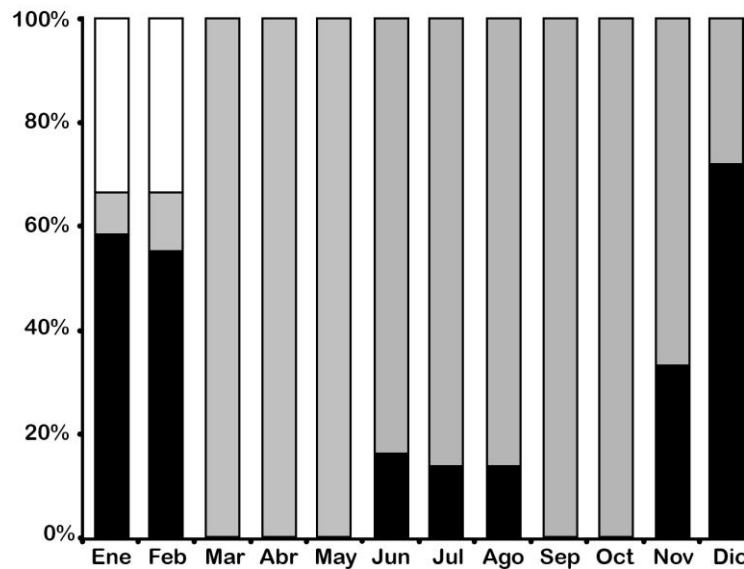


Figura 13. Distribución mensual de los estados reproductivos de las hembras en la población de *I. iguana*. Hembras reproductivas (barras negras), hembras no vitelogénicas (barras grises) y hembras post-reproductivas (barras blancas).

Pese a que actividad reproductiva de las hembras se encuentra concentrada entre los meses de diciembre y enero, también se registraron hembras reproductivas en otros meses del año (junio, julio y agosto; Figura 13). Al comparar el peso corporal de las hembras reproductivas versus las no reproductivas usando LRC como covariable, se pudo corroborar que las hembras vitelogénicas presentan un peso corporal significadamente mayor (ANCOVA $F_{1, 85} = 11.5$ $p = 0.021$; Figura 14).

La temporada de anidamiento en esta población inició en el mes de diciembre y se extendió hasta principios de febrero (Figura 15). Sin embargo, el pico máximo de anidamiento se encontró a finales del mes de diciembre y los primeros días del mes de enero, en este periodo se observaron entre 8 y 12 hembras por sitio de anidamiento. Adicionalmente, se encontró correlación significativa e inversa entre

la precipitación y el número de hembras reproductivas (Spearman, $R = -0.62$, $p = 0.01$).

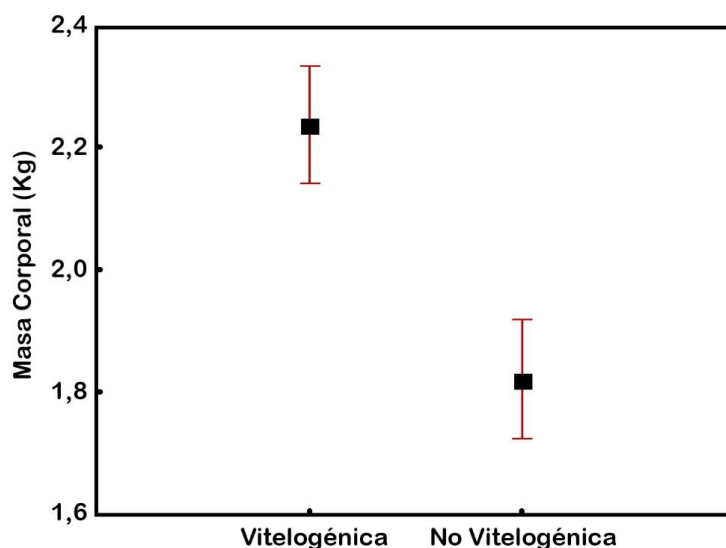


Figura 14. Masa corporal promedio en kilogramos de hembras adultas pertenecientes a los estados reproductivos vitelogénicas y no vitelogénicas en la población. Las barras indican el error estándar.

En total se registraron 9 sitios de anidamiento dentro del área de estudio, 6 de los cuales se ubicaron dentro del campo de golf, principalmente en las áreas asociadas a los hoyos y los bunkers de arena. Con base en los dos nidos monitoreados, se logró establecer que la temperatura de incubación al interior del nido expuesto directamente al sol osciló entre los 29.8 y los 32.1°C siendo en promedio 31.05°C, mientras en el nido bajo sombra parcial se encontró entre los 28 y los 31.3°C siendo en promedio 29.8°C. No se encontraron diferencias en las temperaturas de incubación entre los dos nidos ($Z = 1.87$ $p = 0.97$).

En general, en cada sitio de anidación comunal se registraron entre cuatro y cinco entradas. A partir del conteo de cáscaras encontradas en cinco nidos se estableció un tamaño de postura de 25 huevos (± 7.34 DE). La temporada de eclosión dentro del área de estudio inició en el mes de marzo y se extendió hasta abril (Figura 15). Una vez emergieron de los nidos, los neonatos fueron encontrados en grupos de

entre 5 y 20 individuos ocupando principalmente la vegetación arbustiva, herbácea y en sitios con abundante hojarasca y materia orgánica.

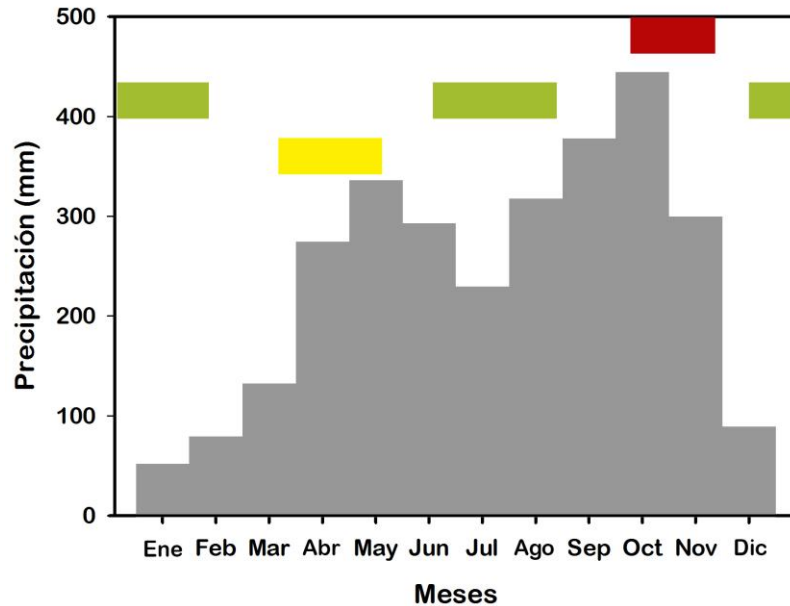


Figura 15. Ciclo reproductivo en la población aquí estudiada y su relación con la precipitación. La barra roja representa los meses en los cuales se registraron comportamientos de cortejo y cópula. Las barras verdes indican los meses en los cuales se registró el anidamiento por parte de las hembras y la barra amarilla muestra los meses en los cuales se registraron eventos de eclosión.

Los individuos recién emergidos de los nidos presentaron una LRC promedio de 7 cm (± 3.87 DE) y una longitud total promedio de 26.93 (± 1.53 DE). La altura máxima de percha a la cual fueron encontrados estos individuos no superó los 2.50 m de altura. Pese a la gran cantidad de neonatos marcados (414) durante la temporada de eclosión y dispersión de los años 2013 y 2014, se registró una baja tasa de recaptura cercana al 6%. Adicionalmente, se pudo establecer que 198 de los neonatos marcados fueron hembras y los 216 restantes machos.

Durante las actividades de campo se observó depredación principalmente de neonatos y juveniles pequeños por parte de animales silvestres tales como aves rapaces (*Milvago chimachima*), garzas (*Butorides striata*) y otras aves (*Crotophaga ani*). Otro de los depredadores naturales identificados en el área de estudio fueron

las babillas (*Caiman crocodilus*), las cuales depredaron generalmente individuos adultos. Finalmente, los gatos domésticos, una especie exótica invasora, depredaron activamente neonatos e individuos juveniles de tallas pequeñas (Figura 16).



Figura 16. Algunos de los depredadores identificados en el área de estudio. A. *Butorides striata* depredando un neonato. B. *Crotophaga ani* depredando un neonato. C. Gato doméstico depredando un neonato iguana. D. *Caiman crocodilus* depredando una iguana adulta.

3 DISCUSIÓN

El aumento de la perturbación antrópica sobre los hábitats naturales, producto de la continua expansión demográfica de la población humana, puede afectar a largo plazo la viabilidad de las poblaciones de animales silvestres, principalmente a especies longevas como es el caso de especies de la familia Iguanidae (Romero y Wikelski, 2002; Lacy y Martins, 2003; Knapp, 2004; Iverson et al., 2006). No

obstante, la evaluación de los impactos (reales y potenciales) sobre las poblaciones de iguana que habitan áreas perturbadas por el hombre requiere el estudio de diversos aspectos de su historia de vida, así como de sus parámetros demográficos (Iverson, 2006). Desafortunadamente, estos datos son escasos para la mayoría de las especies de iguana, muchas de las cuales están en peligro de extinción o enfrentan serias amenazas debido a que son sobreexplotadas por el hombre (ej., Fitch y Henderson, 1977; Harris, 1982; Ruíz y Rand, 1985, Muñoz et al., 2003). En la población estudiada la tasa de crecimiento poblacional estimada sugiere un aumento en tamaño entre el 2% y el 6% y las altas densidades poblacionales observadas sugieren que la presencia continua del hombre en el área de estudio podría estar favoreciendo a la población de iguana, ya que ofrece diversos recursos suplementados y cierto nivel de protección contra algunas amenazas, contrario a lo observado en poblaciones naturales. Así mismo, estos resultados sugieren que dicha población podría no haber alcanzado aún su capacidad de carga, por lo cual no experimenta los efectos asociados a la regulación poblacional tal como la denso-dependencia como ha sido sugerido para otras especies de iguanas (Iverson et al., 2006).

3.1 ESTRUCTURA POBLACIONAL Y DENSIDAD

Los estimados de las proporciones sexuales en poblaciones de iguana verde son por lo general cercanos a 1:1 (machos:hembras) cuando el muestreo incluye la captura de individuos; caso contrario a cuando son estimados con base en la observación de individuos en campo en cuyo caso son por lo general sesgados a favor de las hembras (Muñoz et al., 2003). Nuestros estimados dieron como resultado una proporción sexual que no se desvió significativamente de 1:1. No obstante, se encontraron desviaciones de este patrón en los meses de anidamiento (diciembre, enero) en los cuales la proporción de hembras fue mayor, así como en los meses de apareamiento (octubre y noviembre) en los cuales se invirtió la tendencia. Estas diferencias temporales probablemente son resultado del

sistema de apareamiento polígamo y los comportamientos de anidamiento de la especie. Muñoz et al. (2003) sugirió que el sesgo hacia las hembras observado en sus estimados de proporción sexual en dos poblaciones de iguana verde en la Depresión Momposina en Colombia (1:2.6 para Hatillo de Loba y 1:2.4 para Juan Criollo) es resultado del sistema de apareamiento de la especie. No obstante, es probable que dichos estimados fueran influenciados por sesgos asociados al muestreo pues los machos subadultos que por lo general son difíciles de observar y por lo tanto pueden no ser detectados durante los censos (ej., Dugan, 1980; Rodda, 1992; Muñoz et al., 2003).

Las iguanas verdes generalmente presentan una serie de caracteres sexualmente dimórficos tales como el tamaño corporal, el peso, las dimensiones de la cabeza, la longitud de la cresta dorsal, el tamaño de los poros femorales, entre otros que permiten diferenciar machos de hembras (Müller, 1968; Fitch y Henderson, 1977; Dugan, 1982; Rodda, 1991). Igual que lo reportado en otras poblaciones, en la edad adulta los individuos de la población estudiada presentaron un marcado dimorfismo sesgado hacia los machos, tanto en el tamaño corporal, el largo de la cabeza y demás características antes mencionadas. A pesar que el dimorfismo sexual en tamaño es un carácter generalizado para *I. iguana*, una población que habita en un sistema semiárido en la Isla de Curazao no exhibe dimorfismo sexual en tamaño corporal, pero si en otros atributos tal como la longitud de la cola, la presencia de papada, la longitud de las crestas dorsales y el peso corporal (Bakhuis, 1982). La ausencia de dimorfismo sexual en tamaño posiblemente se encuentre asociada al estrés nutricional que sufren las iguanas en este tipo de hábitats (Bakhuis, 1982). No obstante, pese al marcado dimorfismo sexual presente en adultos los neonatos únicamente presentan dimorfismo en su morfología cloacal (ej., Rivas y Avila, 1996). Así, los caracteres sexuales secundarios comienzan a desarrollarse una vez se da el inicio de la madurez sexual (Dugan, 1982).

La densidad poblacional estimada mediante la metodología de transecto lineal y teniendo en cuenta el modelo de mejor ajuste fue 47.69 adultos*ha⁻¹. Empleando una metodología similar, Muñoz et al. (2013) reportaron las densidades en poblaciones de iguanas no protegidas en dos localidades en la Depresión Momposina en Colombia (8.54 adultos*ha⁻¹ en Hatillo de Loba y 1.43 adultos*ha⁻¹ en Juan Criollo; promediado con base en las densidades por transecto en la Tabla 1 de Muñoz et al., 2013). Otros estimados de densidad poblacional con base en extrapolaciones de observaciones directas de grupos sociales en áreas bajo algún esquema de protección, sugieren densidades de 36 a 50 adultos*ha⁻¹ en La Isla Flamenco, Panamá (Dugan 1982) y de 55 a 364 adultos*ha⁻¹ en los llanos de Venezuela (Rodda 1992). La alta densidad poblacional de iguanas reportada en el área de estudio parece estar asociada a la protección que ofrece el área del club, en cuyas instalaciones está prohibida la persecución y caza de iguanas, así como a la suplementación de algunos recursos indirecta (ej., los sitios de anidamiento en los *bunkers* del campo de golf) y directamente (ej., alimento y agua). Adicionalmente, también puede estar relacionada con las bajas presiones por depredación que enfrentan los individuos adultos (ver abajo).

3.2 TASA DE CRECIMIENTO CORPORAL

En términos generales, las iguanas adultas presentaron tasas de crecimiento significativamente más bajas que los individuos juveniles (Harris, 1982). La población del Magdalena Medio Colombiano aquí estudiada presentó una tasa de crecimiento promedio en juveniles de 0.29 mm/día. Este resultado es similar al promedio reportado para otras poblaciones de la especie a lo largo de su rango de distribución: Isla Barro Colorado, Panamá (0.23 mm/día; Rand y Greene, 1982), Santa Marta, Colombia (0.24 mm/día; Harris, 1982), Ciudad de Belice, Belice (0.22 mm/día; Henderson, 1974), Río Corobici y Río Sandillal, Costa Rica (0.37 y 0.31 mm/día, respectivamente; van Devender, 1982) y Parque Nacional Natural (PNN) Isla de Salamanca, Colombia (aprox. 0.35 mm/día; con base en los datos de

Harris, 1982). Por otra parte, en la población estudiada la tasa de crecimiento fue más lenta en iguanas adultas, para las cuales se estimó en 0.07 mm/día (vs. 0.29 mm/día para juveniles). Estos resultados son similares a los reportados para otra población en el norte de Colombia, PNN Isla de Salamanca, en la cual la tasa de crecimiento para individuos adultos fue calculada en 0.085 mm/día (Harris, 1982).

Con base en las tasas de crecimiento calculadas, los machos de la población estudiada alcanzan el tamaño de madurez sexual entre 1.5 y 1.7 años de vida, mientras las hembras entre 1.9 y 2 años. Harris (1982) reportó que las iguanas hembra de una población en el PNN Isla Salamanca (Colombia) alcanzan la madurez sexual aproximadamente a los 1.5 años de vida. Un poco más temprano a lo reportado en la población aquí estudiada. No obstante, similar a lo observado en este estudio, Harris (1982) considera que dada la variación en las tasas de crecimiento estimadas, es de esperarse que la mayor proporción de hembras de la población sean reproductivas a partir del segundo año de vida. De igual forma, Swanson (1950) sugirió que los tamaños de madurez sexual en una población en Pacora (Panamá) son alcanzados alrededor de los dos años de vida. En contraste, Henderson (1974) encontró que las iguanas de Ciudad de Belice (Belice) alcanzan la madurez sexual después del tercer año de vida.

El estrés nutritivo es el factor que modula las tasas de crecimiento y el tamaño al cual las iguanas alcanzan la madurez sexual (Müller 1968, 1972). Según Müller, las poblaciones que habitan zonas áridas presentan tasas de crecimiento más bajas y alcanzan la madurez sexual a menores tamaños corporales, con respecto a las iguanas de poblaciones en hábitats húmedos; en los cuales se espera que exista una constante oferta de recursos alimenticios. Harris (1982) sugirió que la disponibilidad continua de alimentos en hábitats húmedos en el PNN Isla Salamanca explica las altas tasas de crecimiento encontradas para una población de iguanas en la zona. De igual forma, algunos estudios han mostrado que en poblaciones en hábitats semiáridos y secos las hembras reproductivas presentan

tamaños corporales menores. Por ejemplo, en Michoacán (México) las hembras reproductivas presentan un rango de tamaño corporal entre 23.5 y 40.0 cm ($n = 53$; Alvarado et al., 1995), mientras en Curazao oscilaron entre 15.9 y 33 cm ($n = 104$; Bakhuis, 1982; van MarkenLichtenbelt y Albers, 1993). En contraste, las hembras adultas de poblaciones en hábitats más húmedos en Panamá (desde 34.0 hasta 41.0 cm, $n = 11$; Miller, 1987), Nicaragua ($\bar{x} = 32.4$ cm; Fitch, 1985) y la población aquí estudiada (desde 25.8 hasta 42.5 cm, $n = 109$), aparentemente alcanzan la madurez sexual a tamaños corporales mayores.

Las tasas de crecimiento estimadas para juveniles (0.29 mm/día), los tamaños corporales a los cuales las hembras alcanzan la madurez sexual (desde 25.8 hasta 42.5 cm, $n = 109$) y la aparente disponibilidad continua de alimentos en el área de estudio, los cuales en algunas ocasiones son suplementados, apoyan la conclusión de Müller (1962) según la cual las iguanas que viven en hábitats áridos presentan menores tasas de crecimiento corporal y alcanzan la madurez sexual a tamaños corporales menores, que aquellas poblaciones que ocurren en hábitats húmedos. No obstante, estudios adicionales que cuantifiquen la disponibilidad de alimentos en el lugar de muestreo son necesarios para corroborar esta hipótesis. Así mismo, es necesario realizar futuros monitoreos con el fin de determinar si el rango de tamaños de las hembras reproductivas es confiable, ya que los mismos pueden estar sujetos a sesgos de muestreo pues generalmente las hembras más pequeñas son más difíciles de capturar.

3.3 TASAS DE MORTALIDAD Y SUPERVIVENCIA

La probabilidad de captura en la población aquí estudiada varía a través de los meses, siendo menor entre octubre y noviembre, los cuales coinciden con los meses de mayor precipitación. En contraste, la mayor probabilidad de captura se registró entre los meses de diciembre y enero, en los cuales se concentra el pico de anidamiento y climáticamente corresponden a los meses más secos del año.

Es posible que algunos factores climáticos y comportamentales tengan efecto en la probabilidad de captura de los individuos, haciéndolos más o menos conspicuos y por lo tanto más o menos accesibles a la captura. En efecto, durante la estación lluviosa los individuos generalmente permanecían en perchas altas en donde tomaban las horas de sol diarias, probablemente para evitar los costos energéticos asociados al descenso y ascenso a los árboles. En contraste, durante la temporada de anidación la congregación de hembras en los sitios comunales de anidamiento facilitaba su captura.

Las altas probabilidades de supervivencia estimadas para esta población (machos 94% y hembras 97%), son similares a las reportadas para poblaciones de otras especies de iguana tales como *Cyclura carinata* (machos 95% y hembras 90%; Iverson, 1979), *Dipsosaurus dorsalis* (61%; Krekorian, 1984), *Sauromalus ater* (entre 72% y 74%; Abts, 1987), *Amblyrhynchus cristatus* (machos 79% y hembras 83%; Laurie y Brown, 1990) y *Cyclura cychlura* (entre 87% y 93%; Iverson et al., 2006). Las altas tasas de supervivencias de adultos encontradas en esta población pueden estar relacionadas con la aparente continua disponibilidad de recursos alimenticios en el área de estudio y con la baja diversidad y abundancia de depredadores. Por otra parte, probabilidades de supervivencia más altas en hembras que en machos, han sido reportadas para poblaciones de otras especies de iguana (ej., *Cyclura cychlura*, Iverson et al., 2006; *Amblyrhynchus cristatus*, Laurie y Brown, 1990). Este hecho puede estar asociado a que el comportamiento de los machos los hace más visibles a los depredadores, así mismo, es probable que los encuentros agonísticos entre machos durante la estación reproductiva ocasionalmente concluya con la muerte de algunos individuos (Iverson et al., 2006), evidencia de esto puede ser el alto porcentaje de pérdida o regeneración parcial de la cola encontrados en machos de esta población.

Teniendo en cuenta el valor de λ que describe la tasa de crecimiento poblacional, la población de iguanas aquí estudiada creció a una tasa del 2% para

machos y del 6% para hembras por año. La tasa de crecimiento estimada para la población estudiada, sugiere que la misma tiene el potencial para contrarrestar las bajas tasas de mortalidad presentes en el área de estudio y recuperarse rápidamente. Estos resultados indican, que antes que afectar negativamente, la perturbación antrópica podría estar favoreciendo el crecimiento de la población en el área de estudio, probablemente debido a la suplementación de recursos alimenticios por parte de los trabajadores del club, así como a la ausencia de presiones antrópicas sobre la población. Sin embargo, los valores de las tasas de crecimiento poblacional antes reportadas aplican únicamente para el tiempo particular de estudio (es decir, entre 2013-03 y 2014-04) y no puede ser extrapolada para años posteriores. Por lo tanto, son necesarios muestreos adicionales que permitan determinar la tendencia de la población a través del tiempo, el efecto de la interacción hombre iguana y de la suplementación de recursos alimenticios, entre otros con el fin de establecer, las medidas de manejo necesarias para garantizar su conservación.

3.4 CICLO REPRODUCTIVO

La población de iguana verde aquí estudiada presenta dos temporadas reproductivas al año, contrario a la reportado para otras poblaciones de la especie, las cuales se reproducen una vez al año (Harris, 1982; Rand y Greene, 1982; Bock y Rand, 1989; van MarkenLichtenbelt y Albers, 1993). En esta población, el periodo reproductivo de mayor intensidad inicia a finales de octubre, finalizando el pico máximo de lluvias, cuando los machos establecen sus territorios reproductivos y son evidentes las primeras interacciones agonísticas entre los mismos, así como comportamientos de cortejos y cópula entre machos y hembras, los cuales continúan hasta noviembre. El mayor porcentaje de hembras vitelogénicas fue encontrado entre noviembre y febrero, con un pico máximo en diciembre, al inicio de la temporada de sequía, tiempo durante el cual cerca del 80% de las hembras de la población se encontraban en esta etapa reproductiva.

Los primeros comportamientos de anidación por parte de las hembras se observaron a mediados de diciembre y continuaron hasta febrero, a mediados de la temporada de sequía. Sin embargo, la mayor concentración de hembras en los sitios de anidamiento se observó entre finales de diciembre y principios de enero. La eclosión inició en marzo y continuó hasta abril, con un pico máximo de eclosionantes a finales de marzo, el cual coincide con el inicio de la temporada de lluvias.

Cabe destacar que durante la transición entre las dos temporadas de lluvias (junio y agosto), se registró una baja proporción de hembras vitelogénicas ($\leq 20\%$), lo cual sugiere la presencia de un segundo pico reproductivo en la población. Observaciones similares fueron reportadas por H. Barbosa (com. Pers.) para la misma población en el año 2015, tiempo durante el cual reportó la presencia de hembras vitelogenicas durante el veranillo y neonatos en el mes de octubre. Los comportamientos de anidamiento se observaron entre julio y agosto, finalizando la temporada de menos lluvias. Pese a que no se logró documentar completamente este segundo pico reproductivo, probablemente debido a sesgos en el tiempo de muestreo y la baja proporción de hembras vitelogénicas, se puede sugerir que el ciclo reproductivo en esta población es bimodal con un primer pico muy marcado y un segundo pico de menor intensidad en el que sólo algunas hembras participarían. Similarmente, Rand y Greene (1982) sugieren un segundo pico reproductivo para poblaciones de la especie en Golfo Dulce (Costa Rica), Bocas del Toro (Panamá) y Paramaribo (Surinam), con base en las eclosiones observadas al final de las temporadas de lluvias. Según estos autores, los datos de precipitación de estas localidades sugieren dos aparentes picos secos cada año, lo cual explicaría este patrón reproductivo. Esta afirmación apoya nuestros hallazgos, ya que los datos climáticos de nuestra localidad (Figura 15) muestran un régimen de lluvias bimodal con dos estaciones secas al año, la primera más pronunciada que coincide con el primer pico de reproducción (más marcado) y la segunda menos marcada que coincide con el segundo pico (de menor intensidad).

El ciclo reproductivo de la iguana verde en el área de estudio se relaciona con las fluctuaciones temporales en la precipitación. La temperatura no parece ser un factor importante en esta población debido a que presenta muy pocas variaciones a través de año (Figura 2). En efecto, diversos estudios han mostrado que la estacionalidad de las lluvias se relaciona con los eventos reproductivos de la iguana verde (ej., Fitch y Henderson, 1977; Harris, 1982; Klein, 1982; Rand y Greene, 1982; van Devender, 1982; Casas-Andreu y Valenzuela, 1984; van Marken Lichtenbeldt, 1993; Ferreira et al., 2002). La evidencia recopilada hasta la fecha sugiere un patrón general de reproducción para la iguana verde, en el cual los machos establecen sus territorios reproductivos a inicios de la temporada de sequía, la anidación inicia a mitad de dicha temporada y la eclosión ocurre al comienzo de la temporada de lluvias (Hirth, 1963; Fitch y Henderson, 1977; Harris, 1982; Klein, 1982; Rand y Greene, 1982; van Devender, 1982; Casas-Andreu y Valenzuela, 1984; van MarkenLichtenbeldt, 1993). Cierta grado de variación en este patrón reproductivo ha sido reportado en las fechas de anidamiento en poblaciones de iguana verde (ej., Curazao, Guadalupe, Cozumel, Santa Lucia, Esmeralda, Guayaquil, entre otras), las cuales probablemente se encuentran asociadas a variaciones latitudinales en las variables climáticas (Rand y Greene, 1982; Bock, 2014).

El ciclo reproductivo de *I. iguana* en el área de estudio difiere en tres aspectos del reportado para otras poblaciones de la especie en la Región Caribe de Colombia. Primero, en estas poblaciones la primera temporada reproductiva inicia un mes más tarde, hacia finales de noviembre, cuando se observan los primeros comportamientos de cortejo por parte de los machos, y finaliza a mediados de julio, con la eclosión de los últimos neonatos (Müller, 1972; Harris, 1982; Muñoz et al., 2003). Segundo, el ciclo reproductivo en dichas poblaciones tiene una duración de aproximadamente ocho meses, desde finales de noviembre a mediados de julio (Müller, 1972; Harris, 1982), dos meses más que el observado en la población del

Magdalena Medio. Tercero, en estas poblaciones el inicio del ciclo reproductivo coincide con el inicio de la temporada seca (Müller, 1972; Harris, 1982), mientras en la población estudiada, este inicia al final de la temporada de lluvias. Las diferencias en los tiempos de reproducción en iguana verde han sido relacionadas a variaciones estacionales en la disponibilidad de recursos y en las condiciones favorables para la reproducción (ej., recursos alimenticios para suplir los requerimientos energéticos para la producción de huevos y condiciones ambientales favorables para la incubación de los mismos), siendo la disponibilidad de hojas jóvenes que sirvan de alimento para las iguanas eclosionantes probablemente el factor determinante en los tiempos del ciclo reproductivo (Van MarkenLichtenbelt, 1993). En este sentido, la presencia de una segunda temporada de lluvias seguida de un “veranillo” en el área de estudio, podría explicar en parte las variaciones en el ciclo reproductivo antes mencionadas, así como la presencia de un segundo evento reproductivo durante el año. No obstante, investigaciones adicionales de la disponibilidad temporal de recursos alimenticios para los neonatos y de las condiciones ambientales locales son necesarias para corroborar estas observaciones.

Durante la temporada de anidamiento se registraron nueve sitios comunales de anidación, a cada uno de los cuales concurrían diariamente entre 5 y 8 iguanas a depositar sus huevos. Sorprendentemente, no se evidenció la presencia de nidos individuales (solitarios) en la población, lo cual puede estar relacionado con la alta densidad de hembras presente en la misma. El anidamiento comunal ha sido reportado para otras poblaciones de iguana verde en donde las hembras se congregan a altas densidades en un mismo sitio de ovoposición, para lo cual construyen complejas redes de túneles que son utilizados como sitios comunales de anidamiento (Rand y Dugan, 1983; Bock y Rand, 1989; Mora, 1989). El anidamiento comunal es un comportamiento ampliamente reportado en diversas especies de la familia Iguanidae (ej., *Amblyrhynchus cristatus*, Carpenter, 1966; *I. iguana*, Rand, 1968; *Cyclura cornuta*, Wiewandt, 1977; *Conolophus pallidus*,

Christian y Tracy, 1982; *Conolophus subcristatus*, Werner, 1983; *Ctenosaura similis*, Rand y Dugan, 1983). La elección del sitio de anidación por parte de las hembras es considerado una forma importante de cuidado parental en la mayoría de los escamados, ya que los mismos dejan sus huevos desprotegidos poco después de la ovoposición (Blouin-Demers et al., 2004). En efecto, en sitios de anidamiento comunal en Panamá, algunas iguanas verdes defienden sus nidos hasta por cuatro días (Wiewandt, 1982; Bock y Rand, 1989). Sin embargo, este tipo de comportamiento no fue evidenciado en las hembras de la población estudiada.

Se ha propuesto que el anidamiento comunal en iguanas se encuentra relacionado a la escasez de sitios adecuados para la ovoposición (ej., Wiewandt, 1982; Mora, 1989). Esto parece ser cierto para la población del área de estudio, en donde los únicos sitios aparentes para el anidamiento consisten de los bunkers de arena propios del campo de golf y las áreas adyacentes de acumulación de residuos orgánicos. No obstante, para otras poblaciones en Panamá y Costa Rica se ha reportado la presencia de sitios potenciales de anidación no utilizados, adyacentes a los sitios utilizados como nidos comunales (Rand y Dugan, 1983; Mora, 1989). Se ha propuesto que el anidamiento comunal presenta ciertas ventajas con respecto al anidamiento en solitario, ya que reducen el costo energético asociado a la construcción de nidos profundos y complejos, promueven la formación de grupos sociales y disminuyen la probabilidad de depredación de hembras reproductivas, huevos y neonatos (Drummond y Burghardt, 1982; Wiewandt, 1982; Rand y Dugan, 1983; Mora 1989). Por otra parte, existen algunos riesgos asociados a este comportamiento, por ejemplo interacciones agonísticas entre hembras por los sitios de anidación y remoción y/o destrucción de huevos por parte de otras hembras en anidación; así mismo, un conjunto de nidos puede ser más atractivo para depredadores potenciales que un nido en solitario (Wiewandt, 1982; Bock y Rand, 1989). No obstante, las causas que promueven este tipo de

comportamiento, así como los factores relacionados con el mismo, representan un interesante campo para investigaciones futuras.

Algunos estudios (Bock et al., 1998) han demostrado que los rangos de tolerancia a las condiciones microclimáticas durante la incubación de los huevos de iguana verde son más amplios de lo reportado inicialmente (Licht y Moberly, 1965; Rand, 1968, 1972). Bock et al. (1998) reportaron las temperaturas promedio del suelo a 30 cm de profundidad para áreas boscosas (entre 26.8 y 27.3°C) y claros expuestos (entre 31.1 y 31.2°C) con actividad de anidación en la Isla Barro Colorado, Panamá. Estas temperaturas son congruentes con las encontradas en nidos que se encontraban parcialmente a la sombra (entre 28.9 y 31.4°C) y nidos expuestos al sol (entre 29.7 y 32.2°C) en el área de estudio. Sin embargo, pese a que la temperatura promedio del suelo que registramos en los sitios expuestos al sol fue más alta, no se encontraron diferencias significativas con respecto a sitios parcialmente a la sombra. Por tal razón sospechamos que independientemente de la ubicación espacial del nido (sombra parcial o sol), la duración de los periodos de incubación debe ser similar dentro de la población. No obstante, estas observaciones deben ser corroboradas debido a que los tiempos de incubación y la supervivencia de los huevos en iguanas pueden variar dependiendo de otros factores diferentes a la temperatura, tales como el tiempo de desove, la profundidad del nido, la humedad relativa del nido, entre otros (Bock et al., 1998; Iverson et al., 2004; Morrison et al., 2009).

La rápida dispersión de los grupos eclosionantes puede estar relacionada con la baja tasa de recaptura de los mismos en el área de estudio (6%). En efecto, una vez finaliza el periodo de incubación, la gran mayoría de los individuos eclosionantes emergen de los nidos y conforman grupos sociales (entre 5 y 20 individuos) que dispersan rápidamente lejos de los sitios de anidamiento comunal. Este fenómeno ha sido reportado en otras poblaciones de iguana verde y aparentemente se encuentra relacionado con una “mejora” en la orientación de los

eclosionantes en el medio circundante y con una reducción en el riesgo de depredación de los mismos (Burghardt, 1977; Burghardt et al., 1977; Burghardt y Rand, 1985; Drummond y Burghardt, 1982). Estos resultados son congruentes con los obtenidos por Burghardt et al. (1977), quienes reportaron tasas de recaptura del 4% para individuos eclosionantes en la Isla de Slothia en Panamá, las cuales relacionan con la rápida dispersión de los mismos fuera del área de estudio. No obstante, es claro que otros factores tales como la depredación y una baja detección de los individuos eclosionantes, pueden explicar la baja tasa de recaptura observada en el presente estudio.

3.5 DEPREDACIÓN

Las iguanas presentan una gran variedad de enemigos naturales, siendo los huevos y los juveniles los estados con mayor tasa de depredación (Greene et al., 1978; Rivas et al., 1998). En ambientes naturales, los nidos de iguana son depredados por serpientes y mamíferos (Mora, 1989; Rand y Robinson, 1969), mientras los neonatos y juveniles son depredados por lagartos, serpientes, aves y mamíferos (Greene et al., 1978; van Devender, 1982; Rivas et al., 1998; Engeman et al., 2005; Knapp y Abarca, 2009). Los adultos también son vulnerables a la depredación, pero a una menor tasa, por serpientes, aves rapaces y mamíferos, principalmente cánidos y félidos silvestres (Swanson, 1950; Greene, et al., 1978; Rivas et al., 1998). La baja frecuencia de eventos de depredación observados durante el presente estudio probablemente fue resultado de la baja diversidad faunística presente en el área de estudio. En consecuencia, las iguanas de esta población presentan pocos depredadores naturales. Estas observaciones son congruentes con las reportadas por Muñoz et al. (2003) quienes encontraron pocas evidencias de depredación de nidos en dos poblaciones de iguana en áreas poco biodiversas en la Depresión Momposina, Colombia. La mayor amenaza para los neonatos y juveniles de la población estudiada son los gatos domésticos, los cuales a diferencia de los depredadores naturales pueden llegar a ser un problema

debido a su abundancia en el área de estudio. En efecto, la introducción y posterior establecimiento de poblaciones ferales de perros y gatos ha sido propuesta como uno de los factores que promovieron la reducción del rango de distribución de la iguana *Cyclura pinguis* en la Isla Anegada (Mitchell, 1999) y de *Cyclura carinata* en la Isla Caicos (Iverson, 1978).

CONCLUSIÓN

Esta población de *Iguana iguana* presenta ciertas características que difieren de lo reportado para otras poblaciones, especialmente la existencia de dos eventos reproductivos por año y las altas densidades poblacionales. Estas características podrían ser consecuencia de algunos factores tales como la protección y la suplementación de recursos en este hábitat intervenido podrían estar favoreciendo el crecimiento poblacional. No obstante, es probable que la población se encuentre en una fase de crecimiento al no haber alcanzado su capacidad de carga y no esté experimentando aun los efectos de la regulación poblacional. De esta forma uno de estos factores, o una combinación de los mismos, podría estar promoviendo la variación de estas características en la población. Sin embargo, se requieren estudios futuros para determinar la tendencia de esta población a largo plazo, el efecto de la intervención antrópica y de la suplementación de recursos alimenticios en área de estudio, así como los efectos de la regulación poblacional sobre las características demográficas de la población.

BIBLIOGRAFÍA

Abts, M.L. 1987. Environment and variation in life history traits of the chuckawalla, *Sauromalus obesus*. *Ecological Monographs*, 57: 215–232.

Akaike, H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. pp. 267–28. En: B.N. Petrov & F. Csaki (Eds.). *Second International Symposium on Information Theory*, second ed. Akademiai Kiado, Budapest, Hungary.

Alvarado, J.L., L. Ibarra, I. Suazo, G. Rodríguez & R. Zamora. 1995. Reproductive characteristics of a green iguana (*Iguana iguana*) population of the west coast of Mexico. *Southwestern Naturalist*, 40: 234–237.

Andrews, R.M. 1982. Patterns of growth in reptiles. pp. 272–320. En: C. Gans & F.H. Pough (Eds.) *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York, USA.

Bakhuis, W.L. 1982. Size and sexual differentiation in the lizard *Iguana iguana* on a semi-arid island. *Journal of Herpetology*, 16: 322–325.

Blouin-Demers, G., P.J. Weatherhead & J.R. Row. 2004. Phenotypic consequences of nest-site selection in black rat snakes (*Elaphe obsoleta*). *Canadian Journal of Zoology* 82:449-456.

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. 2014. *Iguana iguana* (Linnaeus 1758), Iguana verde, Iguana común. Catálogo de Anfibios y Reptiles de Colombia, 1: 10–14.

Bock, B.C., A.S. Rand & G.M. Burghard. 1985. Seasonal migration and nesting site fidelity in the green iguana. Contributions in Marine Science Supplement, 27: 435–443.

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.

Boyce, M.S., C.V. Haridas, C.T. Lee & the NCEAS Stochastic Demography Working Group. 2006. Demography in an increasingly variable world. Trends in Ecology & Evolution, 21: 141–148.

Buckland, S.T., D.R. Anderson, K.P. Burnham, J.L. Laake, D.L. Borchers & L. Thomas. 2001. Introduction to Distance Sampling. Oxford University Press, Oxford.

Buckland, S.T., D.R. Anderson, K.P. Burnham, J.L. Laake, D.L. Borchers & L. Thomas. 2004. Advanced Distance Sampling. Oxford University Press, Oxford.

Burghardt, G.M. & A.S. Rand. 1985. Group size and growth rate in hatchling green iguanas (*Iguana iguana*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 18: 101–104.

Burghardt, G.M. 1977. Of iguanas and dinosaurs: Social behavior and communication in neonate reptiles. American Zoologist, 17: 177–190.

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.

Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2004. Multimodel inference understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research*, 33: 261–304.

Carpenter, C.C. 1966. The marine iguana of the Galapagos Islands, its behavior and ecology. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 34: 329–376.

Casas-Andreu, G. & G. Valenzuela-Lopez. 1984. Observaciones sobre los ciclos reproductivos de *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (Reptilia: Iguanidae) en Chamela, Jalisco. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología*, 2: 253–262.

Christian, K.A. & C.R. Tracy. 1982. Reproductive behavior of Galapagos land iguanas (*Conolophus pallidus*) on Isla Santa Fe, Galapagos. pp. 366–379. En: G.M. Burhgardt & A.S. Rand (Eds.). *Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation*. Noyes, Park Ridge, New Jersey, USA.

CITES. 2016. Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. Washington D.C, USA. Disponible en <https://www.cites.org/>.

Cooke, R.G., M. Jiménez & A.J. Ranere. 2007. Influencia humanas sobre la vegetación y fauna de vertebrados de Panamá: Actualización de datos arqueozoológicos y su relación con el paisaje antrópico durante la época precolombina. pp. 562–593. En: E.C. Leigh, Jr., E.A. Herre, J.B.C. Jackson & F. Santos-Granero (Eds.). *Ecología y Evolución en los Trópicos*. Editora Nova Art, Panamá.

Cormack, R.M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*, 51: 429–438.

Drummond, H. & G.M. Burghardt. 1982. Orientation in dispersing hatchling green iguanas, *Iguana iguana*. pp. 271–291. En: G.M. Burghardt & A.S. Rand (Eds.). Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation. Noyes, Park Ridge, New Jersey, USA.

Dugan, B.A. 1980. A field study of the social structure, mating system, and display behavior of the green iguana (*Iguana iguana*). Ph.D. dissertation, University of Tennessee, Knoxville, USA.

Dugan, B.A. 1982. The mating behavior of the green iguana (*Iguana iguana*). pp. 320–339. En: G.M. Burghardt & A.S. Rand (Eds.). Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation. Noyes, Park Ridge, New Jersey, USA.

Dunham, A.E. 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. Ecology, 59: 770–778.

Engeman, R.M., E.M. Sweet & H.T. Smith. 2005. *Iguana iguana* (green iguana). Predation. Herpetological Review, 36: 320.

Etheridge, R.E. 1982. Checklist of the iguanine and Malagasy iguanid lizards. pp 7–37. En: G.M. Burghardt & A.S. Rand (Eds.). Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation. Noyes, Park Ridge, New Jersey, USA.

Ferreira, A., I.A. Laura & H. Dolder. 2002. Reproductive cycle of male green iguanas, *Iguana iguana* (Reptilia: Sauria: Iguanidae), in the Pantanal region of Brazil. Brazilian Journal of Morphological Sciences 19: 23–8.

Fitch, H.S. & R.W. Henderson. 1977. Age and sex differences, reproduction, and conservation of the green iguana. Contributions in biology and geology of Milwaukee Public Museum, 13: 1–21.

Fitch, H.S. 1985. Variations in clutch and litter size in New World reptiles. Miscellaneous publication, Natural History Museum of University of Kansas, 76: 17–21.

Fitch, H.S., R.W. Henderson & D.M. Hillis. 1982. Exploitation of iguanas in Central America. pp. 397–416. En: G.M. Burghardt & A.S. Rand (Eds.). Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation. Noyes, Park Ridge, New Jersey, USA.

Franco, M. & J. Silvertown. 2004. A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology*, 85: 531–538.

Greene, H.W., G.M. Burghardt, B.A. Dugan & A.S. Rand. 1978. Predation and the defensive behavior of green iguanas (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology*, 12: 169–176.

Harris, D.M. 1982. The phenology, growth and survival of the green iguana, (*Iguana iguana*), in northern Colombia. pp. 150–161. En: G.M. Burghardt & A.S. Rand (Eds.). Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation. Noyes, Park Ridge, New Jersey, USA.

Hayes, W., R. Carter & N. Mitchell. 1999. Marking Techniques. pp. 77–79. En: A. Alberts (Eds.). West Indian Iguanas: Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC West Indian Iguana Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

Henderson, R.W. 1974. Aspects of the ecology of the juvenile common iguana (*Iguana iguana*). *Herpetologica*, 30: 327–332.

Hijmans, R.J., L. Guarino, C. Bussink, I. Barrantes & E. Rojas. 2002. DIVA-GIS, versión 2. Sistema de Información Geográfica para el Análisis de Datos de Biodiversidad. Manual. International Potato Center, Lima, Peru.

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

Holdridge, L.R., W. Grenke, W.H. Hatheway, T. Liang & J.A. Tosi. 1971. Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study. Pergamon Press, Oxford, UK.

Iverson, J.B. 1978. The impact of feral cats and dogs on populations of the West Indian rock iguana, *Cyclura carinata*. *Biological Conservation*, 14: 63–73.

Iverson, J.B. 1979. Behavior and ecology of the rock iguana, *Cyclura carinata*. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences Series*, 24: 175–358.

Iverson, J.B., K.N. Hines & J.M. Valiulis. 2004. The nesting ecology of the Allen Cays rock iguana *Cyclura cythlura inornata* in the Bahamas. *Herpetological Monographs*, 18: 1–36.

Iverson, J.B., S.J. Converse, G.R. Smith & J.M. Valiulis. 2006. Long-term trends in the demography of the Allen Cays Rock Iguana (*Cyclura cythlura inornata*): Human disturbance and density-dependent effects. *Biological Conservation*, 132: 300–310.

Jolly, G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, 52: 225–247.

Klein, E.H. 1982. Reproduction of the green iguana (*Iguana iguana* L.) in the tropical dry forest of southern Honduras. *Brenesia*, 19: 301–310.

Knapp, C.R. & J.G. Abarca. 2009. Effects of radio transmitter burdening on locomotor ability and survival of iguana hatchlings. *Herpetologica*, 65: 363–372.

Knapp, C.R. 2004. Ecotourism and its potential impact on iguana conservation in the Caribbean. pp. 290–301. En: A. Alberts, R. Carter, W. Hayes & E. Martins (Eds.). *Iguanas: Biology and Conservation*. University of California Presses, Berkeley, USA.

Lacy, K.E. & E.P. Martins. 2003. The effect of anthropogenic habitat usage on the social behaviour of a vulnerable species, *Cyclura nubila*. *Animal Conservation*, 6: 3–9.

Lancia, R.A., J.D. Nichols & K.H. Pollock. 1994. Estimating the number of animals in wildlife populations. pp. 103–153. En: T.A. Bookhout (Eds.). *Research and management techniques for wildlife and habitats*. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland, USA.

Lara-López, M.S. & A. González-Romero. 2002. Alimentación de la iguana verde *Iguana iguana* (squamata: iguanidae) en La Mancha, Veracruz, México. *Acta zoológica mexicana*, 85: 139–152.

Laurie, W.A. & D. Brown. 1990. Population biology of marine iguanas (*Amblyrhynchus cristatus*). II. Changes in annual survival rates and the effects of size, sex, age and fecundity in a population crash. *Journal of Animal Ecology*, 59: 529–544.

Lebreton, J.-D., K.P. Carpenter, J. Clobert & D.R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62: 67–118.

Lemos-Espinal, J.A. & R.E. Ballinger. 1995. Ecology of growth of the high altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of Iztaccihuatl Volcano, Puebla, México. Transactions of the Nebraska Academy of Sciences, 22: 77–85.

Licht, P. & W.R. Moberly. 1965. Thermal requirements for embryonic development in the tropical lizard *Iguana iguana*. Copeia, 1965: 515–517.

López-Torres, A.L., H.J. Claudio-Hernández, C.A. Rodríguez-Gómez, A.V. Longo & R.L. Joglar. 2012. Green Iguanas (*Iguana iguana*) in Puerto Rico: is it time for management? Biological invasions, 14: 35–45.

Martínez, D. & J.R. Gómez. 2013. The Use of Green Iguanas in Fonseca, Colombia. TRAFFIC Bulletin, 25: 73–78.

Mendoza-S, J.E., F.H. Lozano-Zambrano & G. Kattán. 2006. Composición y estructura de la biodiversidad en paisajes transformados terrestres en Colombia. pp. 67–84. En: M.E. Chaves & M. Santamaría (Eds.). Informe sobre el avance en el conocimiento y la información de la biodiversidad 1998-2004. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia.

Metcalf, C.J.E. & S. Pavard. 2007. Why evolutionary biologists should be demographers. Trends in Ecology & Evolution, 22: 205–212.

Mitchell, N. 1999. Effect of introduced ungulates on density. Dietary preferences, home range, and physical condition of the iguana (*Cyclura pinguis*) on Anegada. Journal of Herpetology, 55: 7–17.

Mora, J.M. 1989. Eco-behavioral aspects of two communally nesting iguanines and the structure of their shared nesting burrows. *Herpetologica*, 45: 293–298.

Morales-Mávila, J.E., R.C. Vogt & H. Gadsden-Esparza. 2007. Desplazamientos de la iguana verde, *Iguana iguana* (Squamata: Iguanidae) durante la estación seca en La Palma, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 55:709–715.

Morrison, S.F., P.S. Harlow & J.S. Keogh. 2009. Nesting ecology of the critically endangered Fijian Crested Iguana *Brachylophus vitiensis* in a Pacific tropical dry forest. *Pacific Conservation Biology*, 15: 135–147.

Müller, H.V. 1968. Untersuchungen über wachstum und altersverteilung einer population des Grünen Leguans *Iguana iguana iguana* L. (Reptilia: Iguanidae). *Mitteilungen aus dem Instituto Colombo-Alemán de Investigaciones Científicas*, 2: 57–65.

Müller. H.V. 1972. Ökologische und ethologische studien an *Iguana iguana* (Reptilia-Iguanidae) in Kolombien. *Zoologische Beitrage*, 18: 109–131.

Muñoz, E.M., A.M. Ortega, B.C. Bock & V.P. Páez. 2003. Demografía y ecología de anidación de la iguana verde, *Iguana iguana* (Squamata: Iguanidae), en dos poblaciones explotadas en la Depresión Momposina, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 51: 229–240.

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.

Pinacho-Santana, B., J.L. Arcos-García, R. López-Pozos, G.D. Mendoza-Martínez & F.X. Plata Pérez. 2010. Parámetros reproductivos de la iguana verde (*Iguana*

iguana) en condiciones de cautiverio en Oaxaca, México. Revista Científica, FCV-LUZ, XX: 467–472.

Plan de Desarrollo Barrancabermeja. 2012. Caracterización básica del municipio. Documento técnico. Barrancabermeja, Santander, Colombia.

Powell, R. 2013. *Cyclura onchiopsis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013. Disponible en <http://www.iucnredlist.org/>.

Pradel, R. 1996. Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. Biometrics, 52: 703–709.

Pratt, N.C., J.A. Phillips, A.C. Alberts & K.S. Bolda. 1994. Functional versus physiological puberty: An analysis of sexual bimaturism in the green iguana, *Iguana iguana*. Animal Behaviour, 47: 1101–1114.

R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Rand, A.S. & B.A. Dugan. 1983. Structure of complex iguana nests. Copeia, 1983: 705–711.

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, A.S. & H.W. Greene. 1982. Latitude and climate in the phenology of reproduction in the green iguana. pp. 142–149. En: G.M. Burghardt & A.S. Rand (Eds.). Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation. Noyes, Park Ridge, New Jersey, USA.

Rand, A.S. & M. Robinson. 1969. Predation on iguana nests. *Herpetologica*, 25: 172–174.

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. 1984. Clutch size in *Iguana iguana* in central Panamá. pp. 115–122. En: R.A. Segal, L.E. Hunt, J.I. Knight, L. Malaret & N.L. Zuschlag (Eds.). *Vertebrate ecology and systematics. Special Publication, Natural History Museum of University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA.*

Rand, A.S., B.A. Dugan, H. Montza & D. Vianda. 1990. The diet of a generalized folivore: *Iguana iguana* in Panama. *Journal of Herpetology*, 24: 211–214.

Rivas, J.A. & T.M. Avila. 1996. Sex identification in juvenile green iguanas (*Iguana iguana*) by cloacal analysis. *Copeia*, 1996: 219–221.

Rivas, J.A., C. Molina & T.M. Avila. 1998. *Iguana iguana* (green iguana). Juvenile predation. *Herpetological Review*, 29: 238–239.

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. 1990. Highway madness revisited: Roadkilled *Iguana iguana* in the llanos of Venezuela. *Journal of Herpetology*, 24: 209–211.

Rodda, G.H. 1991. Sexing *Iguana iguana*. Bulletin of the Chicago Herpetological Society, 26: 173–175.

Rodda, G.H. 1992. The mating behavior of *Iguana iguana*. Smithsonian Contributions to Zoology, 534: 1–40.

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.

Romero, L.M. & M. Wikelski. 2002. Exposure to tourism reduces stress-induced corticosterone levels in Galapagos marine iguanas. Biological Conservation, 108: 371–374.

Ruiz, A. & A.S. Rand. 1985. Las iguanas y el hombre en Panamá. pp. 243–249. En: S. Heckadon-M & J. Espinosa (Eds.). Agonía de la Naturaleza, Impretex SA, Panamá.

Schoener T.W. & A. Schoener. 1978. Estimating and interpreting body-size growth in some Anolis lizards. Copeia, 1978: 390–405.

Seber, G.A. 1965. A note on the multiple recapture census. Biometrika, 52: 249–259.

Stephen, C., S. Pasachnik, A. Reuter, P. Mosig, L. Ruyle & L. Fitzgerald. 2011. Survey of status, trade, and exploitation of Central American iguanas. Report, Department of Interior, United States Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., USA.

Swanson, P.L. 1950. The iguana *Iguana iguana iguana* (L). Herpetologica, 6: 187–193.

Thomas, L., S.T. Buckland, E.A. Rexstad, J.L. Laake, S. Strindberg, S.L. Hedley, J.R.B. Bishop, T.A. Marquez & K.P. Burnham. 2010. Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. The Journal of Applied Ecology, 47: 5–14.

Troyer, K. 1982. Transfer of fermentative microbes between generations in a herbivorous lizard. Science, 216: 540–542.

Troyer, K. 1984. Diet selection and digestion in *Iguana iguana*: The importance of age and nutrient requirements. Oecologia, 61: 201–207.

Uetz, P. & J. Hošek. 2015. The Reptile Database. Disponible en <http://www.reptile-database.org>.

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, En: G.M. Burhgardt & A.S. Rand (Eds.). Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation. Noyes, Park Ridge, New Jersey, USA.

van MarkenLichtenbelt, W.D. 1993. Optimal foraging of a herbivorous lizard, the green iguana in a seasonal environment. Oecologia, 95: 246–256.

van MarkenLichtenbelt, W.D. & K.B. Albers. 1993. Reproductive adaptations of the green iguana on a semiarid island. Copeia, 1993: 790–798.

van Tienderen, P.H. 2000. Elasticities and the link between demographic and evolutionary dynamics. Ecology, 81: 666–679.

von Bertalanffy, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Quarterly Review of Biology*, 32: 217–231.

Weiwandt, T.A. 1982. Evolution of nesting patterns in iguanine lizards. pp. 119–141. En: G.M. Burhgardt & A.S. Rand (Eds.). *Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation*. Noyes, Park Ridge, New Jersey, USA.

Werner, D.I. 1983. Reproduction in the Iguana *Conolophus subcristatus* on Fernandina Island, Galapagos: Clutch Size and Migration Costs. *The American Naturalist*, 121: 757–775.

White, G.C. & K.P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 Supplement, 120–138.

Wiens, J.J. & B.D. Hollingsworth. 2000. War of the iguanas: conflicting molecular and morphological phylogenies and long-branch attraction in iguanid lizards. *Systematic Biology*, 49: 143–159.

Wiewandt, T.A. 1977. Ecology, behavior, and management of the Mona Island Ground Iguana, *Cyclura stejnegeri*. Ph.D. dissertation, Cornell University, Ithaca, New York, USA.

Zamora-Abrego, J.G., J.J. Zúñiga-Vega & A.M. Ortega-León. 2012. Ecología del crecimiento de una lagartija del género *Xenosaurus* Peters 1861 (Squamata: Xenosauridae) en la Reserva de la Biósfera, Sierra Gorda, Querétaro, México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 85: 321–333.

Zamora-Ábrego, J.G., Y.M. Chang, J.J. Zúñiga-Vega, A. Nieto-Montes de Oca & J.B. Johnson. 2010. Demography of a knob-scaled lizard in northeastern Querétaro, México. *Herpetologica*, 66: 39–51.

Zúñiga-Vega J.J., R.I. Rojas-González, J.A. Lemos-Espinal & M.E. Pérez-Trejo. 2005. Growth ecology of the lizard *Xenosaurus grandis* in Veracruz, México. *Journal of Herpetology*, 39: 433–44