



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Frugivoría y ámbito hogareño de la
iguana verde (*Iguana iguana* L.) en una
zona de la región de Los Tuxtlas,
Veracruz, México**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)**

PRESENTA

JORGE EUFRATES MORALES MÁVIL

DIRECTOR DE TESIS: DR. RICHARD CARL VOGT

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE, 2010



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Richard C. Vogt, director de la tesis, así como a los miembros del Comité tutorial, Dr. Héctor Gadsden Esparza, Dr. Rodolfo Dirzo Minjares y Dr. Carlos Vázquez Yanes (qpd). Asimismo, a los revisores y jurados Dr. Oscar Flores Villela, Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales, Dr. Fausto Méndez de la Cruz y Dr. Juan Carlos Serio Silva, por sus comentarios y sugerencias.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca número 48179 otorgada al autor. Así también a la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM, por la beca complementaria otorgada para manutención y seguro médico.

A Marco Antonio López Luna y Margarita Garza Castro que ayudaron sustancialmente durante el desarrollo del proyecto, tanto en campo como en laboratorio. Mención especial para ti Margarita que sin tu invaluable apoyo y amistad no hubiera terminado esto.

A la familia Faranoni Fernández por su apoyo en la captura y mantenimiento de las iguanas, especialmente a doña María (qpd). Al Profesor Gonzalo Pérez Higareda (qpd) por todas las enseñanzas durante mi estancia en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. A Santiago Sinaca y Gonzalo Castillo por su apoyo en la identificación de material botánico.

A Laura E. Domínguez Domínguez (qpd) y Paulo César Quintana Morales, por su apoyo y sugerencias en el análisis estadístico.

A todos los que me ayudaron e impulsaron de otra forma, gracias de verdad, familia, compañeros y amigos.

INDICE

RESUMEN	4
ABSTRACT	5
PRESENTACIÓN GENERAL	6
CAPÍTULO 1.	
Frugivoría y dispersión de semillas	8
1.1. MARCO TEÓRICO	9
1.1.1. La dieta de la iguana verde	9
1.1.2. Adaptaciones digestivas a la herbivoría	12
1.1.3. germinación de semillas	14
1.1.4. Dispersión de semillas	15
1.2. OBJETIVOS	21
1.3. MATERIALES Y MÉTODOS	21
1.3.1. Sitio de estudio	21
1.3.2. Captura de ejemplares	23
1.3.3. Identificación del material vegetal en heces	24
1.3.4. Pruebas de germinación	24
1.3.5. Descripción fenológica de la vegetación	24
1.4. RESULTADOS	25
1.4.1. Captura de iguanas y colecta de muestras	25
1.4.2. Identificación de semillas extraídas de las muestras fecales	26
1.4.3. Pruebas de germinación	31
1.5. DISCUSIÓN	46
1.5.1. Frugivoría	46
1.5.2. Germinación	51
CAPITULO 2	
Ámbito hogareño	55
2.1. MARCO TEÓRICO	56
2.1.1. El concepto de ámbito hogareño	56
2.1.2. El ámbito hogareño en iguanas	57
2.2. MATERIALES Y MÉTODOS	58
2.2.1. Estimación del ámbito hogareño	59
2.2.2. Análisis estadístico	60
2.2.3. Análisis de la vegetación	60
2.3. RESULTADOS	61
2.3.1. Monitoreo de la vegetación	61
2.3.2. El ámbito hogareño de la iguana verde	63
2.4. DISCUSIÓN	67
DISCUSIÓN GENERAL	70
CONCLUSIONES GENERALES	70
LITERATURA CITADA	77

RESUMEN

Este trabajo fue realizado con el objetivo de evaluar el potencial de la iguana verde como un dispersor de semillas en un fragmento de bosque tropical. Las iguanas fueron colectadas y mantenidas cautivas; las semillas fueron separadas de sus heces y plantadas junto con semillas control. Asimismo, se colectaron datos de los patrones fenológicos de la producción de frutos en el área. Se realizaron transectos para mapear los individuos arbóreos estimando la densidad, dominancia y frecuencia de cada especie. Los desplazamientos y actividad de las iguanas fueron registrados por radioteleetría. Los transmisores fueron implantados quirúrgicamente en ocho iguanas adultas (cuatro hembras y cuatro machos). La longitud hocico-cloaca fue usada para determinar las relaciones entre la talla y el tamaño del ámbito hogareño. Para estimar el tamaño del ámbito hogareño, se usaron tres o más puntos de cada registro individual. El ámbito hogareño se estimó por el método de polígono mínimo convexo, utilizando el programa McPAAL. Los resultados muestran una correlación positiva y significativa entre la proporción de especies fructificando y el índice de diversidad dietaria (H'). Se sugiere que existen especies vegetales que constituyen la fuente primaria de recursos para las iguanas, las cuales tienen amplios periodos de fructificación en el área. Las iguanas verdes operan como frugívoros oportunistas más que como consumidores selectivos. Las iguanas pueden ayudar a reducir el tiempo para la germinación de la mayoría de las semillas que consumen. Las iguanas fueron radio-localizadas principalmente sobre árboles (56% entre 3 y 9 metros del piso); solo el 4% de las veces fueron ubicadas por debajo de 3m (piso del bosque). El ámbito hogareño fue más grande en los machos que en las hembras ($9\ 158.06 \pm 3\ 025.3\text{m}^2$ vs. $6\ 591.24 \pm 4\ 001.1\ \text{m}^2$), aunque no se encontraron diferencias significativas ($t= 0.51$, $p>0.05$). La longitud hocico-cloaca estuvo correlacionada positivamente tamaño del ámbito hogareño ($r= 0.76$; $g1= 7$; $p<0.05$). Se observaron grandes traslapes entre los polígonos estimados de ambos sexos, con excepción de un macho que estuvo separado del resto. El conglomerado de los ámbitos hogareños de ambos sexos se ubicó principalmente siguiendo los ríos, por lo cual usan principalmente la vegetación riparia para forrajear. Los resultados respaldan la hipótesis de que la iguana verde es un herbívoro generalista que incluye frutos para complementar su dieta a lo largo del año. La iguana verde es un herbívoro oportunista que consume frutos de diferentes biotipos vegetales dentro de su hábitat y colabora en el proceso de germinación y dispersión de semillas.

ABSTRACT

This work was carried out with the objective to evaluate the potential of green iguana as seed disperser in a fragmented tropical rainforest. Iguanas were collected and maintained captives; seeds were separated from their faeces and planted with seeds control. Also, we collected data on the phenological patterns of fruit producing species. We mapped tree individuals and density, dominance and frequency were estimated for each species. Importance Values were derived from sum of relative values of each tree species. Individual movements and activities were monitored by radiotracking. The transmitters were implanted surgically in eight adult iguanas (four males and four females). Snout vent length (SVL) was used to determine the relationship between size of the body and size of home range. To estimate the size of home range, three or more points were used. Minimum convex polygons estimates of home range were calculated with McPAAL. Positive correlation was observed between fructification and index of dietary diversity. We suggested that species likely constitute primary sources of fruit and have wide fruiting periods in the area. Green iguanas operate like opportunist frugivorous more than selective consumers. Iguanas can help seeds reduce time for germination and they increase germination success for the majority of plants they consume. The iguanas were radio-located between 23 and 30 occasions, mainly in trees (56 % between 3-9 m); only 4 % were localized under a height of 3 m (forest floor). The occupation area mean was larger for males ($9\ 158.06 \pm 3\ 025.3\text{m}^2$ vs. $6\ 591.24 \pm 4\ 001.1\ \text{m}^2$) although the differences were not significant ($t= 0.51$, $p>0.05$). SVL was correlated with home range ($r= 0.76$; $gl= 7$; $p<0.05$). We observed one separate male home range and large portions of overlap between the sexes. The home range generally formed a conglomerate of polygons and only two had linear shapes along the river: apparently iguanas use the riparian vegetation for foraging. The results support the hypothesis that green iguana is a generalist herbivore that included fruits to complement its diet every month of the year. Green iguana is an unspecialized primary opportunist consumer of fruits since it consumed different size and colour of fruits from several vegetal biotypes (trees, shrubs and vines) within its habitat; these iguanas help to germination and dissemination of seed consumed.

PRESENTACIÓN GENERAL

Los frugívoros están asociados con el mantenimiento de la heterogeneidad vegetal de los ecosistemas, a través de la dispersión de semillas. Los estudios sobre este fenómeno en el trópico, se han centrado principalmente en aves y mamíferos (Fleming y Heithaus, 1981; Estrada y Coates-Estrada, 1984; Stiles, 1993; Wheelright, 1993; Zhang y Wang, 1995; Levey *et al.*, 2001). Sin embargo, el papel de los reptiles herbívoros y omnívoros como dispersores de semillas ha sido estudiado con mucha menos frecuencia.

Este trabajo presenta información acerca de la parte frugívora de la dieta de la iguana verde, y evalúa su potencial como posible agente dispersor de semillas de plantas de un bosque tropical perennifolio con alto grado de perturbación y sobre un paisaje fragmentado. Asimismo, se reconocen las especies vegetales que utiliza la iguana verde para obtener frutos y se identifican cuáles semillas que ingiere con los frutos permanecen viables después de ser defecadas, determinando la afectación sobre la capacidad germinativa de éstas. Se responden preguntas como: ¿la iguana verde consume frutos a lo largo del año o sólo de manera estacional? ¿existe relación entre el consumo de frutos que realiza la iguana y la disponibilidad de éstos en el hábitat?, ¿el efecto que tiene el paso de las semillas por el tracto digestivo de la iguana, es similar en todas las especies vegetales que utiliza?, ¿qué tanto se desplaza la iguana verde a lo largo del año?, ¿los desplazamientos que realiza la iguana son importantes para ayudar a la dispersión de las semillas que ingiere y defeca? En este sentido, el trabajo aporta información referente a dos aspectos de la efectividad de dispersión (Shupp, 1993): 1) la calidad del tratamiento (destrucción o paso intacto de las semillas por el tracto digestivo y alteración del porcentaje o tasa de germinación) y, 2) la calidad de la deposición, midiendo patrones de movimiento y uso del espacio.

El estudio tiene el objetivo de determinar la calidad de la iguana verde como dispersor de semillas, conociendo el efecto del consumo de frutos sobre la germinación y los movimientos de la iguana dentro de su ámbito hogareño. Se presenta en dos apartados, en el primero se hace una descripción detallada de la dieta frugívora de la iguana verde

donde se muestra la variedad de frutos consumidos y semillas ingeridas. Se muestran los resultados de experimentos de germinación realizados con las semillas defecadas por las iguanas, y se analiza y compara el efecto del paso de las semillas por el tracto digestivo del reptil, de tal manera que se estima el potencial de la iguana verde como dispersión de las semillas que consume.

En el segundo apartado, se muestran los resultados de la caracterización de la vegetación del hábitat de la iguana verde en la zona de la Palma, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, enfatizando acerca de la importancia de las especies arbóreas. Asimismo, se presenta la información obtenida del monitoreo por radiotelemetría, realizado sobre seis machos y seis hembras de iguana verde, donde se estima y analiza el tamaño del ámbito hogareño. Finalmente, se hace una discusión general donde se relaciona el consumo de frutos de la iguana y su efecto sobre la germinación de las semillas, con los registros de los desplazamientos y el uso del hábitat dentro de su ámbito hogareño.

CAPÍTULO 1

Frugivoría y dispersión de semillas

Los grupos de reptiles en los que se conoce la relación-planta animal, son las tortugas y los lagartos. Existen algunos reportes que indican la viabilidad de semillas que pasan por el tracto digestivo de tortugas (Rick y Bowman, 1961; Hnatiuk, 1978 y Rose y Judd, 1982; Moll y Jansen, 1995) y, en los últimos quince años, se ha publicado una importante cantidad de información que documenta la frugivoría por lagartos y el efecto sobre la viabilidad de semillas (Iverson, 1985; Whitaker, 1987, Traveset, 1990; Bauer y Sadler, 1994; Figueira *et al.*, 1994; Valido y Nogales, 1994; Traveset, 1995; Willson *et al.*, 1996; Nogales *et al.*, 1998; Whiting y Greff, 1997; Castilla, 2000; Hartley *et al.*, 2000; Cooper y Vitt, 2002; Wotton, 2002, Benítez-Malvido *et al.*, 2003; Olesen y Valido, 2003, 2004; Rodrigo de Castro y Galetti, 2004). Sin embargo, muy pocos estudios sobre la dispersión de semillas por lagartos han investigado los componentes cuantitativos y cualitativos de la efectividad de la dispersión. Los trabajos de Traveset (1990), Wilson *et al.* (1996), Wotton (2002) y Rodríguez-Pérez *et al.* (2005) realizados con geckos y lagartijas en islas, son los que hacen una relación más directa de la efectividad de la dispersión. Todos coinciden en la necesidad de que deberán realizarse estudios más amplios y detallados en diferentes ambientes y paisajes ecológicos y con otras especies herbívoras, de tal manera que se puedan realizar comparaciones.

La iguana verde es un herbívoro generalista que se alimenta principalmente de hojas, frutos y flores (Troyer, 1984; Rand *et al.*, 1990; Lara-López, 1994). Se han reportado más de 70 especies de plantas en la dieta de este reptil, la mayor parte de ellas corresponden a las familias Compositae, Bignoniaceae, Leguminosae, Lauraceae, Malvaceae y Moraceae (Müller, 1972; Ayala, 1984; Rand *et al.*, 1990; Lara-López, 1994), de las cuales, de 12 especies (17.1%) obtienen el recurso fruto, principalmente árboles. La iguana verde es uno de los pocos reptiles exclusivamente herbívoros durante toda su vida y, aunque su dieta está basada principalmente de hojas, se ha sugerido que los frutos son un complemento nutricional muy importante (Swanson, 1950, Van Devender, 1982, McBee y McBee, 1982; Morales-Mávil, 1997). No obstante, no existe información que refiera si el consumo de

frutos es de manera estacional o es un recurso permanente en su dieta; aunque se ha llegado a pensar (Ayala, 1984; Rand et al., 1989) que la iguana sólo ingiere frutos durante la temporada seca del año, asociándolo con el periodo reproductor.

Considerando lo anterior, se plantearon las siguientes hipótesis.

- a) Debido a que se considera un herbívoro generalista, la iguana verde consume frutos durante todo el año, de diferentes especies y biotipos vegetales que tiene disponibles en su hábitat, por lo cual actúa como un consumidor oportunista.
- b) Las semillas ingeridas por la iguana verde permanecen viables después de pasar por el tracto digestivo del reptil, mejorando su tiempo y porcentaje de germinación, en comparación con las que no conllevan ningún tratamiento.

1.1. MARCO TEÓRICO

1.1.1. La dieta de la iguana verde

La iguana verde es un herbívoro generalista que se alimenta principalmente de hojas, aunque como se ha mencionado, su dieta la complementan flores y frutos, tal como lo demuestran las siguientes referencias.

Swanson (1950) realizó disección en siete iguanas: cinco contenían frutos, una de éstas consumió además hojas; las otras dos semillas y hojas. Otras iguanas analizadas contuvieron exclusivamente frutos y hojas.

Van Devender (1982) cuantificó el alimento encontrado en el estómago de 20 individuos sacrificados. En 15 iguanas verdes, con una longitud del cuerpo de 79 a 99 mm, encontró en el contenido estomacal: 9% de frutos, 85% de hojas y 33% de flores. En las restantes cinco iguanas, de 100 a 203 mm de longitud, encontró 15% de frutos y 85% de hojas.

Tratando de poner a prueba si las crías de la iguana verde consumían material animal, Troyer (1984) examinó el contenido estomacal de más de 30 iguanas con pocos días de nacidas colectadas durante tres años. Los estómagos nunca contuvieron restos de insectos, sólo material vegetal.

Ayala (1984) analizó 24 iguanas verdes colectadas en un Parque Nacional de El Salvador, encontrando los siguientes porcentajes del material consumido en el contenido estomacal: 89.1% de hojas, 5.4% de flores, 4.0% de frutos y 10.5% de material vegetal no identificado. No encontró flores, frutos ni semillas en los ejemplares colectados en la estación lluviosa.

La disección de 31 estómagos por Rand *et al.* (1990) reveló la presencia sólo de material vegetal. Veinticuatro estómagos contenían sólo hojas, dos sólo frutos y uno sólo flores, cuatro contenían hojas y flores. Registraron 26 especies de plantas en los 31 estómagos: 16 contenían sólo una especie, siete tenían dos, otros siete tenían tres y uno de los estómagos tenía cuatro. La mayor parte del material consumido provenía de árboles de siete especies y enredaderas de catorce especies.

Lara-López y Gozález-Romero (2002) analizaron el contenido de 12 estómagos de iguanas verdes sacrificadas en la zona de La Mancha, Veracruz, México, utilizaron iguanas adultas y juveniles. Encontraron que 97% del contenido fue material vegetal y 3% fue material no identificado. Dentro del material vegetal registraron 35 especies, de las cuales el 33.3% provenía de herbáceas, el 29.6% de árboles, 14.8% de arbustos y 22.2% de bejucos. El componente más importante que obtuvieron en las muestras lo constituyeron las hojas que encontró en siete de ellas, las flores en cinco y frutos sólo en una muestra.

En condiciones de cautiverio, la iguana verde puede aceptar diferentes tipos de alimento, incluyendo carne y alimentos procesados. En el medio silvestre, se conoce que la iguana puede llegar a ingerir carroña (Loftin y Tyson, 1965) y, en sitios donde ha sido introducida, como en algunas partes de la Florida en Estados Unidos, se le ha visto consumir

aunque ocasionalmente, caracoles de la especie *Drymaeus multilineatus* (Towsend *et al.*, 2005).

Con base en las referencias anteriores, se puede considerar a la iguana verde como un herbívoro generalista a nivel geográfico, pero también a nivel local, parece tener una gama relativamente amplia de especies vegetales de las cuales alimentarse. La amplia variedad de plantas utilizadas por la iguana verde, indica un estilo oportunista que requiere de adaptaciones especiales para una vida totalmente herbívora. Además, sugiere la posibilidad de que este reptil pueda establecer una interacción mutualista con alguna de las especies de plantas que utiliza para consumir frutos.

1.1.2. Adaptaciones digestivas a la herbivoría.

Debido al tipo de dentición que presentan las iguanas (sin diferenciación), no mastican su comida; sino que hojas, flores y frutos son cortados, partidos y tragados. Los movimientos mandibulares que realizan las iguanas son solamente para acomodar el alimento cortado y para que la lengua ayude a impulsarlo al interior. Se ha observado también que algunos de los frutos que consume este reptil permanecen casi intactos en su estómago e intestino delgado (McBee y McBee, 1982).

El tracto digestivo de la iguana verde posee una fermentación microbiana que ayuda a la digestión del alimento y produce productos resultantes de esa fermentación, los cuales son absorbidos y metabolizados (McBee y McBee, 1982; Zug *et al.*, 2001). Esto se ha comparado con las modificaciones que tienen los sistemas digestivos de varias especies de insectos, aves, roedores y otros animales. Los factores que pueden afectar las tasas de fermentación pueden ser: 1) la temperatura corporal del individuo; 2) el contenido de humedad ambiental; 3) las concentraciones de carbohidratos contenidos en los frutos consumidos; 4) la variedad y estados de las hojas ingeridas; y, 5) la tasa de absorción de los ácidos gástricos (McBee y McBee, 1982).

La mayoría de la proteína cruda contenida en la dieta de la iguana es digerida en el estómago e intestino delgado. Aproximadamente el 70% de la hemicelulosa asimilada también

desaparece en esta parte del tracto digestivo. En contraste, la mayoría de la celulosa desaparece en la parte posterior del tracto digestivo (ciego e intestino grueso). En general, el alimento permanece menos tiempo en el estómago e intestino delgado y más tiempo en la parte posterior del tracto digestivo, contrario a lo esperado con base en la capacidad o longitud de estos órganos. La digestibilidad de fibras es ligeramente menor que la del ganado (54% comparado con 60%) aunque se encuentra dentro del ámbito de los no rumiantes grandes (McBee y McBee, 1982; Troyer, 1982).

Existe una significativa adaptación morfológica que comparten todos los lagartos herbívoros y que no se ha encontrado en otro tipo de lagartos. Todos presentan un gran colon dividido por válvulas. La iguana verde presenta el intervalo de variación más alto, respecto al número de válvulas cólicas (Iverson, 1982).

Muy frecuentemente se han reportado nemátodos intestinales asociados a lagartijas herbívoras. Nagy (1982) sugirió que los nemátodos producen y secretan celulasa en su medio ambiente, como lo hacen los nemátodos parásitos de plantas. Existe una significativa correlación entre el número de válvulas cólicas y el número de especies de nemátodos intestinales ($r= 0.762$; $p< 0.01$). Según Iverson (1982) la gran densidad de nemátodos encontrados en válvulas cólicas de individuos aparentemente sanos de iguana verde, sugiere que no son parásitos sino que quizá sean comensales o mutualistas. El papel potencial de su presencia incluye: 1) presentar mecanismos de rompimiento de materia vegetal; 2) la producción de metabolitos útiles (vitaminas, celulasa, ácidos grasos volátiles) y/o; 3) la regulación de la composición y/o abundancia de microorganismos cólicos (de los cuales se conoce que se alimentan algunos nemátodos).

McBee y McBee (1982) consideraron que las modificaciones estructurales en el sistema digestivo de iguanas herbívoras son características de la familia. La subdivisión del colon dentro de secciones por septos y válvulas, son aparentemente adaptaciones necesarias para todos los saurios cuya dieta está basada en hojas, frutos y flores. Además de la presencia de poblaciones de nemátodos en el intestino terminal, que ayudan a la degradación de la

materia vegetal; y por último, la fermentación bacteriana en el tracto digestivo que ayuda a la digestión de materia vegetal.

Por otro lado, los reptiles actuales que viven en hábitats estacionales, tienden a ser relativamente inactivos cuando el clima es adverso, tal como cuando el ambiente es muy caliente, en periodos secos o en periodos fríos y su índice metabólico es más bajo que durante los periodos de actividad normal. Moberly (1968) estimó que la iguana verde emplea 90% de su tiempo descansando y Dugan (com. pers., citado por Iverson, 1982), estima el 96% de inactividad y sólo el 1% comiendo. Observaciones personales nos hacen estimar aproximadamente el 80% del tiempo de actividad asoleándose, 17% descansando y menos del 3% alimentándose (Morales-Mávil *et al.*, datos no publicados).

En tiempos regulares de productividad primaria máxima, por ejemplo, cuando la calidad del alimento es alta y abundante, las iguanas pueden dedicar mayor tiempo a la alimentación y asimilar todo lo que su sistema digestivo pueda procesar. Debido a que su índice metabólico es relativamente bajo y que tiene fluctuaciones diarias de temperatura corporal, esta maquinaria digestiva puede operar vía utilización de recursos (o procesamiento) en adición a la simple disponibilidad. Se carece de criterios ecológicos y estudios fisiológicos para probar esta hipótesis (Nagy, 1982).

En este sentido, la digestión de la iguana verde, si bien puede variar en tiempo dependiendo del alimento y de la temperatura ambiental y corporal (Balasto y Cabanac, 1998), generalmente está por encima de 48 horas. Este periodo, implica que el material consumido, pasa por un largo tiempo de actividad química y mecánica, por lo cual, la testa de las semillas ingeridas con los frutos, puede ser dañada de diversa manera dependiendo de su grosor y dureza; esto implicaría, por ende, afectación sobre la viabilidad de las semillas.

1.1.3. Germinación de semillas.

Para comprender adecuadamente lo que significa el proceso de la germinación de semillas, es necesario incrementar el conocimiento sobre diversos aspectos, como: 1) las fases fisiológicas, morfológicas y físicas de las semillas cuando han madurado; 2) los cambios de estas mismas

etapas que deben preceder a la germinación; 3) las condiciones ambientales que se requieren para que dichos cambios se presenten y, 4) las condiciones ambientales que ocurren en el hábitat entre el tiempo de maduración y el proceso de germinativo (Baskin y Baskin, 2001).

La germinación puede definirse desde varios puntos de vista. De manera general, este proceso incluye una serie de eventos que conducen a la emergencia de un embrión y su subsecuente desarrollo, hasta que éste es capaz de efectuar la fotosíntesis sin depender de los tejidos de reserva alimenticia. Según Jam y Ammen (1977) y Patiño *et al.* (1983) el proceso de germinación puede entenderse desde tres perspectivas: morfológica, fisiológica y bioquímica. Desde el punto de vista morfológico, la germinación es la transformación de un embrión en una plántula; fisiológicamente, es la reanudación del metabolismo y el crecimiento que antes fueron suspendidos; y bioquímicamente, es la diferenciación secuencial de los procesos de oxidación, así como la restauración de los eventos bioquímicos típicos del crecimiento y del desarrollo.

La recuperación de la actividad biológica por parte de la semilla, constituye precisamente el proceso de germinación. Se considera que una semilla ha germinado en el momento que ha originado una plántula capaz de convertirse a su vez, bajo condiciones externas favorables, en una planta adulta productora de semillas nuevas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1999). Por su parte, Rojas (1986), considera a la germinación como el proceso que comienza con la rehidratación de los diferentes tejidos que constituyen a la semilla y termina con el ciclo del crecimiento de la radícula.

Para que la germinación se presente, deben cumplirse tres condiciones primordiales:

- 1) la semilla debe ser viable, es decir, el embrión tiene que estar vivo y ser capaz de germinar;
- 2) las condiciones internas de la semilla deben ser propicias para la germinación y,
- 3) la semilla debe estar expuesta a condiciones ambientales favorables (Patiño *et al.*, 1983).

En condiciones naturales, las semillas con cubiertas impermeables o muy duras, no pueden germinar hasta que la cubierta se haya ablandado. Este ablandamiento puede ser el resultado de la descomposición natural, de la digestión parcial en el tracto de un animal o de cambios estructurales de las paredes celulares causadas por el humedecimiento y secamiento repetidos (Baskin y Baskin, 2001). Para muchos de los biotipos vegetales (árboles, arbustos y bejucos) de los bosques tropicales, los animales frugívoros son el principal vector para que se lleve a cabo de germinación y diseminación de las semillas (Howe y Estabrook, 1977; Howe, 1980), y la iguana verde puede formar parte de este grupo selectivo de animales que llegan a conformar interacciones mutualistas con especies vegetales tropicales.

1.1.4. Dispersión de semillas.

La mayoría de los árboles tropicales requieren de animales para dispersar sus semillas (Howe, 1980). Se sabe que en el bosque tropical lluvioso, la zoocoria se da en un 90% de las especies arbóreas y en casi el 100% de las arbustivas (Howe y Westley, 1988). Son muchos los factores que actúan para determinar los patrones de dispersión y densidad de las poblaciones de plantas, los frugívoros son un elemento importante en este proceso. Es de esperar que los mutualismos entre plantas y animales jueguen un papel más importante de lo que se ha creído hasta ahora, sobre las poblaciones y comunidades en varios ecosistemas (Traveset, 1993).

Las interacciones entre frugívoros y plantas son de particular relevancia para entender la dinámica de los bosques tropicales. La mortalidad de semillas y de plántulas de varias especies es afectada por factores dependientes de la densidad en la vecindad de la planta madre (Janzen, 1970). Por tanto, los frugívoros tropicales juegan un papel relevante en la sucesión secundaria y en el mantenimiento de la heterogeneidad de los bosques tropicales (Hartshorn, 1980; Fleming y Heithaus, 1981). En este sentido, los frutos y sus dispersores, son un ejemplo clásico de una relación mutualista. Los dispersores de semillas se benefician de los nutrientes del fruto y de los tejidos que rodean a la semilla (arilo), y las plantas se benefician de la dispersión de sus semillas lejos de la competencia y de una zona de alta mortalidad cerca de los padres (Galetti, 2002).

La efectividad de los dispersores ha sido definida en términos de la contribución que un dispersor hace a la reproducción futura de la planta. La mejor medida de ésta, es el número de nuevos adultos plantas producidos por la dispersión. Sin embargo, la estimación de este parámetro es muy difícil y hasta la fecha, esto se queda en una definición eurística. Por ello, generalmente se ilustra a través del análisis de la demografía de plantas y los estudios de dispersión de semillas. Los componentes para estimar la efectividad de los dispersores se resumen en el Cuadro 1 (Shupp, 1993).

Cuadro 1. Componentes para estimar la efectividad de un dispersor de semillas (tomado de Shupp, 1993).

I.	Cantidad de semillas dispersadas
A.	Número de visitas.
	1. abundancia del dispersor.
	2. dieta
	3. seguridad de las visitas
B.	Número de semillas dispersadas por visita
	1. número de semillas dispersadas por visita
	2. probabilidad de dispersar una semilla manipulada.
II.	Calidad de la dispersión de semillas
A.	Calidad del tratamiento
	1. destrucción o paso intacto de las semillas
	2. alteración del porcentaje o tasa de germinación
B.	Calidad de la deposición
	1. patrones de movimiento
	a. hábitat y selección de micrositios
	b. índice y direccionalidad de los movimientos
	2. patrones de deposición
	a. índice y patrón de deposición
	b. mezcla de semillas (en la dieta)

Existen muchos estudios sobre el fenómeno de la zoocoria en los bosques tropicales, aunque, como ya se mencionó, la gran mayoría toman como modelo a las aves y los mamíferos frugívoros. No obstante, los estudios sobre frugivoría y dispersión de semillas en saurios se incrementaron sustancialmente en la última década.

Dentro de la información que existe sobre lagartos herbívoros, se encuentra el de Iverson (1985), el cual separó semillas de tres especies vegetales (*Coccoloba uvifera*, *Casasia clusiaefolia* y *Eugenia foetida*) encontradas en excretas de *Cyclura rileyi* de las Bahamas y de

Cyclura carinata, de las islas Turks y Caicos. Iverson puso a germinar éstas con testigos de semillas de las mismas especies pero que no habían pasado por el tracto digestivo de las iguanas. Los porcentajes de germinación fueron similares en ambas muestras, no obstante, Iverson sugiere que los lagartos herbívoros podrían colaborar en la dispersión de semillas, pero que se debían realizar estudios más amplios y detallados.

Whitaker (1987) listó cuatro especies de geckos y nueve de scíncidos como consumidores de frutos en Nueva Zelanda. Muchas de estas especies están restringidas en áreas abiertas de arbustos, aunque también pueden ocurrir en zonas boscosas. Consideró una posible asociación entre el color de los frutos y el consumo de los lagartos, específicamente en la preferencia de los saurios por frutos de colores blancos y azules.

Otro trabajo con iguanas, es el de Hartley *et al.* (2000) quienes estudiaron los índices de germinación de semillas de *Ziziphus rignoni* consumidas por *Cyclura carinata* y *Cyclura rileyi* en República Dominicana. Encontraron que las semillas que pasaron por el tracto digestivo de las iguanas germinaron más rápidamente que las que no fueron consumidas. Refirieron que esta rápida germinación facilitada por las iguanas, provee una ventaja sustancial para el establecimiento de las plántulas en hábitat xérico donde las lluvias son esporádicas.

Uno de los trabajos más completos, debido a que considera los componentes cualitativo y cuantitativo de la efectividad de los dispersores, es el de Wotton (2002), quien estudió la frugivoría y la dispersión de semillas de *Coprosma propinqua*, consumida por el gecko *Hoplodactylus maculatus*. Encontró que el gecko puede dispersar las semillas de *C. propinqua* al menos a 9.3 m de los árboles padre. Asimismo, registró un 72% de germinación para las semillas consumidas por el gecko, reconociendo como micrositio relevante para la deposición, las grietas entre rocas, con alto éxito de germinación (73%). Concluyó que *H. maculatus* es un efectivo dispersor de *C. propinqua*.

Se ha mencionado, que los lagartos pueden depositar las semillas que consumen en más micrositios de los que podrían las aves (Valido y Nogales, 1994; Traveset, 1995; Wotton,

2000). La preferencia de frutos ha sido documentada en otros saurios frugívoros, como *Gallotia galloti* en las Islas Canarias (Valido y Nogales, 1994). El lagarto *Platysaurus capensis* (Cordylidae) ha sido identificado como un seleccionador de frutos de *Ficus*, especialmente los rojos con manchas blancas (Whiting y Greeff, 1997) y el síncido (*Oligosoma nigriplantare*) como consumidor del arbusto *Mueblebeckia astonii* en Nueva Zelanda (Udy, 2004).

Por lo anterior, se ha sugerido en trabajos recientes, que el papel de los lacertilios como agentes mutualistas ha sido subestimado y que, hasta ahora, los patrones de polinización y dispersión de semillas son más comunes en las islas. Olesen y Valido (2003) argumentaron que estos fenómenos ocurren más en islas debido a que los saurios existen aquí en más alta densidad y experimentan una baja depredación, en comparación con las poblaciones continentales; consecuentemente pueden expandir su dieta para incluir nectar, polen y frutos. Sin embargo, también recalcan la necesidad de ampliar la evidencia empírica.

El trabajo de Benítez-Malvido *et al.* (2003), mostró el efecto de la ingestión de semillas dañadas por insectos consumidas por dos especies de iguanas (*Iguana iguana* y *Ctenosaura pectinata*), bajo condiciones de cautiverio. Estos autores experimentaron con semillas de la leguminosa arbórea *Prosopis juliflora* separadas de las heces de *C. pectinata*; así también con semillas de *Cordia alba*, *Momordica charantia*, *Pithecellobium dulce* y *Lycopersicon esculentum*, removidas de heces de iguana verde. Encontraron que las tasas de germinación fueron significativamente más altas para las semillas ingeridas por las iguanas que para las semillas control (que no tuvieron tratamiento), excepto para la especie *M. charantia*, cuyas semillas no germinaron. Asimismo, Rodrigo de Castro y Galetti (2004), hicieron un estudio con individuos cautivos del lagarto *Tupinambis merianae*, donde se mostró similitud en la germinación de semillas que consumieron los lagartos y aquellas que fueron extraídas de frutos cortados directamente del árbol. Las especies vegetales probadas fueron *Eugenia uniflora*, *Genipa americana*, *Cereus peruvianus* y *Solanum viarum*. Los resultados obtenidos en ese trabajo, dejan entrever que *T. merianae*, tiene potencial para ser un importante dispersor de semillas en las regiones tropicales, particularmente en el bosque semidecíduo del sureste de Brasil.

En general, se ha mencionado que al menos existen reportes de 34 especies de lagartos que se alimentan de néctar y de frutos de una importante variedad de plantas. Asimismo, se sabe que durante este consumo, los saurios pueden polinizar o dispersar las semillas efectivamente (Godínez-Álvarez, 2004). Sin embargo, es indispensable que se genere más información y con mayor precisión en lo referente a la efectividad de la dispersión.

La información generada sobre el efecto del paso de las semillas por el tracto digestivo de lacertilios, difiere, en parte, respecto a lo observado con las tortugas, quienes, al parecer no tienen un efecto significativo sobre la germinación de las semillas que consumen (Rick y Bowman, 1961; Hnatiuk, 1978 y Rose y Judd, 1982; Moll y Jansen, 1995). Esto se ve reflejado en el trabajo de Traveset y Verdú (2002), quienes realizaron un meta-análisis para comparar los efectos de la ingestión de frutos de diversos taxa, sobre la germinación de las semillas. Sus resultados mostraron que, todos los taxa, excepto los reptiles tuvieron positivo y significativo efecto sobre el porcentaje y la velocidad de germinación; sin embargo, enfatizan en que la información es resultado de muy poca información referente a este grupo de vertebrados, comparado con la enorme cantidad de referencias existentes sobre aves y mamíferos voladores, principalmente.

Una gran variedad de animales incluyen frutos en su dieta; sin embargo, son pocas las especies que dependen por completo de ellos. De acuerdo con el grado del consumo de frutos, los frugívoros pueden dividirse en dos grupos: totales o parciales. Los primeros utilizan los frutos para obtener carbohidratos, lípidos y proteínas; generalmente se les llama “frugívoros especializados”. Por su parte, los parciales son “frugívoros oportunistas” que los consumen básicamente como un recurso primario de carbohidratos y agua (Howe, 1980; Herrera, 1992; Morales-Mávil, 1997).

Mediante la frugivoría, las plantas aseguran que sus semillas sean transportadas y depositadas en sitios diferentes a aquellos en los cuales se produjo el fruto (planta madre) (Janzen, 1979). Por lo tanto, el rol principal de los animales frugívoros en la dispersión de

las semillas es precisamente la distribución de éstas lejos de la planta progenitora, sin que se reduzca su poder germinativo y de desarrollo (Julliot, 1996).

La adaptación de los frugívoros especializados ha resultado en un incremento de la “calidad” de la dispersión, lo que es fundamental para entender los diferentes patrones en la coevolución que existe entre los frutos y los agentes dispersores. La calidad puede incluir varios aspectos como: la seguridad de que la planta productora de frutos sea visitada frecuentemente, la probabilidad de que una semilla sea ingerida y depositada intacta en un estado en el cual realmente pueda germinar, y que el agente dispersor encuentre el tamaño adecuado de semilla que pueda llevar (Howe, 1980; Herrera, 1992; Shupp, 1993).

Como los frugívoros especializados son más dependientes de los frutos de los que se alimenta, se puede esperar entonces que consuman en mayor medida frutos maduros, originando con esto que la semilla sea removida tan pronto madure. También puede suponerse que una vez que localizan el fruto deseado en un sitio definido, estos animales visitan con más frecuencia el mismo árbol productor, en comparación con los frugívoros oportunistas. La calidad de la dispersión también se ve afectada por el tratamiento que las semillas reciben en el intestino del agente dispersor. Las semillas pueden ser dañadas por un tratamiento severo, ya sea físico y/o químico, durante su paso a través del tracto digestivo del animal. Las semillas adaptadas para la dispersión por ingestión de los animales, han desarrollado una dura cubierta para prevenir su destrucción por el agente dispersor (Herrera, 1992a, 1992b; Jordano, 1995; Pizo, 2002)

Se ha reportado que la iguana verde consume entre el 3% y el 10% de frutos en su dieta herbívora. No existe mucha información referente a si el consumo de frutos se realiza periódicamente o de manera estacional, con excepción del trabajo de Rand *et al.* (1989). Ellos encontraron relación aunque no significativa, entre el consumo de frutos y el periodo de oviposición de las hembras. Esto podría sugerir que las iguanas están requiriendo estos recursos alimenticios durante la fase reproductiva. Muchos de los frugívoros pueden actuar como agentes dispersores o como depredadores de las semillas. Para evaluar el potencial de un animal como dispersor de semillas, se deberá considerar al menos dos componentes: la

cantidad y la calidad de dispersión (Schupp 1993). En este trabajo comparamos el efecto de algunos componentes que muestran la calidad de la dispersión de semillas: porcentaje de germinación, velocidad de germinación y la capacidad germinativa de semillas consumidas y defecadas por la iguana verde. Asimismo, se plantea conocer también acerca del consumo anual de frutos de la iguana, las probabilidades de germinación de semillas evacuadas por este reptil y la relación entre la movilidad de la iguana, su ámbito hogareño y el uso de estos recursos.

1.2. OBJETIVOS

- Describir la dieta frugívora de la iguana verde en un bosque tropical perennifolio con alto grado de perturbación.
- Identificar la temporalidad en el consumo de frutos por la iguana verde.
- Determinar si las semillas ingeridas por las iguanas permanecen viables después de ser defecadas, comparando experimentalmente su éxito de germinación con las que contienen los frutos que caen directamente del árbol.

1.3. MATERIALES Y MÉTODOS

1.3.1. Sitio de estudio

El estudio se desarrolló en la zona de La Palma, situada al noreste de la región de Los Tuxtlas, aproximadamente 3 Km al sur de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", de la UNAM, en el Estado de Veracruz, México. El área tiene una altitud entre 50 y 230 msnm. La precipitación media anual es de 4900 mm, con una temporada de lluvias de junio a febrero y precipitación media mensual de 486.2 ± 87.0 mm. De septiembre a febrero el área se ve afectada por el desplazamiento de masas de aire frío y húmedo provenientes del norte, que aportan cerca del 15% de la precipitación anual promedio y producen descensos graduales en la temperatura ambiental (Coates-Estrada y Estrada, 1986).

El tipo de vegetación predominante en la zona es la selva alta perennifolia. En los márgenes de los ríos se localiza vegetación riparia. Existe también, a manera de pequeños remanentes situados en las partes de topografía accidentada, selva mediana perennifolia, y en las partes bajas, cercanas a la porción costera, manglar y vegetación de dunas costeras (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Para el desarrollo del proyecto, el área fue limitada a una extensión de aproximadamente 10 ha dentro de la zona de La Palma, donde se efectuó la captura de las iguanas y la colecta de material vegetal. Este sitio de estudio está cubierto básicamente por vegetación riparia con diferente grado de perturbación y árboles relictuales de selva alta perennifolia. El área está irrigada por el río “La Palma” y sus pequeños afluentes, de tal manera que aportan humedad considerable al terreno. Se encuentran también pequeñas parcelas con sembradíos de chile y yuca, así como viejas plantaciones de pimienta negra y naranjales (Figura 1)

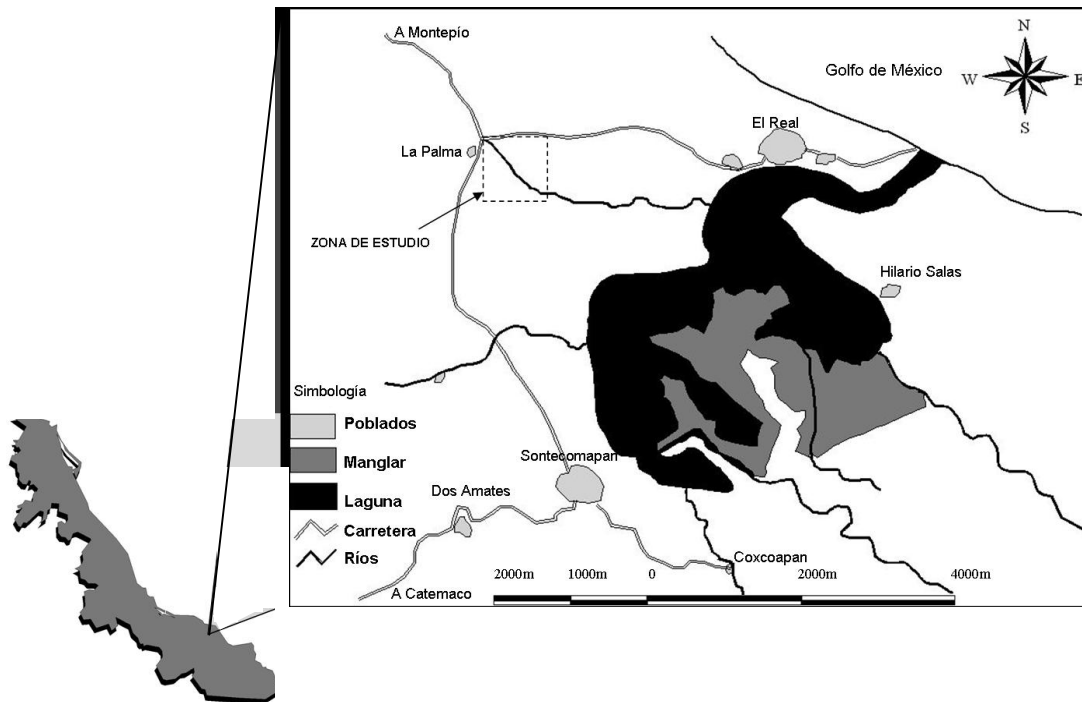


Figura 1. Localización de la zona de La Palma, región de Los Tuxtlas, Veracruz.

1.3.2. Captura de ejemplares

Se realizaron recorridos prospectivos para determinar las áreas con mayor presencia de iguanas. Las iguanas se capturaron en horario diurno entre las 08:00 y 16:00 hrs, con el apoyo de pobladores locales y de perros entrenados para este fin.

Las iguanas capturadas fueron pesadas y se les tomaron las siguientes medidas corporales: longitud hocico-cloaca (LHC), ancho y largo de la cabeza, longitud de la cola (LC), grueso de la base de la cola (GBC), longitud del fémur (LF) y altura y longitud de la cresta vertebral. Se anotó el sexo, la coloración y clase de edad, de acuerdo al criterio de Troyer (1984). Se mantuvieron individualmente en jaulas de tela de alambre de 1.5 x .5 x .7 m, hasta cinco días como máximo en un área con opción de sol y sombra, sin recibir alimento y sólo ofreciéndoles agua hasta esperar que excretaran.

1.3.3. Identificación del material vegetal en heces.

Las excretas obtenidas de las iguanas fueron pesadas y secadas. Las semillas fueron separadas utilizando pinzas, agujas y microscopio de disección. Se identificaron por comparación con otras semillas colectadas en el área de estudio y con material de herbario, específicamente con la colección de semillas de la Estación de Biología “Los Tuxtles” del Instituto de Biología de la UNAM. Se registró la frecuencia de semillas por especie y la frecuencia de ocurrencia de cada especie a lo largo de un año.

1.3.4. Pruebas de germinación

Las semillas extraídas de las heces de las iguanas se depositaron en charolas para germinación y se colocaron en un sitio techado bajo condiciones de luz ambiental (periodo de 12 hrs) y suelo arcilloso pero sin radiación solar directa. Se les proporcionó riego cada tercer día o cuando se consideró conveniente, de tal manera que se mantuvo el sustrato siempre húmedo. Se pusieron a germinar paralelamente con un testigo de semillas provenientes directamente del árbol.

La información obtenida se almacenó en una base de datos elaborada en Excell. Se realizaron exámenes exploratorios de las variables: tiempo a la primera germinación, porcentaje de germinación, velocidad de germinación y valor germinativo, con base en la metodología propuesta por Morales y Camacho (1985). Se realizaron pruebas Chi-cuadrada para comparar en cada especie de vegetal, la velocidad de germinación entre las semillas experimentales y las de su grupo control. El nivel de confianza para todas las pruebas fue del 95%.

1.3.5. Descripción fenológica de la vegetación.

Para determinar la estacionalidad de frutos en el área se realizaron tres transectos de 220 metros de longitud y una anchura de cinco metros, de tal manera que se cubrieran los diferentes ambientes de la zona y quedaran representadas la mayor parte de las especies arbóreas. Se realizaron recorridos quincenales durante doce meses donde se observó cada individuo arbóreo, registrando las fases jóvenes y maduras para los frutos. Para ello, del total de la cubierta arbórea se estimó la fase de los frutos que predominaba en un porcentaje

mayor al 50% del follaje del árbol. La información de fase senil (frutos maduros caídos) se usó solamente para verificar la maduración de éstos en los casos dudosos, por ejemplo, cuando el tamaño o la coloración entre las fases de fructificación no eran muy conspicuas (método modificado de Carabias-Lillo y Guevara-Sada, 1980).

La determinación de las especies se realizó colectando partes terminales de cada biotipo vegetal (árbol o arbusto) presente en los transectos. El material fue herborizado y depositado en el herbario XAL del Instituto de Ecología, A.C. para su determinación por comparación con muestras de herbario y por consulta con especialistas.

1.4. RESULTADOS

1.4.1. Captura de iguanas y colecta de muestras.

Se capturaron 154 iguanas adultas (75 hembras y 79 machos) de las cuales se obtuvieron muestras fecales entre uno y tres días siguientes a la captura del animal. Sólo tres organismos fueron capturados dos veces, sin embargo, todas las muestras fecales se consideraron como si procedieran de individuos diferentes. Los individuos capturados fueron medidos, pesados y marcados por inyección de microchips, posteriormente fueron liberados para que se alimentaran normalmente en su hábitat. Las medidas y pesos promedio aparecen en el cuadro 2.

Cuadro 2. Comparación morfométrica promedio entre individuos adultos de iguana verde.

	LHC (mm)	Peso (g)
	$X \pm DS$	$X \pm DS$
MACHOS (n= 79)	385.17 \pm 22.14	2318.38 \pm 460.11
HEMBRAS (n=75)	338.18 \pm 19.11	1878.52 \pm 498.42
	t=2.2; p<0.05	U=470; p>0.05

Se apreciaron diferencias significativas en la longitud corporal de machos y hembras (t-student; $p < 0.05$), aunque no en el peso (Mann-Whitney; $p > 0.05$). Los machos fueron más grandes, aunque en coloración se apreciaron semejanzas.

1.4.2. Identificación de semillas extraídas de las muestras fecales.

Todas las muestras obtenidas presentaron únicamente material vegetal. En 122 (79.2%) se registró evidencia de consumo de frutos, el resto sólo contenía pedazos de hojas y otras partes vegetales.

Las iguanas utilizaron 21 especies de plantas para obtener frutos. Quince especies fueron árboles, tres arbustos, dos enredaderas y una no fue posible identificar. Las especies aprovechadas fueron representantes de 11 familias, siendo la Moraceae la más importante en cuanto al número de especies, con seis. La mayor cantidad de muestras fecales con semillas fueron de la familia Myrtaceae, de la cual se obtuvieron 38 muestras. La especie *Pimenta dioica* (patololote, pimienta) fue la de mayor frecuencia de ocurrencia en las heces (26 veces). Esta especie, junto con *Ficus lundeli* fueron las más utilizadas a lo largo del año con ocho y siete meses, respectivamente (Cuadro 3). El número de semillas encontradas por excreta, varió en un intervalo de uno (*Jacaratia dolichaula*, *Carica papaya* y *Brosimum alicastrum*) a 130 (*Ficus lundeli*).

Cuadro 3. Especies utilizadas y número de muestras de excretas donde fueron encontradas semillas.

ESPECIE	OCURRENCIA EN LAS HECES												TOTAL
	SECA						HÚMEDA						
	EN	FE	MA	AB	MY	JU	JL	AG	SE	OC	NO	DI	
Myrtaceae													
<i>Pimenta dioica</i>	2	1				3	5	4	3	3	5		26
<i>Eugenia capuli</i>									2	5	5		12
Moraceae													
<i>Brosimum alicastrum</i>							1	1					2
<i>Ficus tecolutensis</i>						3	3	1	2	2			11
<i>Ficus insipida</i>							2						2
<i>Ficus lundeli</i>	2	1	2	2	1			1	1				10
<i>Ficus pertusa</i>										1	3	2	6
<i>Ficus padifolia</i>							1						1
Anacardiaceae													
<i>Spondias radlkoferi</i>										1	1		2
<i>Spondias mombin</i>									1	5			6
<i>Byrsonimia crassifolia</i>								2	1				3
Boraginaceae													
<i>Rocherfortia lundelli</i>							1						1
Polygonaceae													
<i>Coccoloba hondurensis</i>	2				1	2	3	3					11
Caricaceae													
<i>Jacaratia dolichaula</i>		2					1		1	2			6
<i>Carica papaya</i>			1		2								3
Flacourtiaceae													
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>										2			2
Rubiaceae													
<i>Coffea arabiga</i>										1	1		2
Smilacaceae		2	2	1									5
<i>Smilax aristolochiaefolia</i>													
Cucurbitaceae											2		2
<i>Momordica charantia</i>													
Myrsinaceae			1	2	4	1							8
<i>Icacorea compressa</i>											1		1
No identificada													
Total de muestras	6	6	6	5	8	9	17	12	11	22	18	2	122
Total de especies	3	4	4	3	4	4	8	6	7	9	7	1	21

Respecto a la ocurrencia mensual de semillas en las excretas, las iguanas utilizaron más frutos entre julio y noviembre, lo cual fue evidenciado por el número de muestras fecales con semillas (entre 11 y 18) y el número de especies utilizadas (entre 6 y 9). Se reconoció que la iguana verde consume frutos durante todo el año, no obstante que en diciembre sólo utilizaron una especie para obtener estos recursos. Considerando la cantidad de muestras con semillas y el número de especies utilizadas por mes, se puede decir que el

mayor consumo de frutos se realizó durante el periodo de lluvias. Se identificaron 18 especies utilizadas en el periodo húmedo (junio-noviembre; 14 exclusivas) y ocho durante el seco (diciembre-mayo; tres exclusivas).

El análisis gráfico mensual sobre las especies en fructificación se presenta en la Figura 2. Se aprecian dos picos de fructificación uno mayor en septiembre y uno menor en julio. En la Figura 3 se muestra la alta correlación que existe entre el periodo de fructificación y la diversidad en la dieta frugívora de la iguana representada por el índice de Shannon Wiener ($r=0.81$; $p<0.01$).

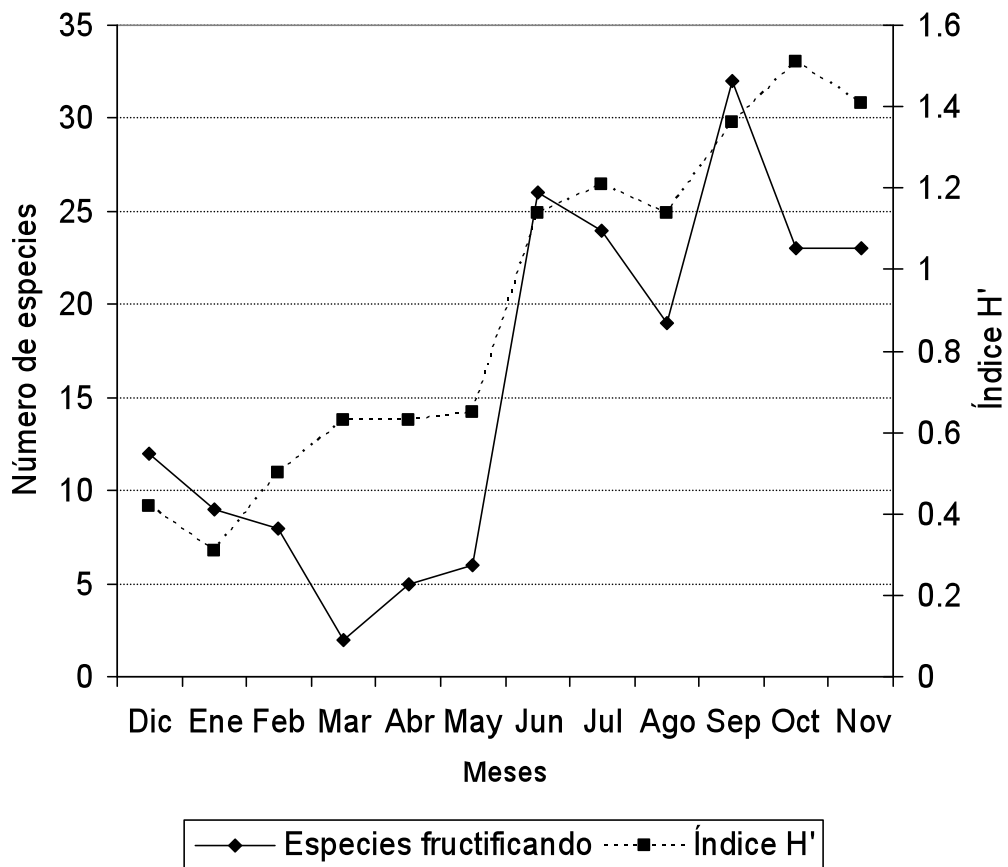


Figura 2. Número de especies arbóreas fructificando con relación al índice de Shannon-Wiener (H').

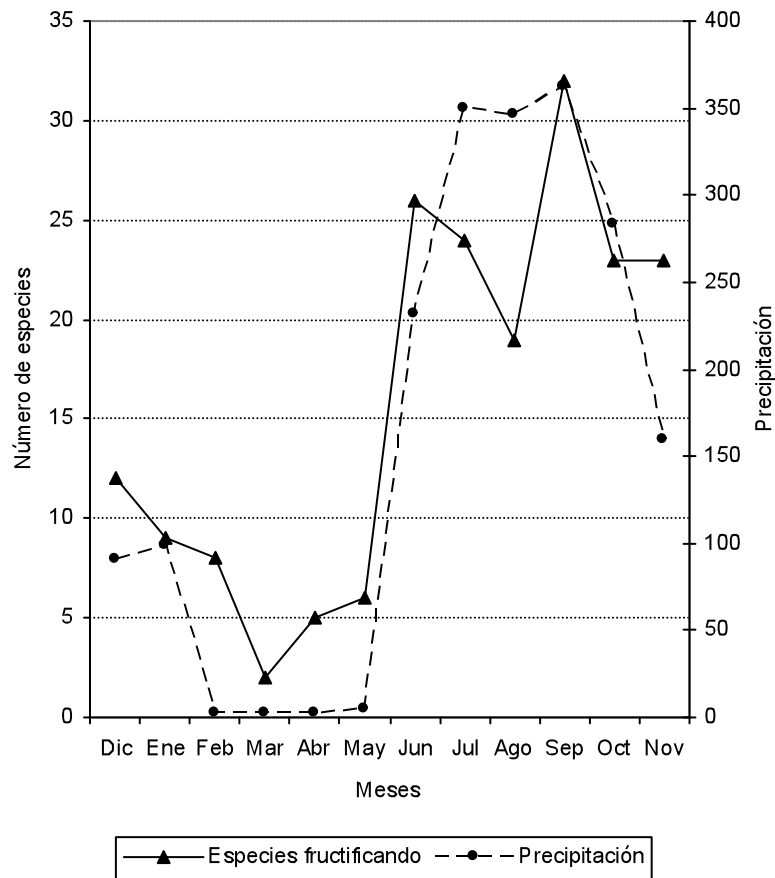


Figura 3. Relación de la precipitación con el número de especies fructificando en el área.

La mayor disponibilidad de frutos en la zona se presentó en la época húmeda. La mayoría de las especies exhiben diferentes grados de sincronía intraespecífica en la fenología de la fructificación y, en muchos casos, tal sincronía fue muy marcada. Se muestra que las fluctuaciones fenológicas regularmente estuvieron relacionadas con la precipitación.

La frecuencia de aparición de semillas en las heces a lo largo del año, estuvo positivamente correlacionada con la disponibilidad de frutos del área, dada por el número de especies registradas en fructificación (Pearson; $r=0.59$; $p<0.05$) (Figura 4). Asimismo, se

estimó una correlación positiva y significativa, entre el número de especies fructificando y las especies de frutos consumidos representados por la diversidad en la dieta de frutos de la iguana ($r= 0.81$; $p<.05$) (Figura 5). Lo cual muestra que la iguana consume frutos cuando estos están disponibles.

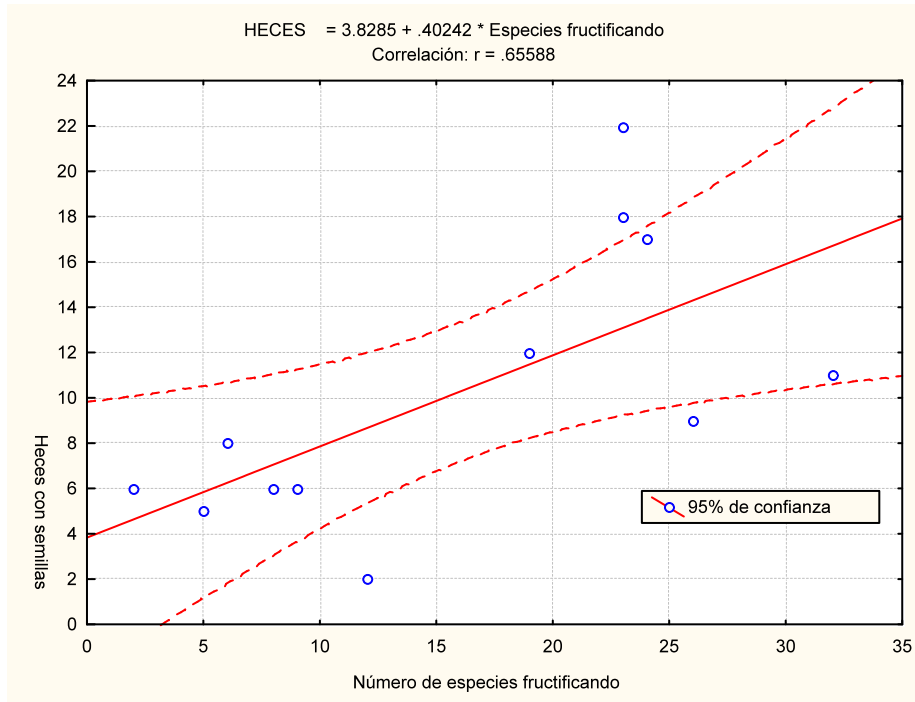


Figura 4. Correlación entre el número de heces con semillas, registradas a lo largo del año y el número de especies fructificando en el área.

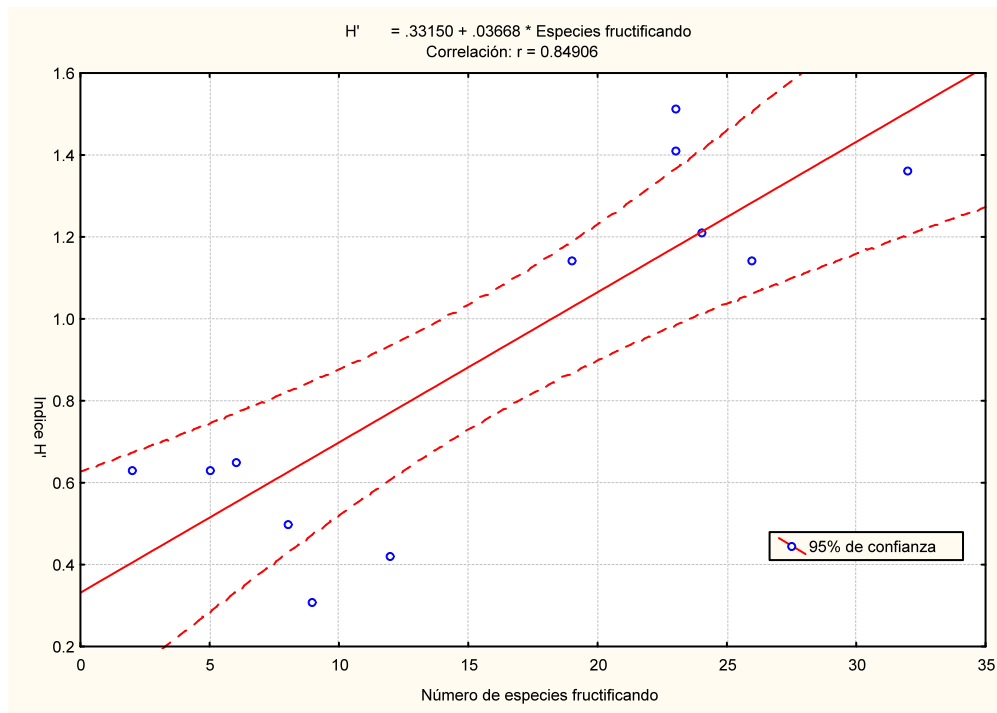


Figura 5. Correlación entre el número de especies fructificando y la diversidad en la dieta de frutos de la iguana verde (índice de Shannon Wiener, H').

1.4.3. Pruebas de germinación.

Para los ensayos de germinación, se depositaron 444 semillas de 18 especies de plantas identificadas en las heces de iguana verde. Todas fueron sembradas conforme fueron localizadas y de forma simultánea con una muestra testigo (Cuadro 6). Para las especies *Ficus* sp., *Rocherfortia lundelli*, *Smilax aristolochaefolia* y la no identificada, no fue posible localizar individuos fructificando para obtener las muestras de semillas y establecer el grupo control; por lo tanto, estas especies no se consideraron para los análisis subsiguientes.

Cuadro 6. Número de semillas sembradas para los ensayos de germinación.

ESPECIE	De heces	Testigo
Myrtaceae		
<i>Pimenta dioica</i>	72	96
<i>Eugenia capuli</i>	8	20
Moraceae		
<i>Ficus tecolutensis</i>	40	80
<i>Ficus insipida</i>	40	50
<i>Ficus pertusa</i>	40	60
<i>Ficus sp.</i>	10	0
<i>Ficus lundeli</i>	84	89
<i>Brosimum alicastrum</i>	5	16
Anacardiaceae		
<i>Spondias radlkoferi</i>	6	20
<i>Spondias mombin</i>	16	52
<i>Byrsonimia crassifolia</i>	10	24
Boraginaceae		
<i>Rocherfortia lundelli</i>	6	0
Polygonaceae		
<i>Coccoloba hondurensis</i>	36	66
Caricaceae		
<i>Jacaratia dolichaula</i>	15	30
<i>Carica papaya</i>	10	20
Flacourtiaceae		
<i>Pleuranthodendron lindenni</i>	16	36
Rubiaceae		
<i>Coffea arabiga</i>	8	10
Cucurbitaceae		
<i>Momordica charantia</i>	6	11
Myrsinaceae		
<i>Icacorea compressa</i>	40	50
Smilacaceae		
<i>Smilax aristolochiaefolia</i>	30	0
No identificada	2	0

Las semillas extraídas de las heces y las muestras control, tuvieron tiempos de germinación significativamente diferentes ($p < 0.05$), con excepción de las especies *Icacorea compressa*, *Ficus insipida* y *Ficus pertusa*, las cuales no fueron afectadas aparentemente (Cuadro 7). Con respecto al número de semillas germinadas, se observó que para las especies *Icacorea compressa*, *Ficus lundeli*, *Spondias mombin* y *Spondias radlkoferi*, las muestras provenientes de las heces, tuvieron porcentajes de germinación significativamente mayores a las semillas control. Las únicas especies que parecieron ser dañada por su paso a través del tracto digestivo de la iguana, fueron *Pleuranthodendron lindenni* y *Brosimum*

alicastrum, ya que las semillas no llegaron a germinar después de 90 días de observación (Figura 6).

Cuadro 7. Tiempos y porcentajes de germinación de especies vegetales aprovechadas por la iguana verde.

Especie	Latencia		Tiempo Máximo para la germinación (días)		Estadis.	Porcentaje de germinación		Estadis.
	H	C	H	C		H	C	
	<i>Pimenta dioica</i>	27	62	41		114	p< 0.01	
<i>Ficus tecolutensis</i>	9	8	12	17	p< 0.05	65	73.3	---
<i>Ficus insipida</i>	9	9	12	12	---	36	55	---
<i>Ficus lundeli</i>	8	9	10	15	p< 0.05	60	20	p<0.05
<i>Brosimum alicastrum</i>	---	59	---	65	*	0	43.8	*
<i>Momordica charantia</i>	32	44	34	47	p< 0.01	50	71.4	---
<i>Eugenia capuli</i>	82	87	83	90	p< 0.01	50	75	---
<i>Byrsonimia crassifolia</i>	82	92	83	97	p< 0.01	20	25	---
<i>Spondias mombin</i>	146	---	159	---	*	30	---	*
<i>Spondias radlkoferi</i>	160	---	177	---	*	33.3	---	*
<i>Coffea arabiga</i>	52	145	86	145	p< 0.01	50	40	---
<i>Icacorea compressa</i>	29	29	49	50	---	82.5	48	p< 0.01
<i>Coccoloba hondurensis</i>	27	38	31	43	p< 0.01	73.3	60	---
<i>Carica papaya</i>	31	28	33	32	p< 0.01	40	55	---
<i>Ficus pertusa</i>	8	8	11	12	---	85	80	---
<i>Pleuranthodendron lindenni</i>	---	7	---	24	*	---	50	*
<i>Jacaratia dolichaula</i>	---	---	---	---	---	---	---	---

H= semillas provenientes de heces; C= semillas del grupo control

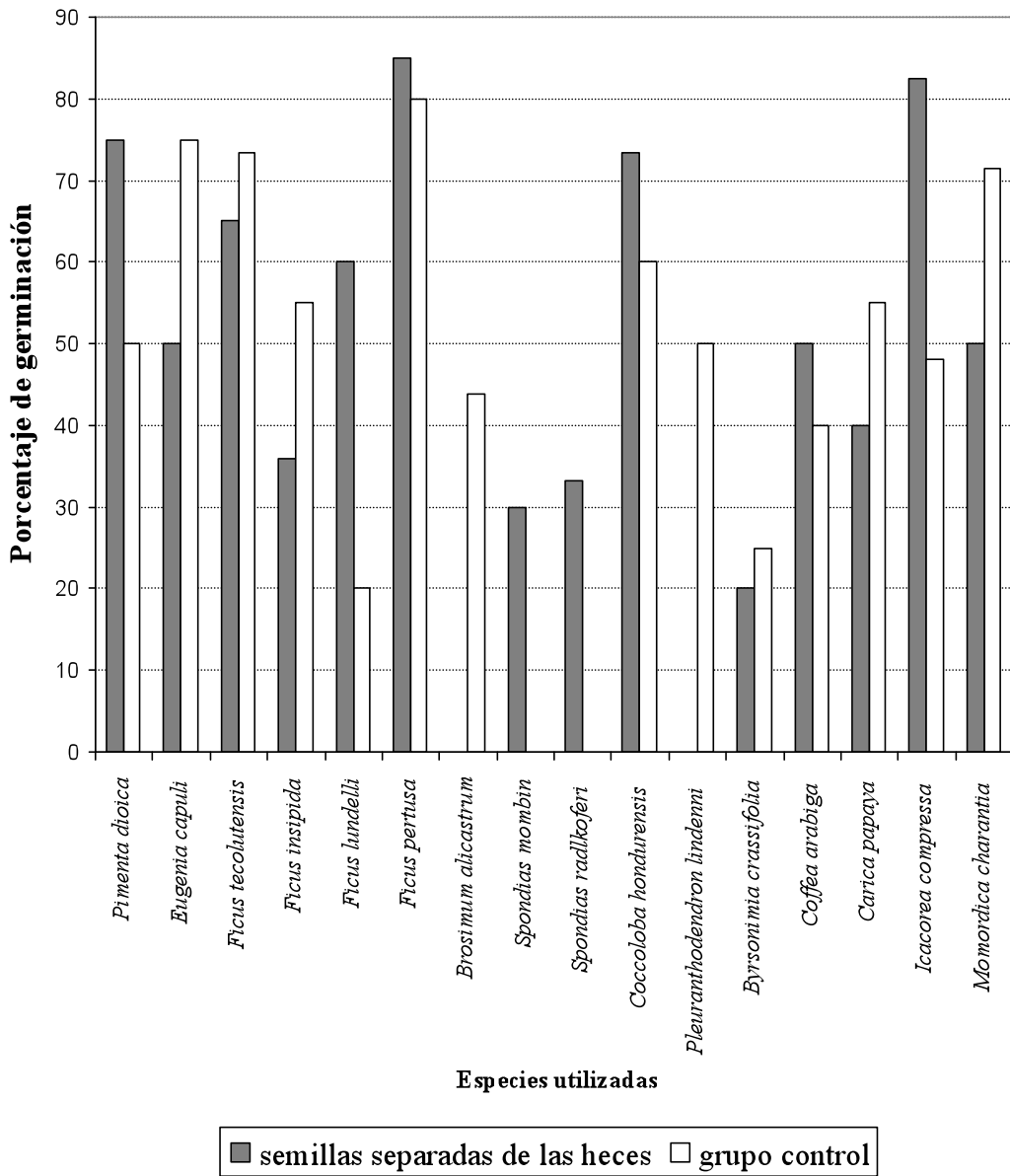


Figura 6. Porcentajes de germinación de semillas de las 16 especies vegetales registradas en la dieta de frutos de la iguana verde.

Los resultados del porcentaje de germinación acumulado, mostraron que, en general, las semillas ingeridas por las iguanas tardaron menos tiempo en iniciar su germinación. Sin embargo, hubo algunas especies que no lograron ser favorecidas por su

paso en el tracto digestivo de las iguanas, como se muestra en las siguientes gráficas descriptivas para cada especie vegetal.

Pimenta dioica es una de las especies de mayor consumo a lo largo del año. Las semillas ingeridas por la iguana iniciaron su germinación el día 27 después de su siembra, es decir, significativamente antes que el grupo control, que inició su germinación 35 días después (día 62). El tiempo para lograr el máximo de germinación fue menor en las semillas separadas de las heces y el porcentaje final de germinación fue superior al del grupo control (75 vs. 50), el cual fue alcanzado a los 14 días después de haber iniciado la germinación, mientras que en el grupo control, la estabilización se logró después de 52 días de germinada la primera semilla (Figura 7). No obstante, el porcentaje final de germinación no fue estadísticamente diferente entre los grupos ($p>0.05$) (Cuadro 7).

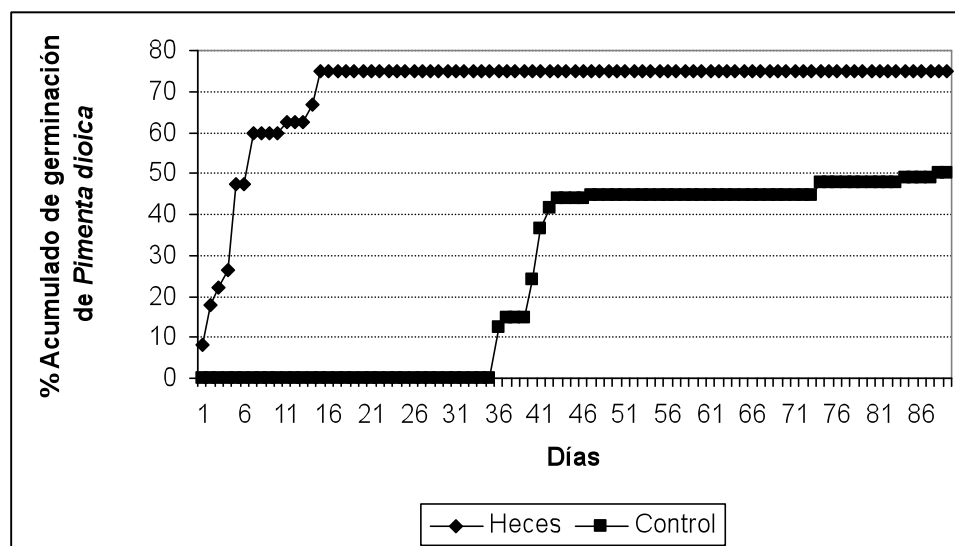


Figura 7. Porcentaje acumulado de germinación para la *Pimenta dioica*

Los resultados de la germinación para *Ficus tecolutensis* y *Ficus insipida*, mostraron una velocidad de germinación significativamente mayor en las semillas separadas de las heces, que alcanzaron su máximo de germinación en sólo cuatro días después de que germinó la primera semilla. No obstante, el porcentaje de germinación acumulado fue similar en las semillas consumidas y las del grupo control (Figuras 8 y 9).

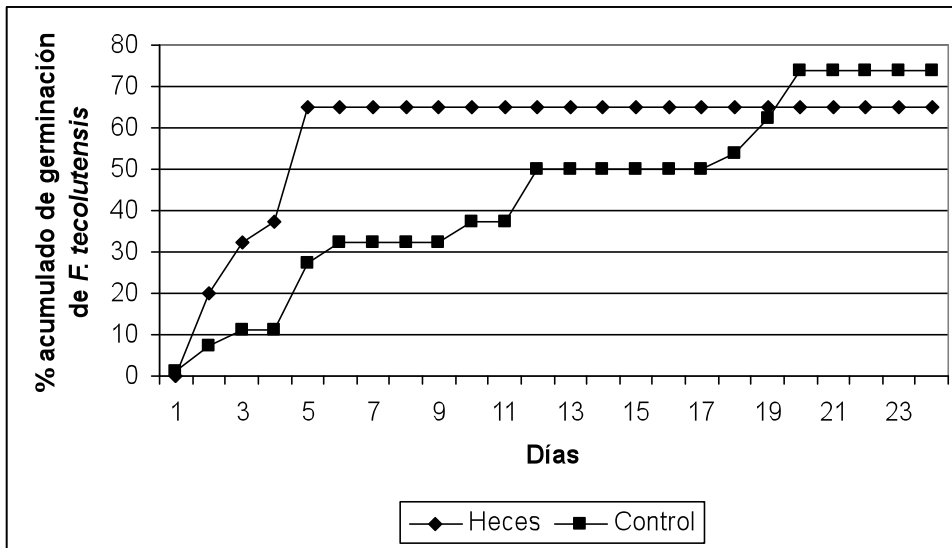


Figura 8. Porcentaje acumulado de germinación para la *Ficus tecolutensis*

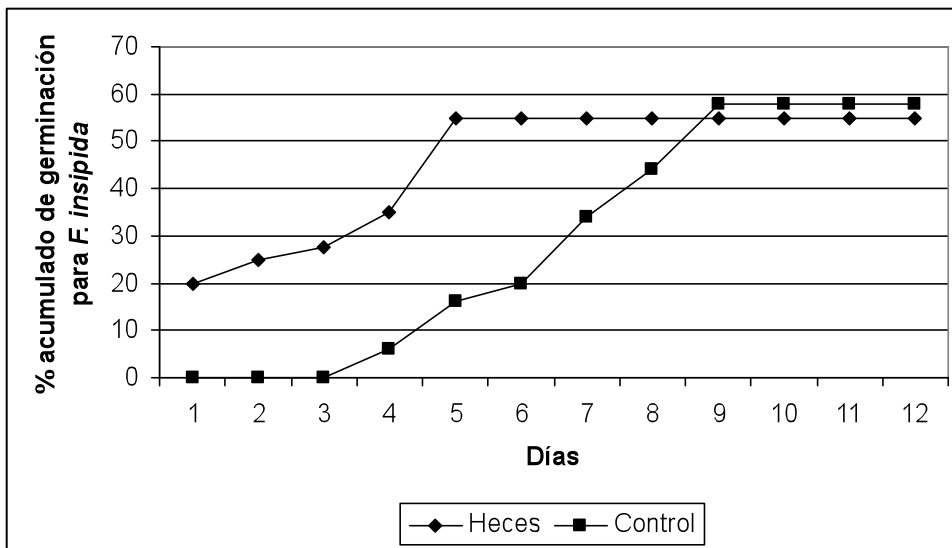


Figura 9. Porcentaje acumulado de germinación para la *Ficus insipida*

Las semillas de *Ficus lundelli*, que pasaron por el tracto digestivo de la iguana tuvieron un éxito germinativo aún mayor que las otras especies de *Ficus*; lograron una más alta velocidad de germinación y un mayor número de semillas germinadas ($p < 0.05$). Las semillas separadas de las heces alcanzaron su máximo porcentaje de germinación en sólo

tres días, superior a los siete del grupo control y tuvieron un porcentaje de germinación del 60% vs. 20% del control (Figura 10).

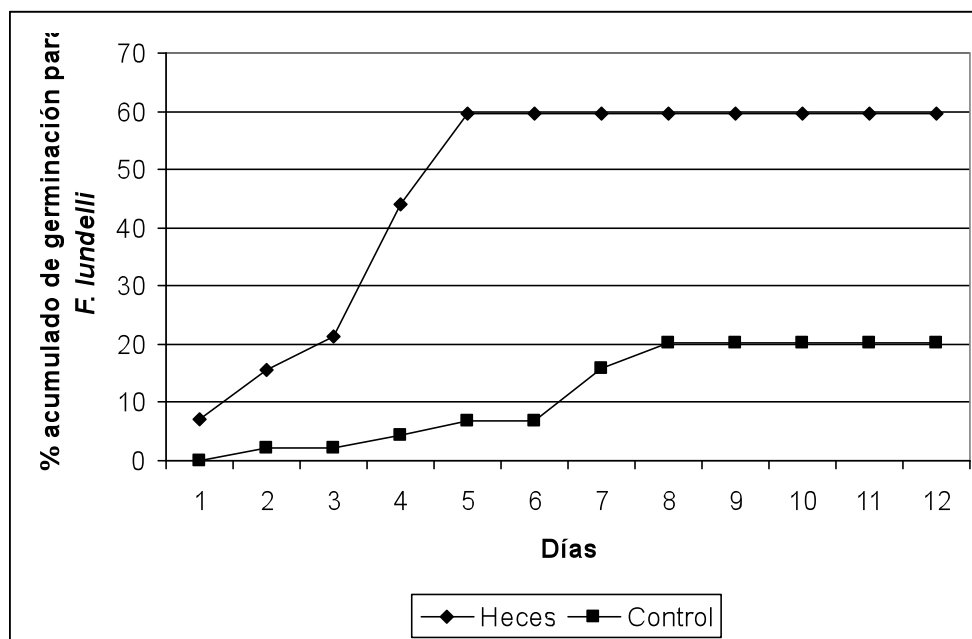


Figura 10. Porcentaje acumulado de germinación para la *Ficus lundelli*

La cuarta especie de *Ficus* experimentada, fue *F. pertusa*; el éxito germinativo de esta especie fue similar en las semillas consumidas y las del grupo testigo; aunque el porcentaje de germinación fue ligeramente superior en las semillas separadas de las heces (85 vs. 80), no fue estadísticamente significativo (Figura 11).

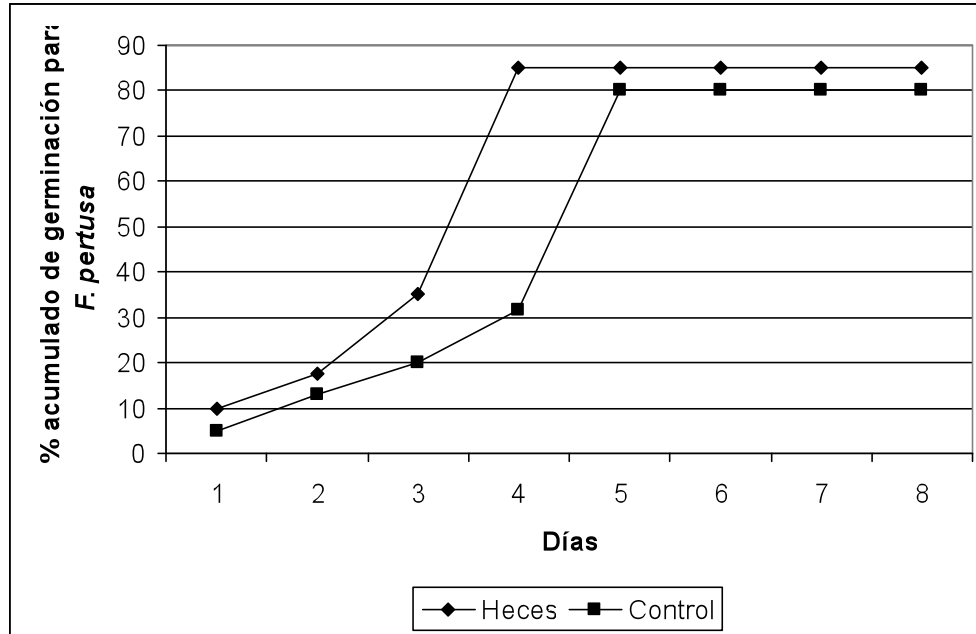


Figura 11. Porcentaje acumulado de germinación para la *Ficus pertusa*

Las gráficas del porcentaje acumulado de germinación muestran comportamiento similar para las especies *Momordica charantia*, *Eugenia capuli* y *Byrsonimia crassifolia* (Figuras 12, 13 y 14). En las tres especies se observa una inmediata germinación exponencial para las semillas que fueron consumidas por las iguanas, lo cual indica una significativa mayor velocidad de germinación para las semillas de este grupo experimental ($p < 0.05$). Asimismo, se observa que el porcentaje final de germinación fue superior en las semillas del grupo control, aunque estadísticamente no fue significativo.

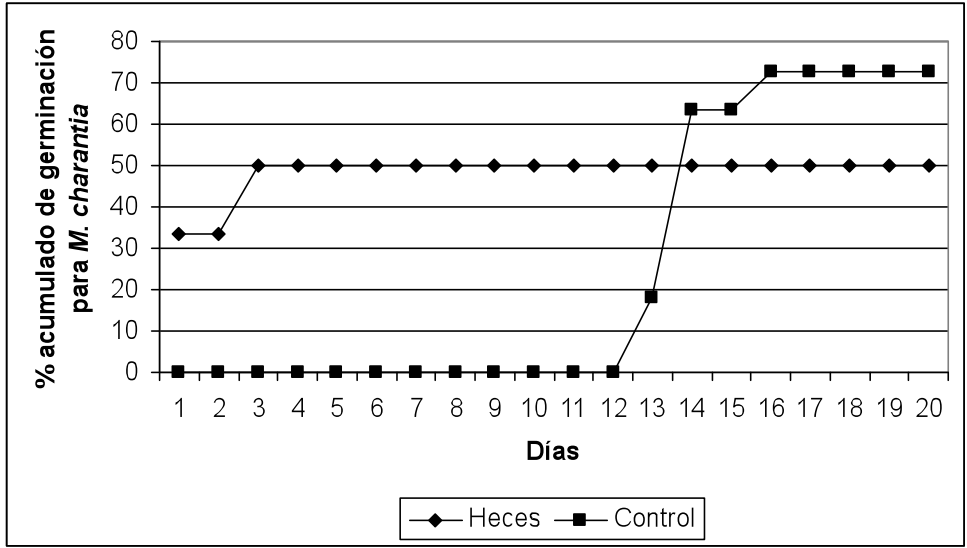


Figura 12. Porcentaje acumulado de germinación para *Momordica charantia*

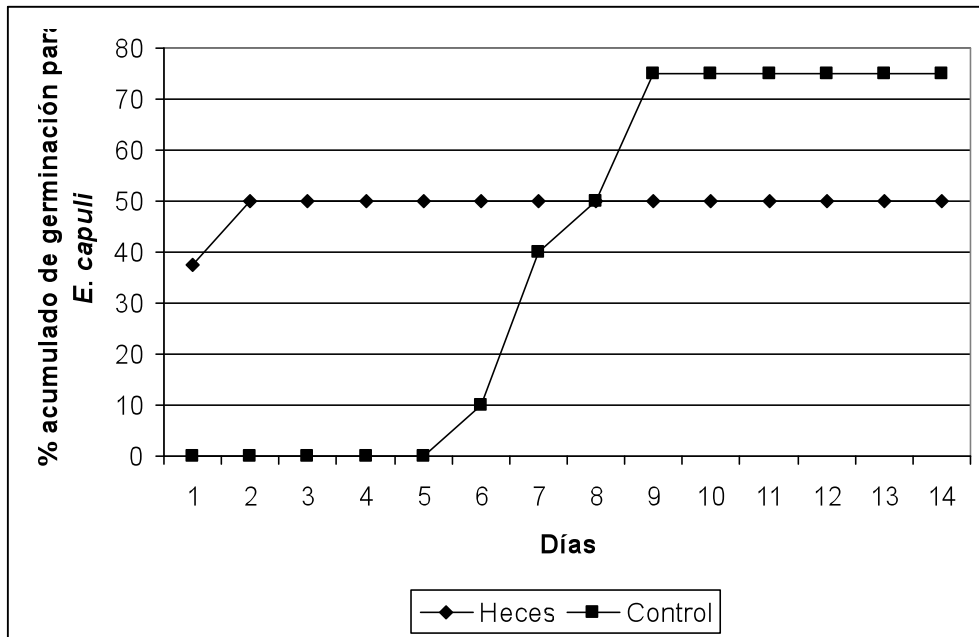


Figura 13. Porcentaje acumulado de germinación para *Eugenia capuli*

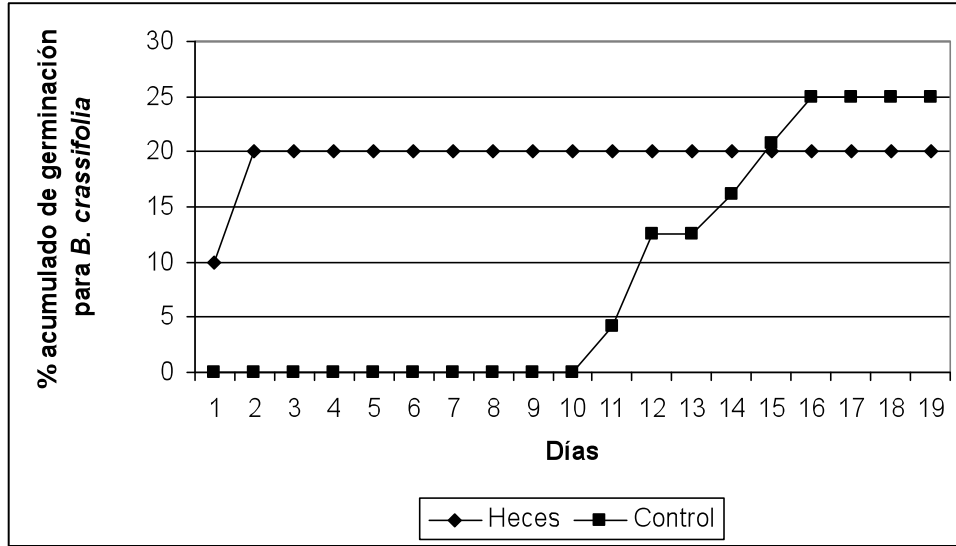


Figura 14. Porcentaje acumulado de germinación para *Byrsonimia crassifolia*

Para la especie *Coffea arabiga* se presentó una significativa mayor velocidad de germinación en las semillas consumidas por las iguanas ($p < 0.05$), aunque no así en el porcentaje final de germinación, que fue similar en los dos grupos (50 % vs. 40 %) (Figura 15).

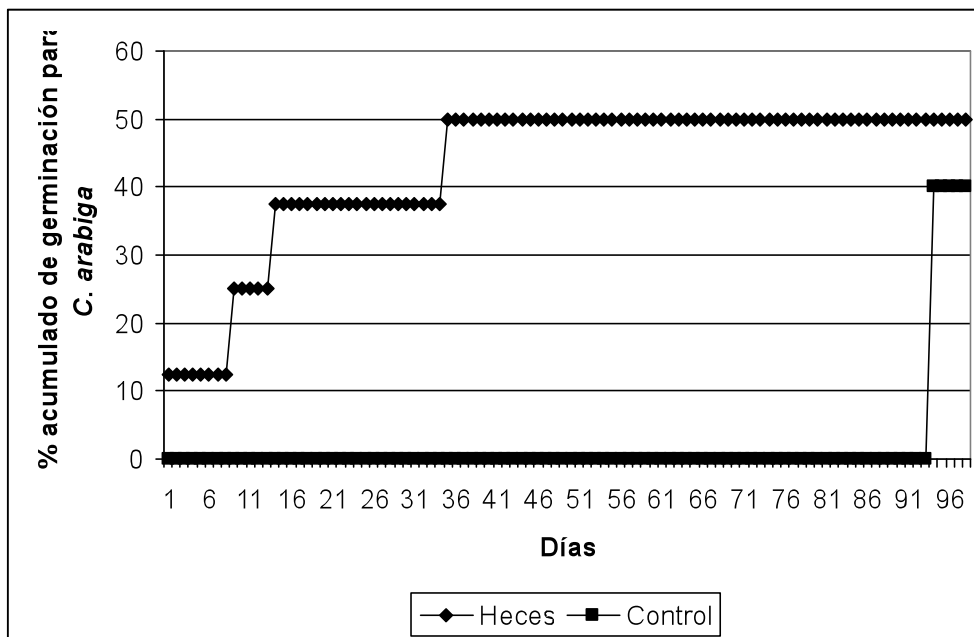


Figura 15. Porcentaje acumulado de germinación para *Coffea arabiga*

La comparación de las semillas de *Icacorea compressa* tratadas en el tracto digestivo de las iguanas y el grupo testigo, muestra una similitud en el comportamiento gráfico (Figura 16). No obstante, las semillas consumidas por el reptil tuvieron un porcentaje significativamente mayor que las del grupo control (82.5 % vs. 48%).

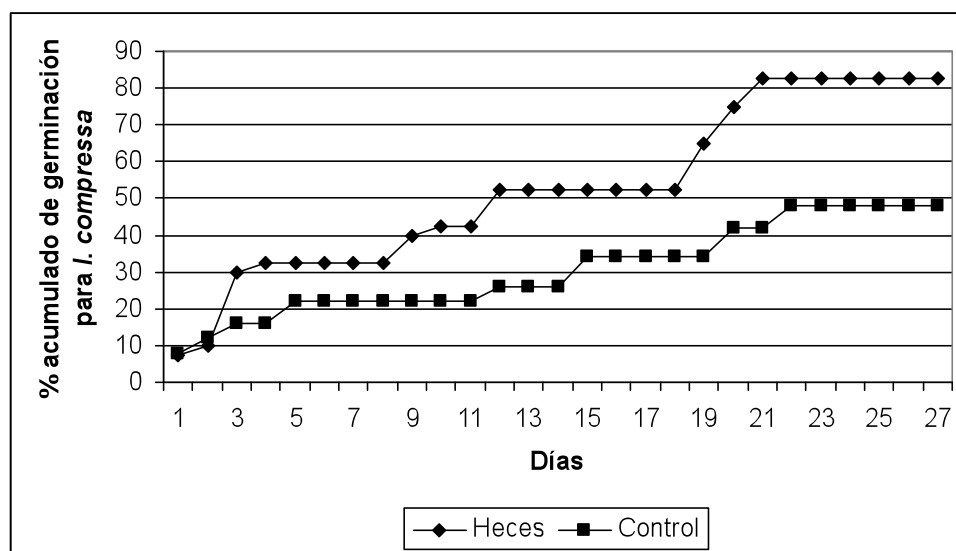


Figura 16. Porcentaje acumulado de germinación para *Icacorea compressa*

Coccoloba hondurensis fue otra de las especies cuyas semillas fueron favorecidas por su paso a través del tracto digestivo de las iguanas, principalmente con relación al tiempo de germinación ($p < 0.05$). Las semillas separadas de las heces iniciaron su germinación 10 días antes que las del grupo control y alcanzaron primeramente su máximo de germinación y, aunque tuvieron un porcentaje de germinación más alto (73.3% vs. 60), éste no fue significativo ($p > 0.05$) (Figura 17).

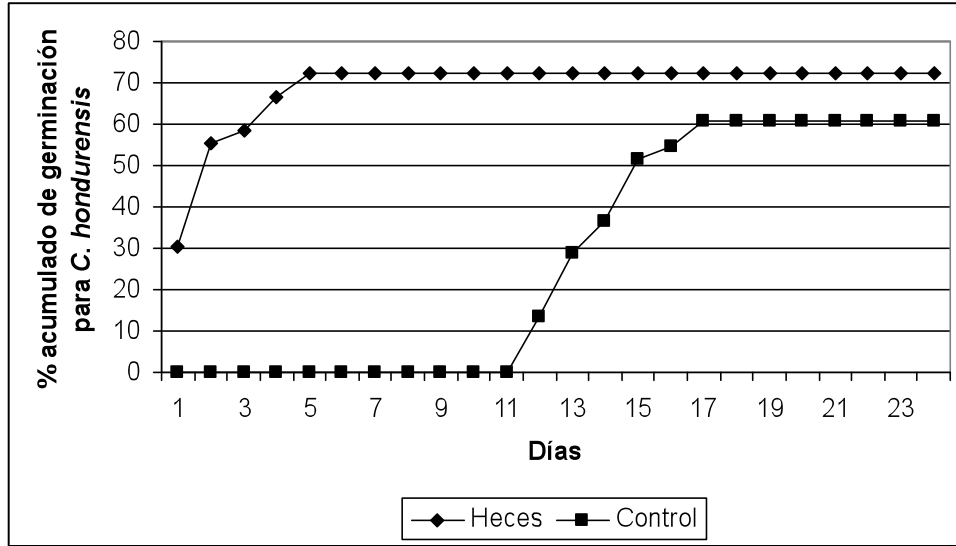


Figura 17. Porcentaje acumulado de germinación para *Coccoloba hondurensis*

Dos especies que fueron beneficiadas en mayor medida por el paso de sus semillas a través del tracto digestivo de las iguanas, fueron las pertenecientes al género *Spondias* (*S. mombin* y *S. radlkoferi*). Estas especies tuvieron un inicio para su germinación prolongado (> 4 meses), y aunque tuvieron un porcentaje de germinación $\leq 50\%$, fue mayor al de las semillas del grupo control, que después de seis meses de observación, no lograron germinar. El porcentaje máximo de germinación fue alcanzado después de 13 días de iniciada la germinación para *S. mombin* y después de 17 días para *S. radlkoferi* (Figuras 18 y 19).

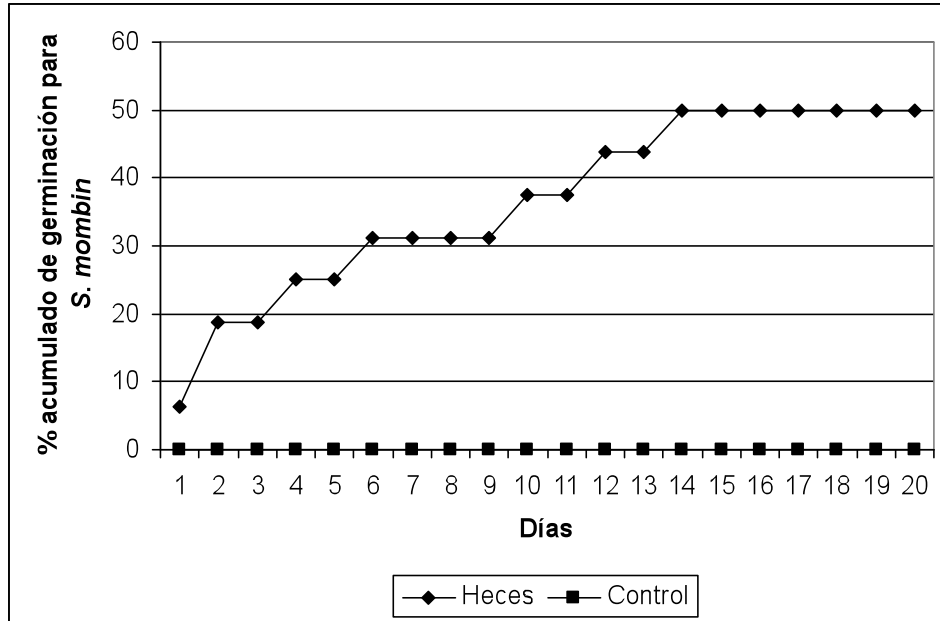


Figura 18. Porcentaje acumulado de germinación para *Spondias mombin*

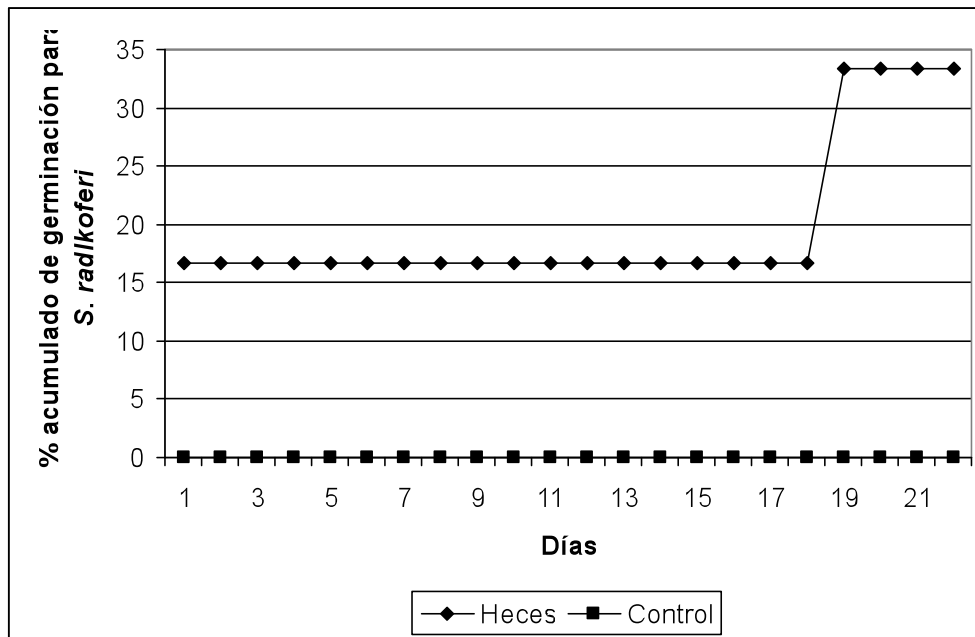


Figura 19. Porcentaje acumulado de germinación para *Spondias radlkoferi*

Dentro de las semillas que fueron aparentemente dañadas en su paso a través del tracto digestivo de la iguana, se encuentran *Carica papaya*, *Brosimum alicastrum* y *Pleuranthodendron lindenni*. En la primera hubo una afectación en las semillas ingeridas, respecto al tiempo de germinación, las semillas de este grupo, redujeron significativamente su velocidad de germinación en comparación con las semillas testigo ($p < 0.05$) aunque el porcentaje de germinación en ambos grupos fue estadísticamente similar (Figura 20). El daño mayor a las semillas que fueron consumidas ocurrió con las otras dos especies (*P. lindenni* y *B. alicastrum*), ya que las semillas del grupo control lograron germinar después de 7 y 59 días respectivamente, con porcentaje de germinación $\geq 40\%$; mientras que las semillas que fueron ingeridas por las iguanas no llegaron a germinar después 90 días de observación (Figuras 21 y 22).

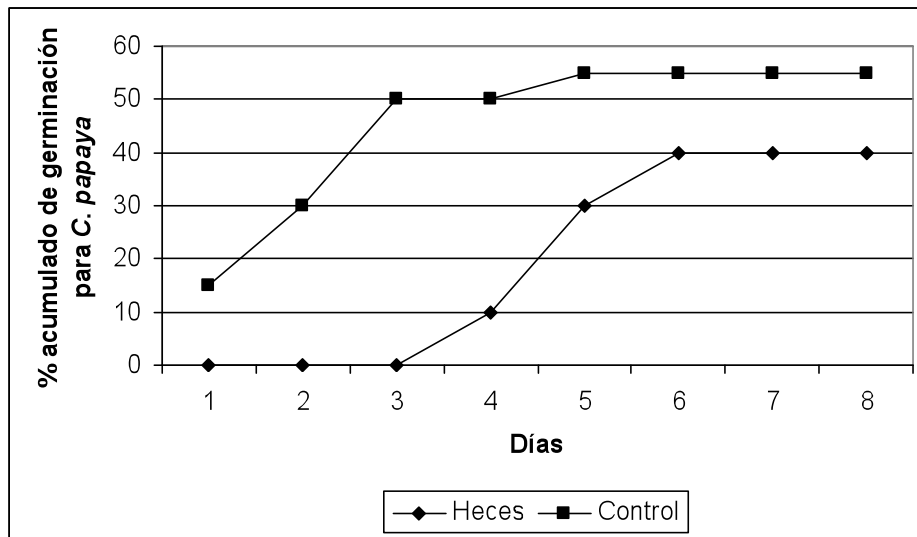


Figura 20. Porcentaje acumulado de germinación para *Carica papaya*

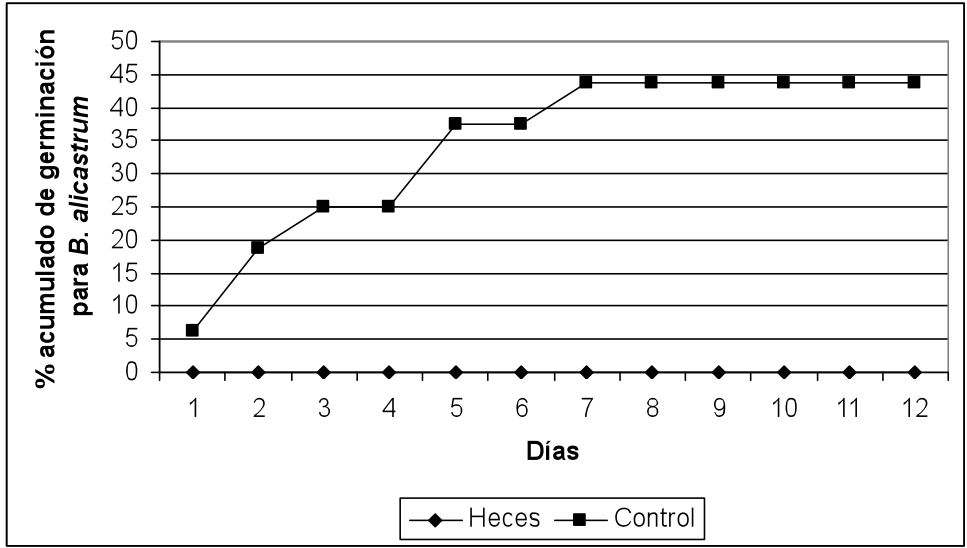


Figura 21. Porcentaje acumulado de germinación para *Brosimum allicastrum*

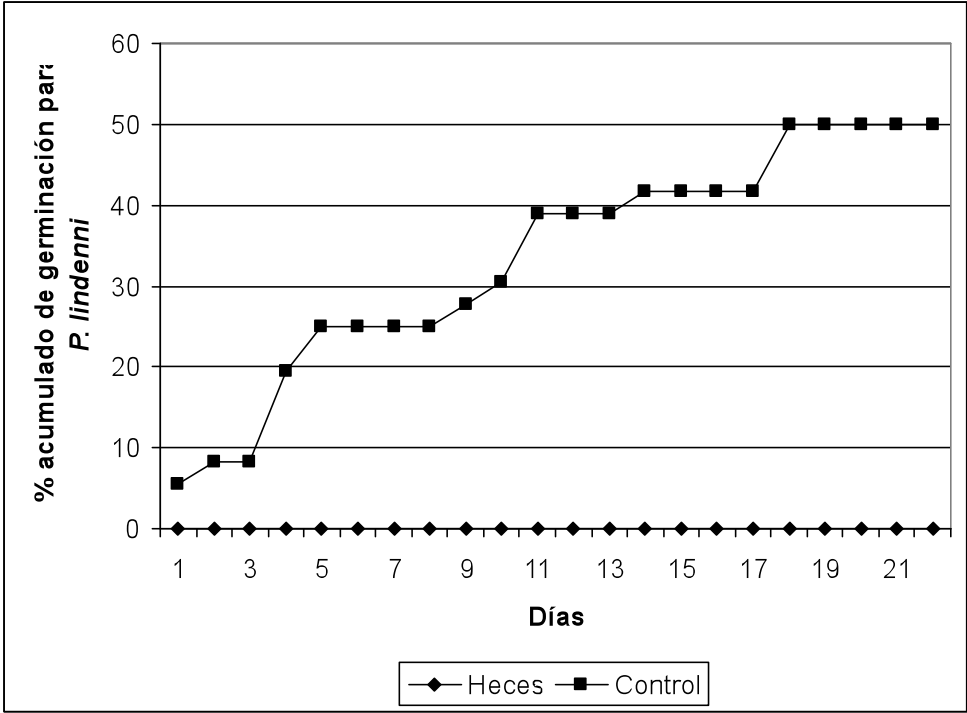


Figura 22. Porcentaje acumulado de germinación para *Pleuranthodendron lindenni*

1.5. DISCUSION

1.5.1. Frugivoría

Los resultados muestran que la iguana verde consume frutos a lo largo del año y sugieren que tiene una marcada preferencia por un grupo particular de plantas para aprovechar este recurso. Entre éstas, las familias Myrtaceae (por la especie *Pimenta dioica*) y Moraceae (especialmente por las especies del género *Ficus*) son las que tienen una mayor aceptación por la iguana a lo largo de un ciclo anual, especialmente en la época húmeda. Esto indica que estas especies son un constituyente primario para la iguana verde en la obtención del recurso fruto. Estas especies tuvieron los más prolongados periodos de fructificación en el área, lo que podría sugerir, que deben ser árboles que compiten por atraer frugívoros más especializados, de acuerdo con lo que mencionan Howe y Estabrook (1977) y Howe (1993), quienes predicen que los árboles tropicales para competir por un limitado grupo de expertos frugívoros, presentan extensos periodos de fructificación; a diferencia de aquellos que compiten por una amplia variedad de oportunistas, que podrían tener sólo picos de fructificación estacional. En este sentido, la iguana podría no ser el consumidor de frutos más adecuado para estas especies vegetales.

Cinco especies de *Ficus* fueron registradas en este trabajo como parte de la dieta de la iguana, y se consideran dentro de las de mayor uso a lo largo del año. Ha sido ampliamente reportado que las especies pertenecientes al género *Ficus*, son fundamentales en los bosques tropicales como recurso alimentario por muchos herbívoros en general y frugívoros en particular; por ejemplo, dentro de los mamíferos, se encuentran los monos aulladores y monos araña (Milton, 1980; Glander, 1981; Estrada, 1984; Estrada y Coates-Estrada, 1984, 1986a, 1986b; Domínguez-Domínguez, 1994; Serio-Silva, 1995; Julliot, 1996; Rodríguez-Luna et al., 2003; Dew y Wright, 1998; Bravo y Zunino, 2000; Stevenson et al., 2002; García-Orduña, 2003), algunas especies de murciélagos (*Artibeus* sp., *Sturnira* sp., *Glossophaga* sp.) (Howe y Primack, 1975; Orozco-Segovia et al., 1985; Coates-Estrada y Estrada, 1986; Galindo-González et al., 2000), los tlacuaches (*Marmosa mexicana*, *Didelphis marsupialis*, *Philander opossum*), algunas ardillas (*Sciurus aureogaster*, *Sciurus deppei*), el puerco espín (*Sphiguirus mexicanus*), el serete (*Dasyprocta mexicana*), el cacomixtle (*Bassariscus sumichrasti*) y la martucha (*Potos flavus*), entre otros (Coates-Estrada y Estrada, 1986). También consumen

este recurso varias especies de aves, como los tucanes (*Ramphastos sulfuratus*), los trogones (*Trogon* spp.), quetzales (*Pharomachrus mocinno*), cotingas (*Continga* spp.), tiranos (*Tyrannus* spp.), papamoscas (*Myiozetetes* sp.), piquigruesos (*Megarynchus* sp.) y eufonias (*Euphonia* spp.), entre otras (Kantak, 1979; Van Dorp, 1985; Remsen *et al.*, 1993) y algunos reptiles, como iguanas y tortugas (Lara, 1994; Moll y Jansen, 1995; Morales-Mávil, 1997; Huey, 1998).

De acuerdo con las especies identificadas, el tamaño de los frutos consumidos por la iguana fue variable: desde 5.5 x 4.5 mm en los frutos más pequeños (*Ficus pertusa*), hasta 45 x 33 mm en los frutos más grandes (*Jacaratia dolichaula*) (Pennington y Sarukán, 2005). Las observaciones de campo, mostraron que las iguanas cortan los frutos con la boca, los trituran un poco en sus mandíbulas y los tragan casi completos. La excepción es la especie *J. dolichaula*, cuyos grandes frutos son mordidos y consumidos por partes.

No se encontraron reportes sobre el consumo de los frutos de *Pimenta dioica* por animales; no obstante, se conoce que son comidos por varias especies de aves (observación personal) y apreciados para uso humano como condimento (Pennington y Sarukán, 2005). Por ello, deberá resaltarse aún más la importancia de la iguana como consumidor de esta especie arbórea y pensar en la necesidad de estudiar más a fondo las interacciones mutualistas de este árbol con otras especies de vertebrados, sobre todo si se considera que *P. dioica* es una especie abundante en los fragmentos del área. Esto resalta la importancia de esta especie como aporte de frutos para la iguana verde, y como un elemento característico y relevante dentro de la vegetación del área, que se encuentra con fuerte grado de perturbación. Las plantaciones de *Pimenta dioica* ofrecen el principal aporte arbóreo en gran parte del sitio. Además, esta especie tiene un amplio periodo de fructificación, por lo tanto, las iguanas pueden encontrar en ella un importante recurso alimentario.

Con respecto al resto de las especies incluidas en la dieta de frutos y obtenidas en las muestras de las excretas, parece que las iguanas actúan más bien como frugívoros oportunistas, explotando estas especies cuando se encuentran con ellas o cuando escasean las que utilizan como recurso “primario”. Se conoce que, comúnmente, las especies de árboles

tropicales presentan gran variación individual e interespecífica en los patrones de fructificación (Frankie *et al.*, 1974; Jackson, 1978; Milton *et al.*, 1982; Borchert, 1996). Esto fue evidente en el área de estudio, por ello, el aprovechamiento de los frutos de las especies con periodos de fructificación cortos, queda restringido a pocos meses del año. Esto indica la naturaleza estacional de las especies como recurso, pero no su preferencia temporal, ya que ninguna de las especies fue de uso exclusivo durante su periodo de fructificación.

Es bien conocido que la disponibilidad de frutos varía estacionalmente en la mayoría de los bosques tropicales y que hay periodos con una muy limitada oferta de frutos (van Schaik *et al.*, 1993; Stevenson *et al.*, 2002). El carácter oportunista de la iguana verde se ajusta a este patrón, lo cual se ve evidenciado en la relación entre la diversidad de la dieta y los periodos de fructificación de las especies en el sitio. En nuestra área de estudio, cerca del 80% de las especies tuvieron su pico de fructificación en la época húmeda del año, en particular, en el mes de octubre. El patrón es relativamente común en la mayoría de las especies de árboles y arbustos neotropicales, y muchas veces también muestra más de un pico al año (Rathcke y Lacey, 1985). Fue notable la variación en las estrategias de producción de frutos. Algunas especies presentaron periodos cortos de fructificación y muchos individuos produjeron frutos en bajas cantidades, lo cual podría incrementarse en un ambiente fragmentado y fuertemente perturbado, por lo que la iguana verde enfrenta la estacionalidad y la disponibilidad de frutos; ante ello, deberá actuar más como un frugívoro oportunista que como un selecto consumidor de frutos.

Siete de las especies utilizadas por la iguana son nuevos reportes, desde nivel género, en la dieta de la iguana verde. El género *Ficus* ya ha sido reportado en la alimentación de esta iguana, aunque para este trabajo se incluyen cinco especies, una de las cuales (*F. pertusa*), es nueva mención en su dieta. Este grupo de árboles ofrece frutos durante todo el año, por lo cual deben ser considerados, en conjunto, como los más importantes para la obtención de estos recursos para la iguana. Se conoce que las especies de este género pueden diferir considerablemente de la mayoría que componen la comunidad. Las especies de *Ficus* en particular, parece que pueden tener fructificación en más de un periodo al año (Milton *et al.*, 1982), lo cual fue observado en nuestra zona sólo para la especie *Ficus tecolutensis*. Frankie *et*

al. (1974) y Milton *et al.* (1982), mencionaron que, para entender el significado adaptativo del inusual patrón de producción de frutos de amates (*Ficus*), es necesario considerar la polinización y la dispersión de semillas. Se debe considerar que la mayoría de las especies de árboles tropicales cuentan con vectores animales para la polinización y la dispersión y, en especial, las especies de *Ficus* son dispersadas por una gran variedad de animales, pero son polinizadas cada una por una particular especie de avispa (Ramírez, 1970; Milton *et al.*, 1982). Es razonable pensar que el patrón de producción de frutos que muestran las especies del género *Ficus*, está de alguna manera relacionado con su inusual sistema de polinización.

Siendo los amates los árboles más importantes para la dieta frugívora de la iguana verde, debe existir alguna recompensa relevante para que se logre una exitosa relación mutualista. Se sabe que los saurios pueden ser capaces de acceder a frutos en ramas inaccesibles para las aves y también pueden depositar semillas en micrositios más convenientes de lo que podrían las aves (grietas, por ejemplo) (Valido y Nogales, 1994; Traveset, 1995; Wotton, 2000). En este sentido, la iguana se alimenta, preferentemente, en las ramas marginales de los árboles y deposita sus heces en diferentes sitios, pero uno de los más convenientes para las semillas de *Ficus*, debido a su naturaleza epífita, es la deposición sobre las ramas de los árboles y en oquedades que la iguana llega a utilizar como letrinas. Las semillas de *Ficus* depositadas en estos micrositios, encuentran los suficientes recursos no sólo para germinar, sino para que las plántulas se establezcan e inicien su proceso estrangulador sobre el árbol hospedero.

La calidad de dispersión que puedan realizar las iguanas no es comparable con lo que regularmente hacen animales más móviles, por ejemplo, las aves y los murciélagos. Sin embargo, este trabajo hace notar que las iguanas llegan a consumir frutos de gran tamaño a los que, aparentemente, las pequeñas aves y murciélagos no tendrían acceso. Este es un aspecto importante a considerar, dentro del consumo de frutos por la iguana. Se conoce que las semillas dentro del fruto al ser ingeridas actúan como balastras, materia que utiliza un espacio importante en el tracto digestivo pero que es nutricionalmente irrelevante (Snow, 1971). La presencia de estas balastras, por lo tanto, puede implicar costos en términos de espacio que podría ser ocupado por alimento, y en términos de energía también, debido al transporte y la

expulsión de la balastra. Estos costos se incrementan con el tamaño de la semilla. Los frutos que contienen poca masa de semillas son provechosos al ingerirlos y son aceptados por un gran número de animales. Mientras que los frutos con grandes masas de semillas sólo pueden ser ingeridos económicamente si el frugívoro tiene mecanismos especiales para deshacerse de ellas con un mínimo costo energético (McKey, 1980). La mayor parte de los frutos consumidos por la iguana verde parecen no causar grandes problemas en cuanto a la ocupación de espacio en el tracto digestivo, con excepción de *Spondias mombin*, *Spondias radlkoferi* y *Brosimum alicastrum*, cuyo tamaño de semillas (>15 mm) parece ser más adecuado para regurgitación. Sin embargo, la iguana no tiene las características anatómicas ni fisiológicas para realizar este tipo de acción, como lo llegan a tener algunas especies de aves frugívoras especializadas, que tienen una amplia apertura de boca y un esófago distensible, adaptaciones que reflejan la habilidad para ingerir económicamente grandes semillas. Por lo tanto, la iguana tiene que expulsar estas grandes semillas con las heces, por lo cual ocupan un espacio durante todo el proceso digestivo. Así, la iguana debe tolerar el gasto digestivo que representan estas semillas en su tracto digestivo, a cambio de los nutrientes que le representan y defecarlas después de varios días (>3). El prolongado tiempo de digestión, amplía la posibilidad de que las semillas sean depositadas lejos de los árboles donde las consumen.

El consumo de los frutos de *Spondias* puede ser un buen aporte de nutrientes y agua para la iguana. Se sabe que los frutos de este grupo de árboles son consumidos y regularmente dispersados en diversas regiones por una variedad de fauna, desde hormigas hasta herbívoros y carnívoros, y probablemente por muchas más especies que aún no han sido registradas o que recientemente se han extinguido (Janzen y Martin, 1982; Janzen, 1985; Mandujano *et al.*, 1994). Regularmente, los frutos de *Spondias* son una importante fuente de agua para la fauna, sobre todo durante la época seca cuando la disponibilidad de agua es mínima, el alto contenido de ácido ascórbico aparentemente también se adhiere al efecto; ésto ha sido documentado por Frankie *et al.* (1974) y McCoy *et al.* (1990), para *S. purpurea* en Costa Rica y por Mandujano *et al.* (1994), con la misma especie en Chamela, México; por Barbosa *et al.* (1989) y Monte *et al.* (1990, citados por Mandujano *et al.*, 1994) para *S. tuberosa*, en Brasil. Las especies de selva húmeda, *S. mombin* y *S. radlkoferi*, también son consumidas por varios animales (Croat, 1974; Frankie *et al.*, 1974; Vásquez-Yanes *et al.*, 1975; Foster, 1982; Janzen, 1985).

1.5.2. Germinación.

Los experimentos de germinación mostraron que las iguanas no dañan muchas de las semillas que tragan, sino por el contrario, favorecen su germinación. El tránsito lento del alimento a través del tracto digestivo de la iguana verde (> 72 horas para frutos) (McBee y McBee, 1982; van Marken Lichtenbelt, 1992), sugiere que las semillas están sujetas a un largo tratamiento químico y mecánico que aparentemente es benéfico para la germinación, principalmente para las semillas grandes (> 20 mm), tal es el caso de las pertenecientes al género *Spondias*. Sin embargo, el hecho de que no llegaron a germinar algunas de las semillas de especies como: *Jacaratia dolichaula*, *Pleuranthodendron lindeni* y *Brosimum alicastrum*, podría suponer que, en algunos casos, las semillas fueron afectadas por el lento pasaje a través del tracto digestivo de la iguana. Datos obtenidos por Rick y Bowman (1961) demostraron que en las tortugas de galápagos, una prolongada retención en el tracto digestivo puede disminuir la viabilidad de las semillas, sobre todo aquellas de testa delgada. El tiempo de digestión varía mucho dependiendo del tipo de alimento y la temperatura. Un incremento en la temperatura induce un significativo decremento del tiempo de tránsito en el tracto digestivo; se argumenta que la temperatura del cuerpo afecta la capacidad digestiva potencial de la iguana verde (van Marken Lichtenbelt, 1992). Esto implica que la velocidad del proceso digestivo de la iguana, pudo haber sido afectado por la temperatura ambiental, que en el caso de los reptiles, está directamente relacionada con la corporal y, por ende, con el efecto sobre las semillas ingeridas; sin embargo, deberán hacerse estudios más precisos al respecto para obtener mayor información sobre este proceso.

Se debe considerar que existe una variación en la afectación hacia las semillas, dependiendo del tamaño de éstas. Un meta-análisis mostró que la germinación es afectada por su paso a través del tracto digestivo de las aves, incrementándose con el aumento del tamaño de las semillas, aunque con una varianza explicativa baja (Verdú y Traveset, 2004); en contraste, el incremento germinativo de las semillas ingeridas por mamíferos no voladores, decrece con el aumento del tamaño de las semillas aunque, en este caso, con una variable explicativa insignificante (Verdú y Traveset, 2004). Es posible también que esta afectación esté relacionada con el grosor de la testa que la recubre. Por esto, es que el tránsito lento de

la digestión de la iguana, puede ayudar a disminuir el tiempo para la germinación en algunas especies, no tener efecto en otras y dañar la germinación en algunas más. Este aspecto se ha estudiado y probado, comparando la germinación de semillas de especies de *Ficus* consumidas por vertebrados con diferente tiempo de digestión (Domínguez-Domínguez, 2005; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2006).

En este trabajo no se obtuvieron datos experimentales que evaluaran los sitios de dispersión. No obstante, se pudo observar que las iguanas realizan deposición de heces de forma repetida (a manera de letrinas) en el suelo, principalmente cerca de la base de los árboles, en ramas anchas sobre los árboles, a varios metros de altura y en oquedades, también sobre ramas de árboles. Como ya se mencionó, la deposición en la parte alta de los árboles (ramas y huecos), podría beneficiar sobre todo a las especies epífitas, como es el caso de *Ficus* spp. Sin embargo, será necesario contar con mayor información y evaluar el establecimiento de plántulas en esos sitios, de tal manera que se puedan apoyar esas ideas y entender sus efectos sobre la reproducción y la adecuación de las plantas. Fialho (1990) plantó semillas de *Erythoxylum ovalifolium* sobre el suelo en bordes de una zona arbustiva, simulando el efecto de dispersión de *T. torquatus*, de estas semillas, ninguna germinó después de cinco días. En otro estudio, Valido y Nogales (1994), analizaron el uso de hábitat de el lagarto *G. galloti*, mostrando que tiende a preferir sitios rocosos. Encontraron que tres especies de plantas consumidas por esta lagartija eran más frecuentes en esos sitios rocosos que en el suelo. Ellos sugieren que el saurio está ayudando a dispersar las semillas de esta planta a sitios con las condiciones apropiadas para su establecimiento. Un estudio con resultados similares, es el realizado por Wotton (2002), quien determinó que el gecko *Hoplodactylus maculatus* deposita las semillas que ingiere entre las rocas; este microhábitat parece ser el más conveniente para la germinación de *Coprosoma propinqua*.

Al parecer, las iguanas depositan algunas de las semillas que consumen, relativamente cerca del árbol madre, esto hace pensar que las plántulas emergentes no escapan a la alta mortalidad dependiente de la densidad. Se ha demostrado que la alta densidad de semillas en un área reducida induce su depredación. Los insectos y mamíferos pueden destruir gran cantidad de semillas y plántulas (Denslow, 1980; Howe, 1993). No obstante, para los

mamíferos que depredan plántulas y semillas, parece ser lo mismo si éstas están cerca o lejos del árbol madre y si son depositadas en grupo o de manera aislada (Howe, 1993). Esta forma de deposición de semillas cerca de los árboles padre, se considera una sombra de semillas y es generada no sólo por los animales de comportamiento sedentario como la iguana. Las especies de aves y murciélagos más móviles o algunos primates también contribuyen a la creación de grandes sombras de semillas de algunas especies arbóreas (Howe y Primack, 1975; Estrada y Coates-Estrada, 1984). Esta sombra de semillas que al parecer crea la iguana, es también similar a la que naturalmente produce el mismo árbol, aunque la ventaja que podría tener la sombra que es creada por el reptil, es que las semillas pueden reducir el tiempo para que su germinación se manifieste.

En este trabajo se muestra que las semillas que pasan por el tracto digestivo de la iguana, regularmente tienen una mayor velocidad de germinación, en comparación a las que no pasan por el tracto digestivo de ningún animal, esto fue particularmente notorio para 11 de las 16 especies probadas en los experimentos (68.5%), destacando *Spondias* spp.; las semillas de esta especie que no fueron ingeridos no lograron germinar después de seis meses de plantadas. Para algunas de especies vegetales utilizadas, las semillas defecadas por la iguana verde aumentaron, además, su porcentaje de germinación, en comparación con las que naturalmente caen del árbol. Los resultados muestran similitud con lo registrado para *Nertera granadensis*, cuyas semillas germinaron más rápidamente después de pasar por el estómago de la lagartija chilena, *Liolaemus pictus* (Willson et al., 1996). Datos similares se encontraron en las iguanas *Cyclura carinata* y *C. rileyi*, las cuales incrementaron la velocidad de germinación aunque no el porcentaje de germinación de las semillas de *Ziziphus rignoni* (Hartley et al., 2000). Las semillas de *Coprosoma propinqua* también fueron afectadas en su tiempo de germinación, cuando fueron consumidas por el gecko *Hoplodactylus maculatus*. Las semillas separadas de las heces del lagarto germinaron más rápido que las de frutos intactos (Wotton, 2002). El trabajo de Rodrigo de Castro y Galetti (2004), mostró que de cuatro especies vegetales probadas, sólo las semillas del arbusto *Genipa americana*, tuvieron un aumento en la velocidad de germinación cuando pasaron por el sistema digestivo del lagarto *Tupinanbis merianae*.

En nuestro estudio, también hubo especies que no tuvieron diferencias en la capacidad de germinación de las semillas que pasaron por el tubo digestivo de la iguana, tal fue el caso de *Ficus insipida* y *Ficus pertusa*. Esto concide con lo reportado por Iverson (1985), por Benítez-Malvido *et al.* (2003) .y con parte de los resultados de Rodrigo de Castro y Galetti (2004), quienes mencionan que la germinación de semillas ingeridas por diferentes especies de lagartos, no es estadísticamente diferente a la que presentan las que caen directamente del árbol. También nuestro trabajo mostró que algunas de las semillas consumidas por las iguanas, fueron afectadas negativamente en su éxito germinativo: *Brosimum alicastrum*, *Pleranthodendron lindenni* y *Carica papaya*. Este daño a semillas ingeridas por saurios, ha sido reportado también por Rodrigo de Castro y Galetti (2004) y Domínguez-Domínguez (2005).

Debido a la variedad de semillas encontradas simultáneamente en las heces de las iguanas, así como a la diversidad mensual registrada, se puede decir que las iguanas depositan semillas de diferentes especies en la vecindad de los árboles que visita. De esta manera, se producen sombras de semillas de diferentes especies alrededor de los árboles. Esta característica ha sido ya reportada para algunas especies de aves (Moermond *et al.*, 1986), murciélagos (Janzen *et al.*, 1976) y monos (Estrada y Coates-Estrada, 1984). Otro punto de apoyo para este reptil, es que utilizan principalmente las ramas marginales de los árboles para alimentarse, lo cual también podría facilitar la dispersión, ya que depositarían las semillas alejadas del tronco del árbol. Todo esto hace pensar que las iguanas pueden colaborar, en cierta medida, junto con los típicos frugívoros dispersores (aves y mamíferos) en los procesos de regeneración de la vegetación.

CAPÍTULO 2

Ámbito hogareño

La iguana verde (*Iguana iguana*) ha sido considerada principalmente sedentaria, aunque se conoce que las hembras realizan largos recorridos para llegar a las playas arenosas para anidar comunalmente (Montgomery et al., 1973; Bock et al., 1989; Rand et al., 1989). No obstante, existen sitios donde algunas iguanas (*Cyclura*) llegan a anidar en suelos menos accesibles para la construcción de nidos (Wiewandt, 1979). Cuando esto ocurre, las iguanas probablemente se enfrentan a conflictos de supervivencia que pueden estar relacionados con asegurar el éxito en la anidación, incubación y eclosión, viajando a los sitios arenosos; o permanecer en su ámbito hogareño, sin la necesidad de trasladarse grandes distancias por zonas poco conocidas.

La extensión y la forma del ámbito hogareño (AH), están relacionadas con los factores ambientales que ejercen presión selectiva sobre las especies, principalmente la disponibilidad de recursos. La estimación del área que cubre el ámbito hogareño, no es un indicador suficiente de lo que se encuentra en su interior (Curtis y Zaramody 1998). Por esto, es necesario incluir otros parámetros que ayuden a interpretar lo que está ocurriendo, uno de ellos es el conocer el patrón de desplazamientos que hacen los animales en el interior del ámbito hogareño, que al relacionarlo con la forma y extensión del AH, nos da una mayor idea del modo en que son utilizados los recursos.

Es necesario conocer los patrones de movimiento y el uso del espacio para comprender mejor la historia natural de las iguanas. Particularmente, conocer el uso del ámbito hogareño es importante para predecir los efectos del disturbio ambiental y la fragmentación del ambiente sobre la supervivencia de las iguanas. Este trabajo explora el desplazamiento durante un ciclo anual de iguanas verdes adultas, con el objetivo de conocer el tamaño y la forma del ámbito hogareño y el patrón de desplazamientos que realizan las iguanas dentro de éste. El estudio responde preguntas como ¿ámbito hogareño de la iguana verde en un ambiente fragmentado y perturbado?, ¿Cuáles son los ambientes y tipos de

vegetación más usados por las iguanas en su patrón de desplazamientos dentro del ámbito hogareño?, y ¿existe relación entre el tamaño del ámbito hogareño y el sexo o la talla de las iguanas?

2.1. MARCO TEÓRICO

2.1.1. El concepto de ámbito hogareño.

El ámbito hogareño fue conceptualizado inicialmente por Seton (1909) y más tarde definido formalmente por Burt (1943) como “el área que normalmente recorre un organismo para realizar sus actividades básicas de supervivencia”. Esta definición ha sido apoyada por diversos autores (Harestead y Bunnell, 1979; Harvey y Read, 1999, Herbinger *et al.*, 2001); sin embargo, Rose (1982) propuso que el ámbito hogareño fuera determinado como “el área dentro de la cual un individuos se mueve y alimenta”. Rose estableció, además, que tanto el refugio como la pareja se encuentran dentro de dicha área. Ambas definiciones han sido criticadas por no definir “un tiempo”, ni un parámetro objetivo para determinar lo que significa, por ejemplo, la palabra “normalmente” (Morris, 1988; White y Garrot, 1990; Hansteen et al., 1997; Powell, 2000).

Han sido diversas las definiciones de ámbito hogareño a lo largo de casi un siglo de investigaciones ecológicas. A pesar de que existen pros y contras de carácter conceptual en cada uno de los enunciados, es posible distinguir algunos componentes que ayuden a comprender mejor el concepto. En primer lugar, cualquier organismo requiere de un espacio en un lugar definido para cumplir con sus ciclos biológicos, por lo cual, el ámbito hogareño no sólo representa una superficie de terreno ocupado sino que se trata de un espacio con características ecológicas y físicas determinadas. En segundo lugar, el espacio requiere cumplir con algunas características o incluir ciertos requerimientos. En este sentido, Rose (1982), indicó que en esos requerimientos se encuentran el alimento y la pareja, lo cual significa que las características ecológicas y físicas cumplen con lo necesario para garantizar un éxito tanto en la supervivencia como en la reproducción de los organismos (Escobar-Aliaga y Quintana-Morales, 2002; Quintana-Morales, 2005).

Aunque puede llegarse a sobreestimar la utilidad del ámbito hogareño, uno de los puntos importantes para abordar es el uso del espacio de la especie. Este aspecto ha correlacionado la cantidad de superficie utilizada con factores como la masa corporal, el sexo, y los hábitos alimentarios del organismo. Gracias a esto, actualmente se conoce que el uso del espacio en muchas especies animales, depende, tanto de características ambientales como de características y requerimientos propios de la especie (Quintana-Morales, 2005).

2.1.2. El ámbito hogareño en iguanas

Pocos trabajos han estimado el ámbito hogareño y los desplazamientos en las iguanas. Para el caso de la iguana verde, los factores que pudieran estar afectando, en mayor medida, el ámbito hogareño, son: los hábitos alimentarios, la distribución y la calidad de los recursos, el tamaño y la relación de grupos, el peso, el sexo y la edad de los organismos. Poco se conoce del ámbito hogareño de esta especie, Rand *et al.* (1989) utilizando el método de polígono mínimo convexo en Barro Colorado, Panamá, estimaron el ámbito hogareño de cinco individuos adultos de iguana verde (tres machos y dos hembras). Encontraron un AH promedio de $9,605.2 \pm 6,834.94 \text{ m}^2$, siendo para los machos de $14,143.67 \pm 3,869.87 \text{ m}^2$ y para las hembras de $2,797.5 \pm 1,559.17 \text{ m}^2$.

En Los Tuxtlas, Veracruz, sólo existe el antecedente de las observaciones realizadas por Garza y Vogt (1994), con dos hembras adultas. Estos autores encontraron sedentariedad en las iguanas entre octubre y marzo, con un ámbito hogareño reducido ($<2,500 \text{ m}^2$), aunque en abril, durante la época de reproducción, se desplazaron hacia la playa para anidar, a una distancia de poco más de dos kilómetros.

En otras especies de iguanas isleñas como *Cyclura cyclura inornata*, Knapp (2000), estimó la media del ámbito hogareño en 3019 m^2 para machos y 235 m^2 para hembras, encontrando una correlación negativa entre la longitud hocico cloaca (LHC) y el ámbito hogareño de las iguanas ($r=-0.94, p=0.002$), BM($r=-0.817, p = 0.025$). Por otra parte, Goodman et al. (2005) registraron ámbitos hogareños mayores para la especie *Cyclura lewisi*, alcanzando valores promedio de $12.801 \pm 16.7\text{ha}$ para los machos ($128,000\text{m}^2$) y $1.21 \pm 0.69\text{ha}$ para hembras ($12,100\text{m}^2$).

El ámbito hogareño estimado en la iguana negra espinosa de Veracruz (*Ctenosaura acanthura*), fue de $811.5 \pm 739,69\text{m}^2$ con un intervalo entre 89.5 m^2 y $2,152 \text{ m}^2$. No se encontró correlación entre la LHC de los individuos y el tamaño del ámbito hogareño, pero sí entre el periodo reproductivo y el resto del año ($t=2.55$; $P=0.03$) (Suárez-Domínguez et al., 2004).

La información existente sobre el ámbito hogareño de las iguanas muestra la variación que existe respecto a las áreas de desplazamiento de diferentes especies de iguanas. Las especies de los géneros *Cyclura* y *Ctenosaura* parecen ser iguanas solitarias y territoriales (Knapp, 2000; Suárez-Domínguez et al., 2004; Goodman et al., 2005), a diferencia de la iguana verde, cuya territorialidad está aparentemente basada más a nivel de los grupos sociales que forma (obs. pers). En algunas especies parece existir una diferencia en el tamaño del ámbito hogareño de machos y hembras, además de correlación entre la LHC de los individuos y sus áreas de desplazamiento, aunque esto último no parece ser consistente. Sin embargo, al parecer existen variantes en el tamaño, forma y relaciones del ámbito hogareño de acuerdo con los sexos y talla y condición social de las diferentes especies de iguanas. Este trabajo aporta información sobre el tamaño del ámbito hogareño de la iguana verde y su relación con el tamaño y sexo de los organismos en una zona fragmentada de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

2.2. MATERIALES Y METODOS

El trabajo fue realizado en La Palma, región de Los Tuxtlas, Veracruz, México ($18^{\circ}33' \text{ N}$, $95^{\circ}03' \text{ W}$). El área tiene una altitud entre 50 y 230 msnm. La precipitación media anual es de 4 900 mm, con una temporada de lluvias entre junio y noviembre. El tipo de vegetación predominante en la zona es la selva alta perennifolia, aunque con fuerte grado de perturbación, y en los márgenes de los ríos se localiza vegetación ribereña. Existe también, a manera de pequeños remanentes situados en las partes de topografía accidentada, selva mediana perennifolia, y en las partes bajas, cercanas a la porción costera, manglar y vegetación de dunas costeras (playa arenosa) (Ibarra-Manríquez et al. 1997). El río La

Palma, con varios afluentes, cruza el área de estudio.

2.2.1. Estimación del ámbito hogareño.

Los movimientos individuales y las áreas de actividad de las iguanas fueron registrados con radiotelemetría. Se colocaron quirúrgicamente transmisores (diseñados por AVM Instrument Company) en ocho iguanas adultas (cuatro machos y cuatro hembras). Los transmisores tuvieron un peso entre 10-13 g, y fueron insertados bajo la piel en la parte dorso-lateral de cada iguana bajo técnicas médicas veterinarias que incluyeron condiciones asépticas, sedante ligero, tratamiento antibiótico y monitoreo de los individuos para recuperación poscirugía. Cada transmisor producía un pulso continuo en una frecuencia única para cada individuo, de esa manera se evitó la captura continua eliminando los objetos externos que pudieran causar una disrupción en la conducta del animal o interrumpir sus movimientos. Las iguanas fueron liberadas al siguiente día de la cirugía. Cada individuo se marcó por inyección de microchips (pet-iD, FDXB) conteniendo un registro numérico electrónico; este marcaje funcionó como alternativa para obtener información al recapturarlos, en caso de que a algún individuo se le llegase a desprender el radiotransmisor. También se utilizaron marcas temporales, pintando con tinta indeleble a los individuos en el dorso, con una clave numérica de aproximadamente 2 cm de longitud, de esta manera se facilitó la observación a distancia.

Las radiolocalizaciones fueron efectuadas entre las 08:00 y las 18:00 h (dos o tres veces por semana, debido a las limitaciones en el tiempo útil de los transmisores (un año máximo). Los transmisores podían ser detectados a una distancia aproximada de 500 m. Los animales se detectaron a distancia, marcándose sólo las coordenadas del árbol donde se observaron y estimando, con ayuda de un clinómetro, la altura a la que se encontraban, con la finalidad de conocer los estratos de mayor uso.

Cada punto en el que se localizó el individuo rastreado, fue marcado con una placa de aluminio numerada, fechada y fijada al tronco del árbol. Se midió la distancia de desplazamiento de la última localización al nuevo punto de registro y se obtuvieron las características ambientales (temperatura, porcentaje de humedad y altura en la que se

detectó el individuo) de todas las localizaciones subsecuentes; cada una de éstas fue apuntada en un mapa base del área de estudio. Se utilizó un GPS (Garmin 12 XL) para obtener las coordenadas X y Y (UTM) de cada localización de las iguanas.

2.2.2. Análisis estadístico.

La longitud hocico-cloaca (LHC, en mm) se utilizó para correlacionar el tamaño del cuerpo y el tamaño del ámbito hogareño usando el coeficiente de correlación de Pearson. Para calcular el tamaño del ámbito hogareño se utilizó el programa McPAAL (Stüwe y Blohowiak, 1985) por el método de polígonos convexos (PC) no ajustados (Southwood, 1966) utilizando tres o más puntos separados de recaptura por individuo. Este método presenta grandes ventajas: se cuenta con una simplicidad gráfica, relativa estabilidad estadística, además de que es el más utilizado, de manera que permite contrastar los resultados con los de otros autores (Milstead, 1971).

2.2.3. Análisis de la vegetación.

Para caracterizar la vegetación y estimar valores de importancia a las especies arbóreas del área, se utilizaron tres transectos de 220 metros de longitud y una anchura de cinco metros. Se cubrieron los diferentes ambientes de la zona y quedaron representadas la mayor parte de las especies arbóreas.

Para analizar la vegetación se estimaron los valores de densidad, dominancia y frecuencia para cada especie presente en los tres transectos inspeccionados. Para facilitar el análisis, cada transecto fue dividido en segmentos cada 10 metros. Se consideró como densidad, el número de individuos por unidad de área; por dominancia, el área basal por unidad de área; y por frecuencia, el número de fragmentos de transecto en el que se encontró una especie. Con la suma de los valores relativos de estos tres parámetros, se determinó el valor de importancia (*VI*) para cada especie. Los valores relativos fueron obtenidos al dividir el valor absoluto de cada especie entre el total de la suma de los valores absolutos de todas las especies, multiplicado por 100 (Cox, 1980).

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Monitoreo de la vegetación.

Las características de longitud, riqueza y diversidad de los tres transectos realizados para estudiar la vegetación, se muestran en el Cuadro 1. Los valores de importancia (*VI*) de cada una de las especies registradas en los transectos, aparecen en el Cuadro 2.

Cuadro 1. Características de los tres transectos establecidos.

TRANSECTO	LONGITUD (m)	No. DE INDIVIDUOS	No. DE ESPECIES (Riqueza)	DIVERSIDAD (N_1, N_2)
I	220	196	37	11.7, 4.4
II	220	183	40	14.4, 5.9
I	220	204	38	18.6, 11.7

El número de individuos arbóreos fue mayor en el transecto III, aunque tuvo dos especies menos que el transecto II (38 vs. 40). De acuerdo con los números de Hill la mayor diversidad arbórea también se presentó en el transecto III ($N_1=18.6$), que corresponde a la vegetación riparia.

En los tres transectos, pero sobre todo en los dos primeros, se registró una dominancia de pocas especies, en particular *Pimenta dioica* representa más del doble de individuos que la especie siguiente. Esta zona está caracterizada principalmente por las plantaciones de pimienta con árboles aislados de bosque tropical perenifolio.

En el transecto III se apreció una mayor equitatividad de especies: $E1=0.80$ del transecto III, vs. $E1=0.68$ y $E1=0.72$ de los transectos I y II respectivamente. Esto se ve evidenciado también, con los valores de importancia de cada una de las especies (Cuadro 5). Para los dos primeros transectos, se apreció una marcada relevancia de la especie *Pimenta dioica* (Valor de importancia [*VI*]= 1.286 y 1.162 respectivamente). Mientras que en el transecto III, los *VI* fueron menos desiguales, y especies como *Citrus cinensis* (0.315), *Coccoloba hondurensis* (0.247) y *Cordia alliodora* (0.206), fueron las que presentaron los mayores valores.

Cuadro 2. Valores de importancia (VI) de las especies arbóreas presentes en los tres transectos analizados.

ESPECIE	Valores de Importancia (VI)			Global
	Transecto I	Transecto II	Transecto III	
<i>Acacia cornijera</i>	0.089	0.167	---	0.256
<i>Belotia mexicana</i>	---	0.019	0.033	0.052
<i>Bursera simaruba</i>	0.178	---	0.159	0.337
<i>Byrsonimia crassifolia</i>	0.039	---	0.037	0.076
<i>Carica papaya</i>	0.037	---	---	0.037
<i>Cecropia obtusifolia</i>	0.076	0.165	0.027	0.258
<i>Cedrela odorata</i>	0.019	0.050	---	0.069
<i>Citrus cinensis</i>	0.019	0.019	0.315	0.453
<i>Coccoloba hondurensis</i>	0.185	0.106	0.247	0.538
<i>Cordia alliodora</i>	---	0.037	0.206	0.043
<i>Croton eschiedianuss</i>	0.020	0.018	0.016	0.054
<i>Cupania glabra</i>	---	---	0.033	0.033
<i>Dendropanax arboreus</i>	0.073	0.172	0.016	0.261
<i>Erithrina folkersii</i>	0.036	---	---	0.036
<i>Eugenia acapulcensis</i>	0.074	0.037	0.016	0.127
<i>Eugenia capuli</i>	0.069	---	0.026	0.095
<i>Ficus insipida</i>	---	---	0.016	0.016
<i>Ficus lundeli</i>	0.074	0.095	0.018	0.187
<i>Ficus maxima</i>	0.061	0.058	0.062	0.181
<i>Ficus padifolia</i>	0.081	0.195	---	0.276
<i>Ficus pertusa</i>	---	---	0.045	0.045
<i>Ficus tecolutensis</i>	0.063	0.052	0.165	0.280
<i>Guarea glabra</i>	0.020	0.037	0.049	0.106
<i>Guazuma ulmifolia</i>	0.028	0.038	0.058	0.124
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	0.028	---	0.132	0.160
<i>Heliocarpus donell-smithii</i>	0.038	0.073	0.192	0.303
<i>Inga paterno</i>	0.021	---	0.110	0.131
<i>Inga punctata</i>	0.030	---	---	0.030
<i>Jacaratia dolichaula</i>	---	0.115	0.016	0.131
<i>Leucaena leucocephala</i>	0.025	---	---	0.025
<i>Pachira aquatica</i>	0.056	---	0.036	0.092
<i>Persea americana</i>	---	---	0.054	0.054
<i>Pimenta dioica</i>	1.286	1.162	0.182	2.630
<i>Pithecellobium arboreum</i>	---	0.020	0.057	0.077
<i>Platymiscium pinnatum</i>	---	---	0.021	0.021
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	---	---	0.020	0.020
<i>Poulsenia armata</i>	---	0.019	0.107	0.126
<i>Pseudolmedia oxyphylaria</i>	---	---	0.054	0.054
<i>Psidium guajaba</i>	0.073	---	---	0.073
<i>Senna multijuga</i>	---	0.058	0.016	0.074
<i>Spondias radlkoferi</i>	0.027	0.021	0.016	0.064
<i>Stemmadenia donell-smithii</i>	0.164	0.026	0.195	0.385
<i>Tabernamontana arborea</i>	0.054	0.021	0.073	0.148
<i>Theobroma cacao</i>	---	0.082	0.032	0.114
<i>Trema micranthum</i>	---	---	0.050	0.050
<i>Trichilia havanensis</i>	---	---	0.017	0.017
<i>Trophis racemosa</i>	---	0.049	0.041	0.090
<i>Zanthoxylum kellermanii</i>	---	---	0.032	0.032

2.3.2. El ámbito hogareño de la iguana verde

Las iguanas fueron radio-localizadas entre 43 y 62 ocasiones principalmente sobre los árboles: 56% entre los tres y los nueve metros de altura, 40% por arriba de los nueve metros y sólo el 4% se localizó por abajo de los tres metros de altura sobre el piso de la selva. Todos los individuos permanecieron más frecuentemente cerca de la vegetación riparia y de la selva perturbada con plantaciones de pimienta (transectos I, II y III); y sólo una hembra (HE3) viajó hacia la playa arenosa durante la estación seca, la cual se relaciona con la estación reproductora de la especie (fuera de los transectos establecidos).

Los resultados mostraron gran variabilidad en las distancias de desplazamiento de los individuos ($X \pm ES = 7874.6 \pm 2372.1$ m²; 1,148.3 min. y 18,397 máx.). El promedio en el tamaño de las áreas de actividad de los machos y de las hembras no fue estadísticamente diferente ($9,158.06 \pm 3025.3$ m² vs. $6,591.24 \pm 401.1$ m²; U=3, $p>0.05$) debido, posiblemente, al reducido tamaño de muestra (Cuadro 8). El coeficiente de Pearson mostró que las áreas de actividad tuvieron una correlación positiva baja, pero significativa, con la longitud hocico-cloaca de los organismos ($r=0.40$; $p<0.05$), lo cual indica que los animales más grandes tendrán la posibilidad de desplazarse más.

Cuadro 8. Ámbito hogareño de ocho individuos de iguana verde.

Sexo	Individuos	LHC (mm)	Número de localizaciones	Ámbito hogareño (m ²)
Macho	MA1	350	62	7,122.0
Macho	MA2	470	62	14,163.1
Macho	MA3	385	59	1,500.0
Macho	MA4	440	43	13,847.1
Hembra	HE1	375	62	4,606.7
Hembra	HE2	279	58	1,148.3
Hembra	HE3	405	48	18,397.0
Hembra	HE4	290	62	2,213.0

Los individuos que conformaron el conglomerado de polígonos, tuvieron menos desplazamiento lineal que el macho y la hembra separados del resto; sólo el macho número dos (MA2), el de mayor tamaño (LHC= 470mm) presentó más actividad de locomoción. El

área de desplazamiento del macho MA4 no formó parte del conglomerado de polígonos, sólo se traslapó con el ámbito hogareño de la hembra HE3, la cual se desplazó principalmente por la vegetación riparia, con dirección a la playa de la Barra de Sontecomapan. Esto sugiere que las iguanas hembra de la zona de La Palma despliegan por lo menos dos estrategias para anidar: 1) viajan a las áreas arenosas de la playa ó, 2) permanecen en su hábitat ripario (figuras 23 y 24).

Durante los horarios de muestreo, las iguanas fueron localizadas básicamente asoleándose y descansando, en ocasiones fue posible verlas alimentarse, principalmente de hojas y frutos de *Ficus tecolutensis*, *Coccoloba hondurensis*, *Pimenta dioica* y *Eugenia capuli*. Cuando se registró la alimentación se cuantificó el número de frutos ingeridos por la iguana. Sólo cinco de los ocho individuos monitoreados fueron observados consumiendo frutos, tres de ellos se localizaron en el interior del fragmento, básicamente en la zona de plantación de pimienta; el MA2 ingirió en una ocasión de julio y una de agosto, frutos de *Eugenia capuli* (5 y 6 frutos respectivamente); el MA1 fue observado en agosto, alimentándose de hojas y frutos de *P. dioica*, debido a que en ocasiones ingería un racimo pequeño de frutos, no fue posible tener la seguridad del número exacto, pero se estimó en 12 frutos en la sesión alimenticia; también la HE2 fue registrada consumiendo frutos de *P. dioica* en el mes de septiembre, consumió cinco frutos en un periodo de tres minutos; el MA4 y la HE4 fueron observados alimentándose en la zona de vegetación riparia, el primero en el mes de julio, consumiendo frutos de *Ficus tecolutensis*, sin embargo, debido a la altura donde se encontraba el animal y la densidad del follaje, no se pudo establecer la cantidad de frutos ingeridos; la HE4 se localizó en agosto sobre un árbol de *C. hondurensis*, tampoco fue posible identificar el número de frutos ingeridos, aunque fue evidente que llegó a ingerir varios juntos.

En 11 ocasiones se observó que los machos adultos defendieron su territorio vigorosamente contra otros machos. De manera general, esta defensa se observó como un intenso movimiento de cabeza y erección de la papada y de la cresta vertebral.

Se registró un gran conglomerado de polígonos (gran proporción de traslapes entre sexos), y el ámbito hogareño de un macho separado del resto, traslapado únicamente con el de una hembra. La mayor parte de los polígonos se situó principalmente a lo largo del río, lo cual sugiere que las iguanas usan principalmente la vegetación riparia para forrajear, aunque llegaron a localizarse en áreas abiertas (pastizal-acahual).

La mayor proporción observada de iguanas recapturadas u observadas a 200 metros o menos de su primera captura, da una estimación del grado de movilidad de la especie. El conjunto de polígonos refleja, en general, áreas de actividad muy variables y ámbitos hogareños fijos para los individuos monitoreados.

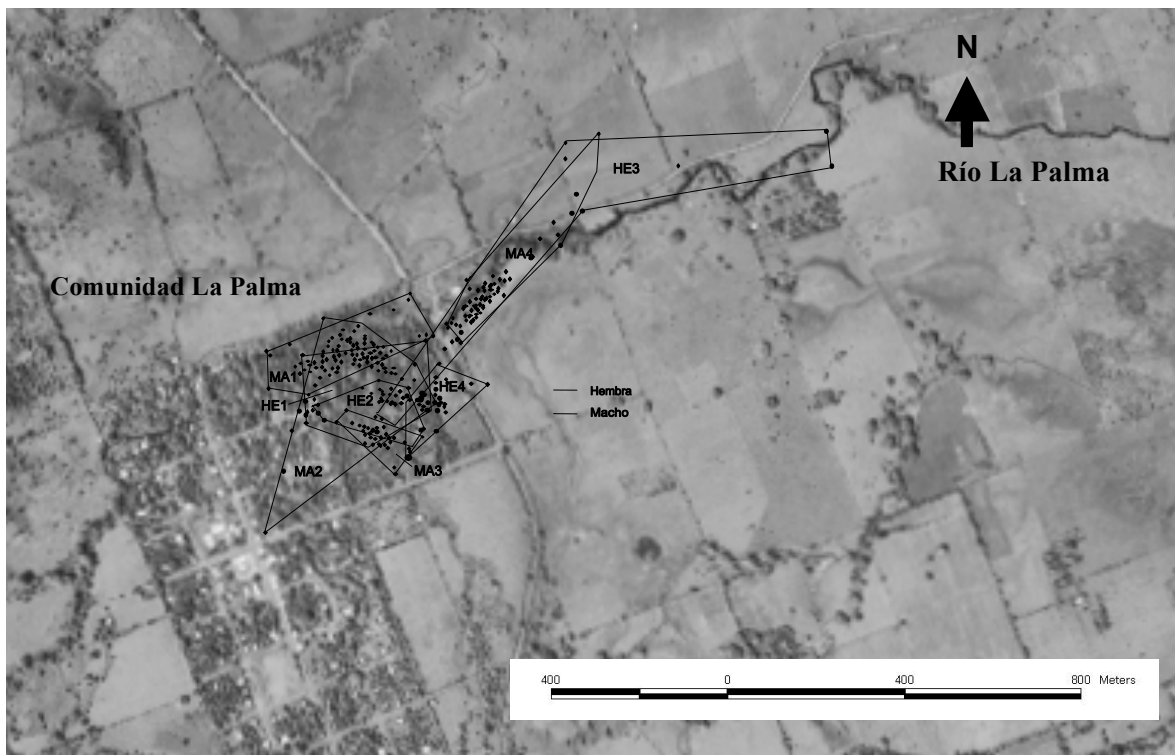


Figura 23. Ubicación de los los polígonos en el área de estudio.

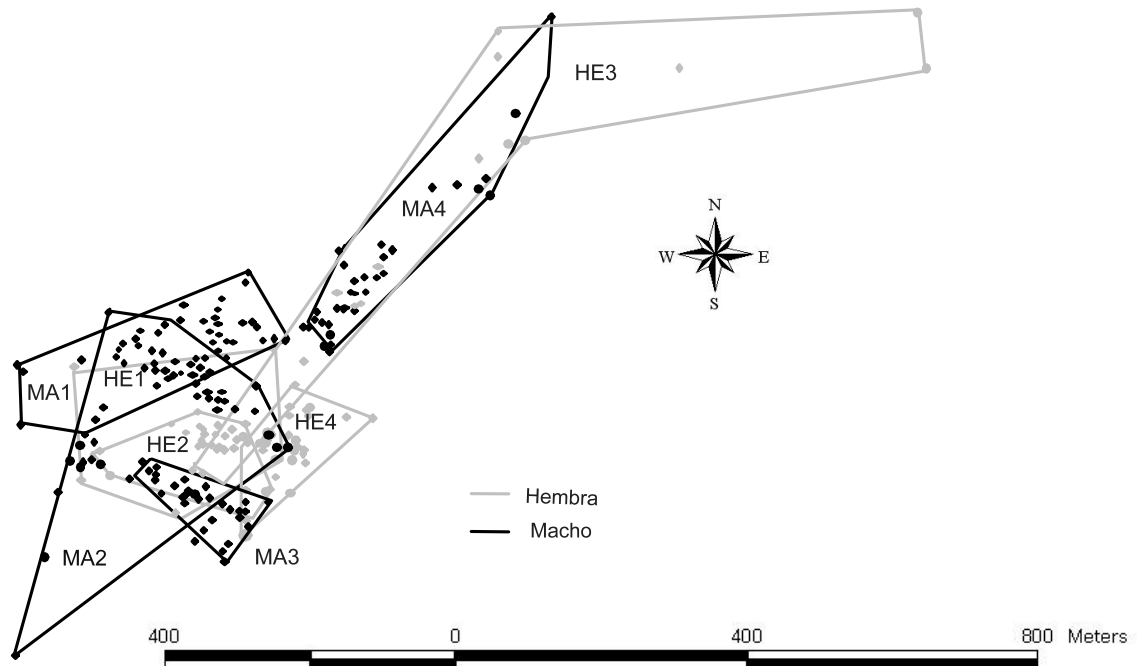


Figura 24. Polígonos mínimos convexos que muestran el ámbito hogareño de ocho iguanas adultas (*Iguana iguana*).

2.4. DISCUSIÓN.

Los resultados mostraron diferencias en el ámbito hogareño de la iguana verde con relación al estudio realizado por Rand *et al.* (1989), en Panamá. Ellos usaron el mismo método y encontraron un ámbito hogareño promedio de $9,605.2 \pm 6,834.94 \text{ m}^2$; comparado con los $7,874.6 \pm 2,372.1 \text{ m}^2$ de este estudio. De manera particular para los sexos, el ámbito hogareño fue mayor para los machos ($14,143.67 \pm 3,869.87 \text{ m}^2$; vs. $9,158.06 \pm 3025.3 \text{ m}^2$ este estudio) y menor para las hembras ($2,797.5 \pm 1,559.17 \text{ m}^2$; vs. $6,591.24 \pm 401.1 \text{ m}^2$ en este estudio). Es probable que las diferencias se deban a las características del hábitat, por ejemplo, pensamos que La Palma tiene condiciones desfavorables (bosque perturbado y grandes áreas abiertas), comparada con las áreas mejor conservadas de la Isla de barro Colorado en Panamá, sitio donde se efectuó el estudio de Rand y colaboradores (1989). Esto podría influir en que, al

no encontrar los recursos suficientes en un área restringida, las iguanas se ven en la necesidad de realizar mayores desplazamientos.

Las áreas estimadas del ámbito hogareño en nuestro trabajo son consideradas reducidas, en comparación con otros vertebrados herbívoros de tamaño similar, no obstante que la H3, tuvo mayor desplazamiento por viajar a la playa para anidar. Estos resultados difieren con lo reportado por Rand *et al.* (1989), quienes mencionan que el tamaño de los polígonos estimados en todas las hembras de Barro Colorado se incrementó cuando éstas se movieron grandes distancias durante el periodo de anidación, para depositar sus huevos en las zonas arenosas de la playa.

Por otra parte, cerca de La Palma, en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Garza & Vogt (1994) determinaron las distancias de desplazamiento para un macho y tres hembras de iguana verde. Encontraron que las iguanas fueron sedentarias entre octubre y marzo; mientras que en abril las hembras viajaban más de dos kilómetros para anidar cerca de la playa. De esta manera, en nuestro estudio, pensábamos que las hembras se desplazarían grandes distancias durante la estación seca, sin embargo, esto no ocurrió. Aunque no fue observada la anidación, se tuvo el registro de que sólo una de las hembras grávidas viajó a la playa, el resto, aparentemente depositó sus huevos cerca del río. Este comportamiento ha sido mencionado por Carpenter (1967) y Wiewandt (1982), quienes mencionaron que algunas hembras de iguanas no viajan a la costa para anidar, sino que frecuentemente depositan sus huevos cerca de la ribera. Es probable que este fenómeno se presente cuando la distancia de desplazamiento sea muy grande, cuando la presión de los depredadores sea alta o cuando exista mucha competencia por los sitios de anidación; es entonces cuando muchas hembras, sobretodo las jóvenes, deciden permanecer cerca de sus centros de actividad.

En nuestro trabajo pensamos que las iguanas hembras de la zona de La Palma despliegan por lo menos dos estrategias para anidar: 1) viajan a las áreas arenosas de las playas ó, 2) permanecen en el hábitat ripario. La primera tiene la ventaja de que las hembras llegan a una zona con el suelo óptimo para anidar, donde pueden construir sus elaborados nidos para

proteger sus huevos y con esto asegurar altas temperaturas para la incubación y la eclosión de su progenie. Sin embargo, presenta algunas desventajas, por ejemplo, el viajar a través de un ambiente drásticamente alterado, carente de vegetación arbórea en parte de su trayecto, eleva el riesgo de depredación, principalmente por la gente. Además, la anidación que realizan es comunal, por lo tanto, las iguanas deberán competir entre sí por encontrar los mejores sitios para anidar. Otro inconveniente que enfrentan las iguanas, es que, al nacer las crías, éstas, para llegar a un área con vegetación suficiente para obtener recursos alimentarios y cobijo, deberán viajar una distancia similar a la realizada por las hembras, debido a que se trata de un ambiente fragmentado, pero con mayores desventajas, ya que pueden ser presa de un mayor número de depredadores, incluyendo aves, mamíferos y serpientes.

La segunda alternativa de anidación (permanecer en su ambiente ripario) tiene la ventaja de no requerir que las hembras se desplacen grandes distancias para anidar, por lo tanto, la exposición de éstas hacia los depredadores es baja, ya que se mantienen dentro del hábitat que reconocen. Sin embargo, el nido que llegan a construir es muy superficial, debido a la dureza del terreno; además, la baja radiación solar que llega al suelo, producto de una densa cobertura vegetal, no provee una temperatura adecuada para la incubación. Estos inconvenientes ambientales provocan que exista una alta depredación de nidadas por parte de mapaches, tlacuaches y humanos (obs. pers.), y que el éxito de eclosión sea bajo. Cualquiera de las dos alternativas de anidación, dejan entrever graves problemas para la supervivencia de las crías.

DISCUSIÓN GENERAL

La característica fisiológica del lento pasaje del alimento a través del tracto digestivo de la iguana (van Marken Lichtenbelt, 1992), podría incrementar la posibilidad de que las semillas fueran excretadas lejos de la planta madre, si las iguanas se movieran grandes distancias. La información obtenida en el estudio del ámbito hogareño de la iguana, muestra que si bien es una especie considerada sedentaria, realiza desplazamientos diarios hasta de 200 metros; las distancias de desplazamiento de la iguana, superan por mucho los 9.3 metros considerados como relevantes para considerar una dispersión de *Coprosma propinqua* por el gecko *Hoplodactylus maculatus* (Wotton, 2002).

Los resultados de este trabajo sugieren que las iguanas podrían lograr depositar las semillas que ingieren en sitios alejados de los árboles padres, lo cual resulta en un beneficio para la planta. Se ha mencionado, que las semillas dispersadas se ven beneficiadas en su desarrollo hacia plántulas, cuando son depositadas lejos de los árboles padres (Howe *et al.*, 1985). No obstante, también se ha indicado (Wheelwright y Orinas, 1982; Shupp, 1988; Whelan *et al.*, 1991) que si bien existe un beneficio si las semillas no se desarrollan cerca de los árboles padre, es necesario considerar los micrositios donde son depositadas las semillas durante la diseminación, ya que muchas veces las mejores condiciones ambientales, son precisamente donde los padres están establecidos. Es claro que hace falta aún más información en cuanto a los micrositios de deposición en reptiles. Mandujano *et al.* (1994) mencionaron que *Ctenosaura pectinata* defeca frecuentemente semillas de *Spondias purpurea*, en la vecindad de estos árboles y alrededor de la base de los troncos de *Caesalpinia eriostachys* de tal forma que minimiza la acción dispersora del reptil, en comparación con la que realiza, por ejemplo, el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*). Traveset (1990) refiere, de manera similar, que *Ctenosaura similis* deposita, la mayoría de sus heces, bajo las copas de *Hippomane mancinella*, sin embargo, apoya la idea de que los lagartos son capaces de dispersar semillas en condiciones viables y lejos de los árboles padres.

El aparentemente reducido ámbito hogareño y la poca movilidad de la iguana verde la mayor parte del año, podría suponer que esta especie no sea un importante agente dispersor de

semillas. No obstante, su dieta y características metabólicas, pueden ser de ayuda para la germinación de muchas de las semillas que ingiere con los frutos que consume.

La mayor distancia de desplazamiento la efectuó la iguana que llegó a desplazarse por la ribera en dirección a la playa para depositar sus huevos, pero se sabe que estas hembras grávidas no consumen alimento mientras viajan, debido a que los huevos ocupan gran parte de su cavidad abdominal (van Marken Lichtenbelt, 1992). Sin embargo, es probable que las iguanas hembra puedan realizar una propagación de plantas en su regreso de los sitios de ovoposición, considerados fuera de su ámbito hogareño (Montgomery, 1973; Rand *et al.*, 1989), ya que las iguanas regresan hambrientas a los sitios de mayor actividad, por lo cual, estarán alimentándose y, posiblemente, introduciendo nuevas semillas a su ámbito hogareño, que podrían ayudar al incremento de la diversidad vegetal.

Pese a su sedentarismo, los resultados muestran que la iguana verde puede proporcionar un aporte importante al mantenimiento de la vegetación, ya que es un hecho que ayuda a reducir el tiempo de germinación de varias especies vegetales. No obstante, si se les compara con dispersores de mayor calidad su potencial se ve minorizado. Se ha demostrado (Mandujano *et al.*, 1994), que es más baja la probabilidad de germinación de las semillas de *Spondias purpurea* depositadas por iguanas (*Ctenosaura pectinata*) o chachalacas (*Ortalis poliocephala*) que por venados (*Odocoileus virginianus*), en el bosque caducifolio de Chamela, Jalisco. Al parecer, las chachalacas y las iguanas dejan las semillas dispersadas más distantes unas de otras, mientras que el venado cola blanca las deposita más lejos de la planta madre y regurgitadas en grupos. Los autores mencionan que la mayor germinación se da en los endocarpos dispersados por venados (72%) mientras que los de iguana tuvieron apenas un 35%. Otro trabajo que compara el proceso digestivo y la germinación de semillas consumidas por iguanas, es el de Domínguez-Domínguez (2005), quien comparó la germinación de semillas de *Ficus* sp., consumidas por la iguana verde, por el tucán (*Ramphastos sulfuratus*) y por el mono araña (*Ateles geoffroyi*). Sus resultados consideran al reptil como el vertebrado de menor ayuda para la germinación de las semillas de *Ficus*, en cuanto a porcentaje de germinación; sin embargo, no se consideran en la comparación, los micrositios de deposición por lo cual, se sugiere realizar comparaciones que reflexionen este aspecto de la eficiencia del

dispersor. Ambos trabajos parecen apoyar la idea de que la iguana puede ser considerada un dispersor, aunque no de la misma calidad que pueden ofrecer otros vertebrados.

Puede suponerse que en la zona de La Palma, las iguanas pueden diseminar algunas especies de plantas, principalmente árboles, ya que ingieren sus frutos y dispersan sus semillas por lo menos en la vecindad de los árboles donde fueron consumidos. Además, en la mayoría de los casos, ayudan a disminuir el tiempo necesario para que la germinación se manifieste y a aumentar el éxito germinativo de las semillas. En las plantas que producen una gran masa de pequeñas semillas, generalmente los frutos son explotados por una gran variedad de animales. Tal es el caso del género *Ficus*, el más representativo dentro de las especies consumidas a nivel de fruto por la iguana. Las especies de este género, producen gran cantidad de frutos disponibles a muchos animales, de tal manera que asegura que sus semillas sean removidas rápidamente así como en gran número. Además, debido a que tienen insectos depredadores de semillas (avispa), necesita producir y dispersar en masa una gran cantidad de éstas en muy corto tiempo, a fin de maximizar el escape de depredadores. Ibarra-Manríquez y Wendt (1992) enfatizan que las especies simpátricas del género *Ficus* tienen que desplazar sus estaciones de fructificación, o tienen estaciones de fructificación muy grandes. En plantas que relativamente producen pequeñas cosechas de grandes semillas de alta calidad, hay menos selección para incrementar el número de agentes dispersores, y más selección para características tales como frutos nutritivos que aseguran una alta calidad de dispersión de las semillas por un grupo especializado de animales.

La iguana verde es un consumidor primario que participa en el proceso del ciclo de nutrientes y seguramente en las estrategias reproductivas de varias especies de árboles y otros biotipos vegetales de los bosques tropicales. Esto parece ser más notorio, donde las poblaciones de este reptil son abundantes y las de aves y mamíferos frugívoros reducidas. Esto es lo que parece suceder en los fragmentos de vegetación de la región de Los Tuxtlas. Estrada *et al.* (1993) estudiaron la riqueza de frugívoros en 45 fragmentos de vegetación en esta región, de los cuales 15 correspondían a islas de bosque fragmentado con vegetación agrícola, incluyendo plantaciones como café, cacao, cítricos y pimienta, siendo estas últimas las que se encuentran más asociadas a la vegetación riparia, hábitat de la iguana. Ellos encontraron la

menor riqueza y abundancia de aves y mamíferos frugívoros, en las áreas de pimienta y cítricos. Por lo tanto, es factible pensar que en la zona de La Palma, la diversidad en la dieta frugívora de la iguana verde, el hecho de que la mayor parte de las semillas que consume permanezcan viables e incluso se vean beneficiadas en su éxito germinativo. En la zona de La Palma, los desplazamientos que realiza la iguana por el ambiente ribereño y las incursiones hacia el interior del fragmento en busca de frutos, parecen ser de relevancia para considerarla como un agente vector de la propagación vegetal en la zona.

La rápida germinación de las semillas consumidas por la iguana verde, proveen una ventaja sustancial para las semillas que puedan ser depositadas en los bordes de vegetación y hábitat abiertos, esto debido a que en estos ambientes existe menor humedad y se pierde más aceleradamente debido a la radiación solar más directa. Como la humedad es un requerimiento para la germinación, las semillas que germinen primero, pueden tener una ventaja competitiva sobre las semillas que germinan después de varios días (ej. *Ficus* spp.), semanas (ej. *Pimenta dioica*) o incluso meses (*Spondias* spp). De acuerdo con Hartley *et al.* (2000), las semillas que germinan primero, probablemente tienen una ventaja en el desarrollo sobre sus hermanas que no fueron ingeridas. Las heces por sí mismas pueden proveer de humedad y nutrientes para el desarrollo de la plántula. Por lo tanto, el sólo hecho de que las semillas ingeridas permanezcan viables y que además no afecten, no reduzcan significativamente o incluso mejoren su éxito germinativo, sugiere que la iguana verde podría ser un importante agente dispersor de semillas.

Las iguanas pueden dispersar semillas a micrositios donde la competencia entre plántulas es reducida, o donde las condiciones son más favorables para la germinación (p. ej., las semillas se *Ficus* sobre ramas y en oquedades). Los movimientos de las iguanas cubren diferentes ambientes, vegetación riparia, bosque perturbado, plantaciones, ecotonos, bordes de vegetación y pastizales, por lo cual, la deposición de semillas hacia diversos microambientes, puede ser ventajoso para la germinación y supervivencia de las semillas. No obstante, será necesario poner mayor atención sobre la importancia de la dispersión de semillas de la iguana verde sobre la adecuación de las especies de plantas que consume. En este sentido, los estudios en campo y laboratorio con otras especies de iguánidos filogenéticamente emparentados y en

diferentes hábitats pueden proporcionar mayor evidencia acerca de estas interacciones y sus posibles consecuencias evolutivas.

El ámbito hogareño de la iguana verde se estimó en un promedio de $7,874.65 \pm 1,713.2 \text{ m}^2$, y llega a realizar desplazamientos diarios mayores a 200 metros dentro de éste, por lo cual se consideran dimensiones y distancias suficientes para que el reptil logre diseminar con la deposición de sus heces, las semillas que ingiere con los frutos que consume.

La población de iguanas está restringida en pequeños grupos distribuidos en un sistema de fragmentos de selva. Por lo tanto, la información aquí obtenida, puede reflejar los problemas que enfrentan estos grupos de iguana verde que se encuentran en ambientes fragmentados de varias localidades de Veracruz y del sudeste mexicano. El paisaje donde habitan las iguanas ha influido para que existan cambios en la estrategia de desplazamiento y anidación de este reptil en la búsqueda para lograr así su permanencia dentro de estos ambientes fragmentados.

CONCLUSIONES GENERALES

La dieta frugívora de la iguana verde en la zona de la Palma, Veracruz, está compuesta de 21 especies de plantas y es la familia Moraceae y el género *Ficus*, a las que corresponde la mayor cantidad de especies. Utiliza principalmente árboles y sólo algunos arbustos y bejucos para obtener los frutos.

Existe una marcada relación en el consumo de los frutos y la disponibilidad de éstos, señalada por el comportamiento fenológico de la fructificación de los árboles que ocurre, en mayor proporción, durante el periodo de lluvias (junio-octubre), por lo cual, se confirma la estrategia de forrajeador oportunista por parte de la iguana.

El paso de las semillas a través del tracto digestivo de la iguana, ayuda a que el éxito de germinación de éstas sea mayor, con excepción de las especies *Brosimum alicastrum* y *Pleuranthodendron lindenni* cuyas semillas, aparentemente son dañadas y no logran germinar.

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de que la iguana verde (*Iguana iguana*) es un herbívoro generalista que requiere del recurso fruto para complementar su dieta, durante las temporadas húmeda y seca y en cada uno de los meses del año, lo cual no apoya la hipótesis de una relación del consumo de frutos con el periodo reproductivo. Asimismo, la iguana se considera un consumidor de frutos oportunista no especializado, debido a que utiliza frutos de diverso tamaño y color y de diferentes biotipos vegetales (árboles, arbustos y bejucos), que se encuentran disponibles dentro de su hábitat.

La mayor parte de las semillas que ingiere con los frutos, permanecen viables después de su tránsito por el tracto digestivo de la iguana, mejorando su éxito germinativo (tiempo y porcentaje de germinación) en comparación con aquellas que llegan a caer directamente de los árboles.

Los resultados de este estudio, apoyan la hipótesis de que la iguana verde es un efectivo dispersor de semillas para algunas especies vegetales, debido a que consume frutos durante todo el año, manteniendo viables las semillas que pasan por su tracto digestivo. La mayor parte de las semillas que ingiere, incrementan su éxito germinativo y los desplazamientos que realiza en su ámbito hogareño, ayudan a que las semillas sean depositadas lejos de los árboles padre y en microambientes favorables para su germinación.

Es necesario continuar incrementando el conocimiento sobre las interacciones saurios-plantas, para tratar de entender más estas relaciones mutualistas, sobre todo en fragmentos de vegetación, que al parecer se comportan como pequeñas islas continentales.

LITERATURA CITADA

- August, P.V. 1981. Fig fruit consumption and seed dispersal by *Artibeus jamaicensis* in the llanos of Venezuela. *Biotropica* 13:70-76.
- Ayala, M.M.C. 1984. *Alimentación de Iguana iguana y Ctenosaura similis en los alrededores del Parque Nacional "Walter Thilo Deininger"*. Tesis de Licenciatura, Universidad de El Salvador, El Salvador.
- Balasto, M. y M. Cabanac. 1998. Behavior of juvenile lizards (*Iguana iguana*) in a conflict between temperatura regulation and palatable food. *Brain Behav. Evol.* 1998; 52:257-262.
- Baskin, C.C. y J.M. Baskin. 2001. *Seeds. Ecology, Biogeography and Evolution of dormancy and germination*. Academic Press. San Diego, CA., USA, 666 pp.
- Bauer, A.M. y R.A. Sadler. 1994. Diet of the New Caledonian gecko *Rhacodactylus auriculatus* (Squamata, Geckkonidae). *Russian Journal of Herpetology* 1, 108-113.
- Benítez-Malvido, J., E. Tapia, I. Suazo, E. Villaseñor y J Alvarado. 2003. Germination and seed damage in tropical dry forest plants ingested by iguanas. *Journal of Herpetology* 37(2): 301-308.
- Baskin, C.C. y J.M Baskin. (2001). *Seeds. Ecology, Biogeography and Evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego CA, USA. 666 p.
- Bravo, S.P. y G.E. Zunino. 2000. germination of seeds from three species dispersed by black hoeler onkeys (*Alouatta caraya*). *Folia Primatologica* 71:342-345.
- Carabias-Lillo, J. y S. Guevara-Sada. 1980. Fenología en una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. *Investigaciones sobre la*

- regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. INIREB y Editorial Alhambra Mexicana, S.A. de C.V., México. pp: 27-66.
- Carpenter, C. C. 1967. Aggression and social structure in iguanid lizards: *In*: Milstead, W.W (ed.). *Lizard ecology: A symposium*. University of Missouri Press. Columbia USA.
- Castillo-Campos, G. 1995. Vegetación de la región de Los Tuxtlas (ponencia). Seminario Los Tuxtlas: conservación y desarrollo sustentable. Catemaco, Veracruz, México.
- Coates-Estrada R. y A. Estrada. 1986. *Manual de identificación de campo de los mamíferos de "Los Tuxtlas"*. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Cooper, W.E. 2000. Correspondence between diet and food chemical discriminations by omnivorous geckos (*Rhacodactylus*). *Journal of Chemical Ecology* 26, 755-763.
- Cox, G.W. 1980. *Laboratory manual of General Ecology*. Brown Company Publishers. USA.
- Croat, B. 1974. a case for selection for delayed fruit maturation in *Spondias* (Anacardiaceae). *Biotropica* 6: 135-137.
- Debushe, M. y P. Isenmann. 1989. Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos* 56: 327-338.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among rainforest tropical trees. *Biotropica* 12: 47-55.
- Dixon, K.R. y J.A. Chapman. 1980. Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecology* 61:1040-1044.

- Domínguez-Domínguez, L.E. 2005. Germinación de semillas de tres especies de *Ficus* ingeridas por vertebrados frugívoros. Tesis de Maestría, Instituto de Genética Forestal, Universidad Veracruzana, 92 pp.
- Domínguez-Domínguez, L.E., J.E. Morales-Mávil y J. Alba-Landa. 2006. Germinación de semillas de *Ficus insipida* Willd (Moraceae) defecadas por dos especies de vertebrados. *Revista de Biología Tropical* 52 (en prensa).
- Eberhardt, L.L. 1978. Transect methods for population studies. *Journal of Wildlife Management* 42(1): 1-31
- Escobar-Aliaga, M. y P. Quintana-Morales. 2002. Significado adaptativo del A.H. en Primates, en: Manzo-Denes, J. (Ed.). *La Década del Cerebro y la Conducta*. Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México. Pp: 327-342.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 6: 77-91.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, D. Merritt Jr., S. Montiel y D. Curiel. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundante in forest island and in agricultural habitats al Los Tuxtlas, Mexico. Pp: 245-257. In: Flemming, H. y A. Estrada (eds). *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publishers. Printed en Belgium.
- Fialho, R.F. 1990. Seed dispersal by a lizard and a treefrog, effect of dispersal site on seed survivorship. *Biotropica* 22: 423-424.
- Figueira, J.E.C., J. Vasconcellos-Neto, M.A. García y A.L.T. Souza. 1994. Saurochory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae), *Biotropica* 26, 292-301.

- Fleming, T.H. y E.R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows and structure of tropical forest. *Biotropica* 13: 45-53.
- Foster, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. Pp: 151-172. *In: Leigh Jr., E.G., A.S. Rand and D.M. Windsor (Eds.). The ecology of a tropical forest.* Smithsonian Institution Press Washington, D.C.
- Frankie, G.W., H. G. Baker y P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol* 62: 881-919.
- Galetti, M. 2002. Seed dispersal of mimetic fruits: parasitism, mutualism, aposematism or exaptation? Pp: 177-192. *In: Levey, D.J., W.R. Silva y M. Galetti (Eds.). Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation.* CABI Publishing, UK.
- Galindo-González, J., S. Guevara y V.J. Sosa. 2000. Bat and Bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14 (6): 1693-1703.
- García-Orduña, F. 2003. Comparación de las estrategias de forrajeo de *Ateles geoffroyi vellerosus* y *Alouatta palliata mexicana*, en un fragmento de selva en la Sierra de Santa Marta, Veracruz. Tesis de Maestría. Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México. 59 p.
- Garza, C. M. y R. C. Vogt. 1994. Algunos aspectos del manejo de la iguana verde (*Iguana iguana*); en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Memorias III Reunión Nacional de Herpetología. Sociedad Herpetológica Mexicana, A. C., El Colegio de la Frontera Sur; Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A. C. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México, p. 34.

- Glander, K. 1981. Feeding patterns in mantled howler monkeys. Pp: 231-257. *In*: Kamil, A.C. y T.D. Sargent (Eds.). *Foraging behavior: ecological, ethological and psychological approaches*. Gartland STPM Press, New York.
- Granados, S. D. 1994. *Ecoología y dispersión de las plantas*. –Universidad Autónoma de Chapingo. Texcoco, México. 115 p.
- Goodman, R. M., Echternacht, A.C. & F. J. Burton. 2005. Spatial Ecology of the Endangered Iguana, *Cyclura lewisi*, in a Disturbed Setting on Grand Cayman. *Journal of Herpetology* 39 (3): 402–408.
- Hansteen, T. L., H. P. Andreassen y R. A. Ims. 1997. Effects of spatiotemporal scale on autocorrelation and home range estimators. *Journal of Wildlife Management*. 61: 280-290.
- Harestad, A. S. y F. L. Bunnell. 1979. Home range and body weight- A reevaluation. *Ecology*. 60(2): 389-402.
- Hartley, L. M., R.E. Glor, A.L. Sproston, R. Powell y J. Parmer-Lee Jr. 2000. Germination rates of seeds consumed by two species of rock iguanas (*Cyclura* spp) in the Dominican Republic. *Caribbean Journal of Science* 36 (1-2): 149-151.
- Hartshorn, G. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12: 23-30.
- Harvey, P. H. y A.F. Read. 1999. Primates social organization, en: S. Jones, R. Martin y D. Pilbeam (Eds.). *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Herbinger, I., C. Boesch y H. Rothe. 2001. Territory Characteristics among three Neighboring Chimpanzee Communities in the Taï National Park, Côte d'Ivoire. *International Journal of Primatology*. 22: 2: 143-167.

- Hnatiuk, S.H. 1980. Plant dispersal by the Aldabran giant tortoise, *Geochelone gigantea* (Schweigger). *Oecologia* 36: 345-350.
- Howe, H.F. 1980. Monkeys dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology* 61: 944-959.
- Howe, H.F. 1993. Specialized and generalized dispersal system: where does 'the paradigm' stand? *Vegetatio* 107/108, 3-13.
- Howe, H.F. y G.F. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist* 111: 817-832.
- Howe, H.F. y R. Primack. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree *Caesaria nitida* (Flacourtiaceae). *Biotropica* 7: 278-283.
- Howe, H. F., E.W. Shupp y L.C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Huey, G.O.S. 1998. Alimentación de cuatro especies de Tortugas con *Ficus ostubrinae* y porcentaje en la germinación de semillas. V reunión Nacional de Herpetología, Sociedad herpetológica Mexicana, Universidad Veracruzana e Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México, p. 40.
- Ibarra-Manríquez, G. y T.L. Wendt. 1992. El género *Ficus*, subgénero *Pharmacosycea* (Moraceae) en Veracruz, México. *Bol. Soc. Bot. Mex.*
- Iverson, J.B. 1982. Adaptations to herbivory in iguanine lizards. In: Burghardt, G.M. y A.S. Rand (eds.). *Iguanas of the world: their behavior, ecology and conservation*. Noyes publications, Park Ridge, New Jersey, pp: 60-76.
- Iverson, J.B. 1985. Lizard as seed dispersers? *Journal of Herpetology* 19: 292-293.

- Jackson, J.F. 1978. Seasonality of flowering and leaf fall in a brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotropica* 10: 38-42.
- Janson, C.H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science* 219, 187-189.
- Janzen, D. 1979. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. 1985. *Spondias mombin* is culturally deprived in megafauna free-forest. *J. Trop. Ecol.* 1: 131-155.
- Janzen, D.H. y P.S. Martin. 1982. Neotropical anachronism : the fruits the gomphotheres ate. *Science* 215: 19-27.
- Janzen, D., G.A. Miller, J. Hackforth-Jones, C.M. Pond, K. Hooper y D.P. Janos. Two Costa Rican bat generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology* 57: 1068-1075.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative análisis of adaptation and constraints in plan-animal interactions. *American Naturalist* 145, 163-191.
- Julliot, C. 1996. seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *Ecolog. Dispersal.* 239-258.
- Kantak, G.E. 1979. Observations on some fruti-eating birds in México. *Auk* 96: 183-186.

- Knapp, C. R. 2000. Home range and intraspecific interactions of a translocated iguana population (*Cyclura cyclura inornata* Barbour and Noble). *Caribbean Journal of Science* 36: 250–257.
- Lara-López, M. del S. 1994. *Hábitos alimentarios de la iguana verde (Iguana iguana Wiegmann) en la región de la Mancha, Actopan, Veracruz*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología, Xalapa, Veracruz.
- Loftin, E. y E. Tyson. 1965. Iguanas as carrion eaters. *Copeia*. 1965: 515.
- Loiselle, B.A. y J.G. Blake. 2002. Potential consequences of extinction of frugivorous birds for shrubs of a tropical wet forest. Pp: 397-406. *In: Levey, D.J., W.R. Silva y M. Galetti (Eds.). Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI-Publishing, UK.
- Lord, J.M., A.S. Markey y J. Marshall. 2002. Have frugivores influenced the evolution of fruit traits in New Zealand? pp: 55-68. *In: Levey, D.J., W.R. Silva y M. Galetti (Eds.). Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, UK.
- Mandujano, S, S. Gallina y S.H. Bullock . 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduos forest in Mexico. *Revista de Biología Tropical* 42: 107-114.
- McBee, R.H. y V.H. McBee. 1982. The hindgut fermentation in the green iguana, *Iguana iguana*. En: Burghardt G.M y A.S. Rand (eds.). *Iguanas of the world: their behavior, ecology and conservation*. Noyes, New Jersey. Pp: 77-83.
- McCoy, M.B. , C. Vaughan, M.A. Rodríguez y D. Kitchen. 1990. Seasonal movements, home range, activity and diet of collares peccaries (*Tayassu tajacu*) in Costa Rica dry forest. *Vida Silvestre Neotropical* 2: 6-20.

- McKey, D. 1980. The ecology of coevolved seed dispersal system. In: Gilbert, L.E. y P.H. Raven (Eds.). *Coevolution of animals and plants*. University of Texas. Texas, Usa.
- Milstead, W. W. 1971. On the problems of the home range measurements and individual recognition in lizard ecology studies. *Herpetological Review* 3 (1): 17.
- Milton, K. 1980. The foraging strategy of howler monkeys: a study in primate economics. Columbia University Press. New York, 165 p.
- Milton, K. 1982. Dietary quality and demographic regulation in a howler monkey population. Pp: 273-289. In: Leigh Jr., E.G., A.S. Rand and D.M. Windsor (Eds.). *The ecology of a tropical forest*. Smithsonian Institution Press Washington, D.C.
- Milton, K., D.M. Windsor, D.W. y M. A. Estribi. 1982. Fruiting phenology of two neotropical *Ficus* species. *Ecology* 63: 752-762.
- Moberly, W.R. 1968. The metabolic responses of the common iguana, *Iguana iguana*, to activity under restraint. *Comp. Biochem. Physiol.*, 27: 1-20.
- Moermond, T.C.; J.S. Denslow; D.J. Levey y E. Santana. 1986. The influence of morphology on fruit choice in neotropical birds. En: Estrada, A. y T.H. Fleming (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. Pp: 138-163.
- Moll, D. y K.P. Jansen. 1995. Evidence for a role in seed dispersal by two tropical herbivorous turtles. *Biotropica* 27(1): 121-127.
- Montgomery, G.G. 1973. Post-nesting movements of iguanas from a nesting aggregation. *Copeia*, 1973, 3: 620-622.

- Morales-Mávil, J.E. 1997. *Viabilidad de semillas ingeridas por la iguana verde (Iguana iguana L.) en la zona de La Palma, región de Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Tesis de Maestría, Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz.
- Morris, P. A. 1998. A study of home range and movements in the hedgehog (*Erinaceus europaeus*). *Journal of Zoology*. 214: 433-449.
- Morrison, D.W. 1980. Efficiency of food utilization of fruit bats. *Oecologia* 45: 270-275.
- Müller, H. 1972. Okologische und ethologische studien an *Iguana iguana* in Kolombien. *Zool. Beitr.* 18: 109-131.
- Nagy, K. A. 1982. Energy requeriments of free-living iguanid lizards. En: Burghardt G.M y A.S. Rand (eds.). *Iguanas of the world: their behavior, ecology and conservation*. Noyes, New Jersey. Pp: 49-59.
- Nogales, M., J.D. Delgado y F.M. Medina. 1998. Shrikes, lizards and *Lycium intricatum* (Solanaceae) fruits: a case of indirect seed dispersal on an oceanic island (Alegranza, Canary Island). *Journal of Ecology* 86, 866-871.
- Orozco-Segovia, A., C. Vázquez-Yanes, M.A. Armella y N. Correa. 1985. Interacciones entre una población de murciélagos de la especie *Artibeus jamaicensis* y la vegetación del área circundante, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. In: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*, Vol. II. INIREB y Editorial Alhambra Mexicana, S.A. de C.V., México. pp: 365-377.
- Patiño, V.F., P. de la Garza, A. Villagomez, A.I. Talavera y F. M. Camacho. 1983. Guía para la recolección y manejo de semillas de especies forestales. *Boletín Divulgativo SF-SARH* 63, 30-36.

- Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1998. Los árboles tropicales de México. UNAM y Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 521 pp.
- Peres, C.A. y M. van Roosmalen. 2002. Primate frugivorous in two species-rich Neotropical forests: implications for the demography of large-seeded plants in overhunted areas. Pp: 407-422. *In: Levey, D.J., W.R. Silva y M. Galetti (Eds.). Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation.* CABI Publishing, UK.
- Pizo, M.A. 2002. The seed-dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the Brazilian Atlantic forest, pp: 129-144. *In: Levey, D.J., W.R. Silva y M. Galetti (Eds.). Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation.* CABI Publishing, UK.
- Powell, R. A. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators, en: L. Boitani y T. K. Fuller (Eds.). *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences.* Columbia University Press. New York, E.U.A.
- Quintana-Morales, P. 2005. Ámbito hogareño del mono aullador (*Alouatta palliata*) en un fragmento de selva en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Maestría. Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz. Pp: 143.
- Ramírez, W.B. 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae) *Evolution* 24: 680-691.
- Ramsen, J.V. , M.A. Hyde y A. Chapman. 1993. The diets of neotropical trogons, momots, barbets and toucans. *The condor* 95: 178-192.
- Rand, A.S.; E. Font; D. Ramos; D.I. Werner y B.C. Bock . 1989. Home range in green iguanas (*Iguana iguana*) in Panama. *Copeia* : 217-221.
- Rand, A.S., B.A. Dugan, H. Monteza y D. Vianda. 1990. The diet of a generalized folivore: *Iguana iguana* in Panama. *Journal of Herpetology* 24: 211-214.

- Rick, C.M. y R.I. Bowman. 1961. Galapagos tomatoes and tortoises. *Evolution* 15: 407-417.
- Rodrigo de Castro, E. y M. Galetti. 2004. Frugivoria e dispersão de sementes pelo lagarto teiú *Tupinanbis merianae* (Reptilia: Teiidae). *Papeis Avulsos de Zoologia* 44 (6): 91-97.
- Rodríguez-Luna, E., L. E. Domínguez-Domínguez, J. E. Morales-Mávil y M. Martínez-Morales. 2003. Foraging strategy changes in an *Alouatta palliata* mexicana troop released on an island. Pp: 229-247. In: Marsh, L.K. (Ed.). *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York.
- Rojas, G.M. 1986. *Principios de fisiología vegetal*. UNAM, México, D.F.
- Rose, F.L. y F.W. Judd. 1982. Biology and status of Berlandier's tortoise (*Gopherus berlandieri*). In: Bury, R.B. (ed.). *North american tortoises: conservation and ecology*. U.S. Fish Wildl. Serv. Wildl. Res. Rep. Pp: 57-70.
- Seton, E. T. 1909. Life-histories of northern animals- An account of the mammals of Manitoba II. Charles Scribner's Sons. New York, U.S.A. Pp. 1136-1144.
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. Pp: 15-29. In: Flemming, T.H. y A. Estrada (eds). *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publishers. Printed in Belgium.
- Schupp, E.W., T. Milleron y S.E. Russo. 2002. Disemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests, pp: 19-34. In: Levey, D.J., W.R. Silva y M. Galetti (Eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, UK.

- Serio-Silva, J.C. 1995. patron diario de actividades y hábitos alimenticios de *Alouatta palliata* en semilibertad. Pp: 149-172. *In*: Rodríguez-Luna, E. Cortés-Ortiz, L. y J. Martínez-Contreras (Eds.). *Estudios primatológicos en México*. Vol. II. Biblioteca de la Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México.
- Snow, D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit eating in birds. *Ibis* 113: 194-202.
- Soutwood, R.E. 1966. *Ecological methods*. London Methnen and Co., Ltd.
- Stevenson, P.R., M.C. Castellanos, J.C. Pizarro y M. garavito. 2002. Effects of seed dispersal by three ateline monkey species on seed germination at Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology* 23 (6): 1187-1204.
- Stiles, E.W. 1993. The influence of pulp lipids on fruit preference by birds. *In*: Fleming, T.H. y A. Estrada (eds.). *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publishers. Belgium, pp: 227-235.
- Stüwe, M. y Ch. E. Blohowiak. 1985. *Micro-computer programs for the analysis of animal locations (MACPAAL, version 1.2)*. Conservation and Research Center National Zoological Park Smithsonian Institution.
- Suárez-Domínguez E. A., González-Romero, A., Morales-Mávil, J.E. y G. Aguirre-León. 2004. Tamaño del ámbito hogareño y uso de hábitat de hembras de iguana negra (*Ctenosaura Acanthura*, Shaw, 1802) en la zona de la Mancha, Veracruz. *Memorias: Manejo de Fauna silvestre en Amazonia y Latinoamérica*, Iquitos, Perú. pp: 300-319.
- Swanson, P.L. 1950. The iguana *Iguana iguana* (L.). *Herpetologica* 6: 187-193.
- Towsend, J. H., J. Slapcinsky, K. L. Krysko, E. M. Donlan y E. A. Golden. 2005. Predation of a tree snail *Drymaeus multilineatus* (Gastropoda: Bulimulidae) by *Iguana iguana*

- (Reptilia: Iguanidae) on key Biscayne, Florida. *Southeastern Naturalist*. 4 (2): 361-364.
- Traveset, A. 1990. *Ctenosaura similis* Gray (Iguanidae) as a seed disperser in a Central American deciduous forest. *American Midland Naturalist* 123, 402-404.
- Traveset, A. 1995. Seed dispersal of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) by lizards and mammals in the Balearic Island. *Acta Oecologica* 16, 171-178.
- Traveset, A. y M. Verdú. 2002. A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. Pp: 339-350. In: Levey, D.J., W.R. Silva y M. Galetti (Eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, UK.
- Troyer, K. 1984. Diet selection and digestion in *Iguana iguana*: the importance of age and nutrient requirements. *Oecologia* 61: 201-207.
- Valido, A. y M. Nogales. 1994. Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Island, *Oikos* 70, 403-411.
- Van Devender, R. 1982. Growth and ecology of spiny-tailed and green iguanas in Costa Rica, with comments on the evolution of herbivory and large body size. En: Burghardt G.M y A.S. Rand (eds.). *Iguanas of the world: their behavior, ecology and conservation*. Noyes, New Jersey. Pp: 162-183.
- Van Dorp, D. 1985. Frugivoria y dispersión de semillas por aves. Pp: 333-363. In: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. INIREB/Alambra Mexicana, S.A. de C.V. México, D.F.
- VanMarken Lichtenbelt, W. D. 1992. Digestión in an ectothermic herbivore, the green iguana (*Iguana iguana*): effect of food composition and body temperature. *Physiological Zoology* 65 (3): 649-673.

- Van Schaik, C.P., J.W. terborgh y S.J. Wright. 1993. The phenology of tropical forest: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco, G. Francois y L. Trejos. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 7: 73-76.
- Vázquez-Yanes, C., y A. Orozco-Segovia. 1999. Physiological ecology on dormancy and longevity. Pp: 535-551. In: Mulkey, S.S., R.L. Chazdon y A.P. Smith (Eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and Hall. New York, USA.
- Verdú, M. y A. Traveset. 2004. Briding meta-analysis and the comparative method: a test of seed size effect on germination after frugivores' gut pasaje. *Oecologia* 138: 414-418.
- Weelwright, N.T. 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds and heritability. In: Fleming, T.H. y A. Estrada (eds.). *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publishers. Belgium, pp: 163-174.
- Wheelwright, N.T. y G.H. Orians. 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology and constraints on coevolution. *Amer. Natur* 119: 402-413.
- Whelan, C.J., M.F. Willson, C.A. Tuma e I. Souza-Pinta. 1991. Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Can J. Bot.* 69: 428-436.
- Whitaker, A.H. 1987. The roles of lizards in New Zeland plant reproductive strategies. *New Zeland Journal of Botany* 25, 315-328.

- White, G. C. y R. A. Garrot. 1990. *Análisis of wildlife radio-tracking data*. Academic Press Inc. New York, E. U. A.
- Whiting, M.J. y J.M. Greeff. 1997. Facultative frugivory in the Cape Flat Lizard, *Platysaurus capensis* (Sauria: Cordylidae). *Copeia* 1997, 811-818.
- Wiewandt, T.A. 1982. Evolution of nesting patterns in Iguanine lizards, p. 119-141. In: G.M Burghardt & A.S. Rand (Eds.). *Iguanas of the world. Their behavior, ecology and conservation*. Noyes Publications.
- Willson, M.F. C. Sabag, J. Figueira, J.J. Armesto y M. Caviedes. 1996. Seed dispersal by lizards in Chilean rainforest. *Revista Chilena de Historia Natural* 69, 339-342.
- Wotton, D.M. 2000. Frugivory and seed dispersal by the common gecko *Hoplodactylus maculates*, Msc. Thesis, Victoria University, Wellington, New Zealand.
- Zhang, S. y L. Wang. 1995. Fruit consumption and seed dispersal of *Ziziphus cinnamomum* (Rhamnaceae) by two sympatric primates (*Cebus apella* and *Ateles paniscus*) in French Guiana. *Biotropica* 27(3): 397-401.
- Zug, G.R., L.J. Vitt y J.P. Cladwell. 2001. Herpetology. An introduction biology of amphibians and reptiles. Academic Press, 2nd Edition. San Diego, CA, USA, 630 pp.