

***Iguana iguana* Linnaeus 1758**

Iguana Verde, Iguana Común

Brian C. Bock

Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Estatus: UICN - Preocupación menor (LC “Least Concern”). CITES Apéndice II.

Taxonomía:

La *Iguana iguana* pertenece a un clado monofilético de lagartijas con un tamaño corporal relativamente grande y principalmente de dieta herbívora. Algunos autores asignan este clado a un rango de familia (Iguanidae), mientras otros prefieren restringirlo a nivel de subfamilia (Iguaninae). Indistintamente, las relaciones filogenéticas de los géneros dentro del clado no han sido resueltas satisfactoriamente (Sites *et al.* 1996, Malone *et al.* 2000, Wiens y Hollingsworth 2000, Hollingsworth 2004). Sin embargo, es claro que el centro de origen del grupo fue Mesoamérica, probablemente en un medioambiente xérico. Iverson (1982) argumentó que la evolución de las particiones en el colon, y la asociada simbiosis con especies de nematodos, bacterias, y protozoarios, fue una adaptación clave de la iguana ancestral para permitir la transición desde una dieta omnívora hasta una dieta completamente herbívora. Otras adaptaciones asociadas con la herbivoría, como son un tamaño corporal grande y la presencia de glándulas extra-renales (nasales) para eliminar el exceso de sales, ayudaron a las iguanas en su capacidad de colonizar islas oceánicas. Uno de los géneros de iguanas es endémico a las islas del Caribe (*Cyclura*), dos géneros son endémicos al archipiélago de las Galápagos (*Conolophus* y *Amblyrhynchus*), y otro género ha colonizado y evolucionado en las islas de Fiji y Tonga (*Brachylophus*).

El género *Iguana* está compuesto de dos especies (Lazell 1973, Conrad y Norell 2010, Valette *et al.* 2013), la ampliamente distribuida *Iguana iguana* (ver abajo) e *Iguana delicatissima*, restringida a varias islas de las Antillas Menores. Las poblaciones de *Iguana iguana* muestran variación morfológica que ha llevado a la descripción de diferentes subespecies, ninguna actualmente reconocida (Lazell 1973). El primer estudio genético de poblaciones de *Iguana iguana* no encontró evidencia de una fuerte distinción entre Centro y Suramérica (Bock y McCracken 1988), pero más recientemente, análisis empleando marcadores moleculares más variables (Malone y Davis 2004, Stephen 2006, Stephen *et al.* 2013) surgieron un origen

Suramericano para el género (presumiblemente después de la colonización desde Mesoamérica), con varias invasiones posteriores hacia el Caribe y Centroamérica. Estos datos moleculares también surgieron la existencia de dos o más especies morfológicamente crípticas dentro del taxón conocido hoy como *Iguana iguana*.

Descripción:

La iguana verde puede variar en tamaño corporal desde 7.7 cm Longitud Nariz-Cloaca (LNC) en neonatos hasta más de 50 cm LNC en adultos machos, con una longitud total de casi 2 m incluyendo la cola. Hay un cambio ontogénico en la coloración, siendo los neonatos normalmente de color verde brillante (aunque en poblaciones de sitios xéricos pueden tener un aspecto más café) con una barra aguamarina sobre las extremidades anteriores y una pigmentación oscura en los párpados. Los juveniles son de color verde claro y los adultos verde oscuro; los machos adultos asuman un tono más anaranjado en la estación reproductiva. Ambos sexos presentan una escama grande redonda sub timpánica y una gula verde extensible cuando el individuo está asoleándose o interactuando con con-específicos. Hay una hilera de escamas largas delgadas vertebrales que sale de la línea dorsal desde el cuello hasta la parte anterior de la cola. La cola es larga y robusta, con bandas negras anchas (en las partes no regeneradas). Poseen patas robustas con dedos y garras largas.

Las iguanas adultas normalmente son sexualmente dimórficas en el tamaño corporal, siendo los machos más grandes, pero no siempre (Bakhuis 1982). Los machos también son relativamente más grandes que hembras del mismo LNC en las dimensiones de la cabeza, longitud de la cresta dorsal, cola, y tamaño de los poros femorales (Müller 1968, Fitch y Henderson 1977, Rodda 1991). No hay evidencia externo de dimorfismo sexual en los neonatos o juveniles, aunque se puede sexarlos por medio de una inspección cuidadosa de la morfología de la cloaca (Rivas y Avila 1996).

Gracias a su ciclo reproductivo anual (ver abajo), normalmente es posible asignar un individuo a una clase de edad durante los primeros dos años de crecimiento, pero gracias a una alta variabilidad en tasas de crecimiento, las diferencias en tamaño corporal entre diferentes cohortes eventualmente desaparece (pero ver Müller 1972, Fitch y Henderson 1977).

Distribución (ITWG, 2011):

Iguana iguana ocurre desde el norte de México en Sinaloa y Veracruz hacia el sur por Centroamérica y el noroeste de Suramérica hasta Paraguay y el suroeste de Brasil. También ocurre naturalmente en numerosas islas, incluyendo Cozumel, Utila, Roatán, Guanaja, Corn Islands, Providencia, San Andrés, Aruba, Trinidad, Tobago y otras en las Antillas Menores. Además, ha sido introducida a Anguilla, Antigua, Las Bahamas, Barbuda, Islas Vírgenes Británicas, Islas Canarias, Islas Caimán, Fiji, Guadalupe, Marie Galante, Martinica, Puerto Rico, Saint-Martin/Sint Maarten, Islas Vírgenes de U.S., y los Estados Unidos (Florida y Hawaii).

Hábitat y Ecología:

Hábitat - En contraste a la mayoría de las otras especies de iguanas, *Iguana iguana* ha colonizado el bosque húmedo tropical y puede vivir de forma exclusivamente arbórea, descendiendo al suelo principalmente para anidar. Sin embargo, en este ambiente, las iguanas no se dispersan lejos del borde del bosque continuo, viviendo en el borde de los ríos, lagos, o claros naturales o artificiales. El primer estudio de desplazamientos de la iguana verde con el uso de la radio-telemetría (Montgomery *et al.* 1973) reportó que las hembras post-anidantes migraron hasta 3 km adentro del bosque continuo, pero aparentemente en el esfuerzo por confirmar visualmente la ubicación diaria de los individuos, este procedimiento metodológico afectó el comportamiento natural de los animales (M. Sundquist, com. pers.). Investigaciones posteriores sobre desplazamientos en hábitats de bosque continuo con telemetría han documentado invariablemente que las iguanas restringen sus movimientos al borde del bosque (Bock *et al.* 1989, Rand *et al.* 1989, Morales *et al.* 2007, Escobar *et al.* 2010).

Iguana iguana puede habitar otros tipos de hábitats diferentes al bosque húmedo tropical, incluyendo bosque seco, bosque de galería, sabanas con poca vegetación arbórea, y hasta islas xéricas con vegetación exclusivamente arbustiva. Normalmente duermen en la vegetación disponible, pero ocasionalmente en algunas poblaciones puede observarse a los individuos durmiendo en túneles que construyen en el suelo (Rodda y Burghardt 1985).

Los records de elevación máxima para la especie incluyen 800 msnm en Michoacán, México y 1000 msnm en Colombia (Etheridge 1982), aunque en Colombia es común encontrar

animales (presumiblemente mascotas liberadas) viviendo en elevaciones mayores. Sin embargo, no se han documentado eventos de reproducción exitosa a elevaciones mayores de 1000 msnm, con la excepción de eventos de anidación en montículos de hojarasca acumulada para compost en el Zoológico Santa Fé en Medellín (G. Valencia, com. pers.).

La biología básica de *Iguana iguana* ha sido estudiada en muchas partes de su amplio rango de distribución (México: Casas Andreu y Valenzuela López 1984, Alvarado *et al.* 1995; Honduras: Klein 1982; Costa Rica: Hirth 1963, Fitch y Henderson 1977, van Devender 1982; Panamá: Rand 1968a; Colombia: Müller 1968, 1972; Harris 1982; Muñoz *et al.* 2003; Venezuela: Rodda 1990, 1992; Rodda y Grajal 1990; Curaçao: Bakhuis 1982, van Marken Lichtenbelt y Albers 1993; Brasil: Ferreira *et al.* 2002, Campos y Desbiez 2013). Estos estudios, y otros más puntuales, forman la base del siguiente resumen sobre su ecología.

Dieta - La herbivoría de *Iguana iguana* ha sido estudiada principalmente desde un punto de vista ecofisiológico (Rand 1978; Iverson 1982; McBee y McBee 1982; van Devender 1982; Troyer 1984a, 1984b, 1984c; Govender *et al.* 2012), más que desde una perspectiva ecológica (Benítez-Malvido *et al.* 2003). La iguana verde es uno de los pocos herbívoros generalistas de dosel de los bosques tropicales (Rand 1978), pero aún así hay evidencia que presentan ciertas preferencias por algunas especies de plantas en particular, no necesariamente por las más abundantes (Rand *et al.* 1990, van Marken Lichtenbelt 1993, Lara-López y González-Romero 2002, Gómez *et al.* 2006, Campos *et al.* 2014). El consumo de caracoles e insectos que habitan en la vegetación probablemente es secundario (Hirth 1963, Townsend *et al.* 2005). También se ha documentado el consumo de tejidos de animales muertos (Loftin y Tyson 1965, Arendt 1986, Anderson y Enge 2012) y de heces de con-específicos (Troyer 1984c) o de otras especies (Campos *et al.* 2011); posiblemente este comportamiento se relaciona con el mantenimiento de una fauna intestinal microbiana para la fermentación del material vegetal. La termorregulación en juveniles y adultos aparentemente está estrechamente relacionada con los procesos digestivos (Wilhoft 1958; McGinnis y Brown 1966; Müller 1972; van Marken Lichtenbelt *et al.* 1993, 1997).

Comportamiento – En contraste a la mayoría de otras especies de lagartijas, los neonatos de *Iguana iguana* son notoriamente sociales, emergiendo del nido en grupos que se dispersan juntos a hábitats adecuados para juveniles (arbustos pequeños), y los mantienen estos

grupos sociales durante por lo menos el primer año de vida (Burghardt 1977; Burghardt *et al.* 1977; Drummond y Burghardt 1982, 1983; Mora 1991). Estudios experimentales han mostrado que los neonatos tienen la capacidad de reconocer familiares dentro de los grupos sociales (Werner *et al.* 1987) y hay evidencia que los juveniles machos actúan en forma altruista hacia las juveniles hembras (Rivas y Levín 2004).

Las iguanas más grandes utilizan la vegetación arbórea más alta (Hirth 1963, Henderson 1974), estableciendo ámbitos domésticos con tamaños entre 0.11 a 0.96 ha (Dugan 1982a, Rand *et al.* 1989, Morales *et al.* 2007). Normalmente, no bajan de los árboles a menos que sea necesario para cambiar de planta o para escapar de depredadores (Greene *et al.* 1978). El sistema social de *Iguana iguana* ha sido estudiado tanto en condiciones naturales como en cautiverio (Dugan 1982a, 1982b; Pratt *et al.* 1992; Rodda 1992; Phillips *et al.* 1993; Phillips 1995). Los adultos son territoriales, manteniéndose un amplio traslape entre los territorios de machos y hembras. En la estación de apareamiento, los machos dominantes disminuyen el tamaño de sus territorios a porciones mucho más pequeñas en donde pueden realizar despliegues conspicuos y excluir a machos subordinados del área, lo cual les garantiza un acceso exclusivo a las hembras reproductivas presentes. Sin embargo, los machos subordinados ocasionalmente consiguen copulaciones (Dugan 1982a), aunque la prevalencia de paternidad múltiple en nidos de iguanas no ha sido evaluada aún.

Las iguanas interactúan unas con otras con señales visuales (Hazlett 1980, Dugan 1982b, Pratt *et al.* 1992, Phillips 1995), secreciones químicas producidas en sus glándulas femorales (Burghardt *et al.* 1986; Weldon *et al.* 1990; Alberts *et al.* 1992a, 1992b, 1993; Alberts 1993; Alberts y Werner 1993; Alberts *et al.* 1994), y con enfrentamientos físicos directos entre miembros del mismo sexo. Aparentemente, los machos solo son capaces de copular con una hembra por día, generando una competencia entre las hembras durante la estación reproductiva por acceso a los machos dominantes, además de la competencia típica entre machos para acceso a hembras receptivas (Rodda 1992). Las hembras también compiten entre ellas por acceso a los nidos parcialmente construidos, al menos cuando se congregan para anidar (Rand 1968a; Rand y Rand 1976, 1978; Dugan *et al.* 1981; Haller y Rodríguez 2005).

Reproducción – En los sitios en donde ha sido documentada, la fenología del ciclo reproductivo de *Iguana iguana* es estrechamente correlacionado con las estaciones tropicales de verano e invierno. Los machos establecen sus territorios reproductivos a principios del verano y las hembras ponen sus nidos en un periodo restringido a la mitad de esta estación, lo cual resulta en la eclosión de los huevos al comienzo de la estación de lluvias, cuando hay hojas jóvenes que son abundantes y más fáciles de dirigir para los neonatos (Hirth 1963; Rand 1968a; Müller 1968, 1972; Fitch y Henderson 1977; Harris 1982; Klein 1982; van Devender 1982; Casas Andreu y Valenzuela López 1984; Muñoz *et al.* 2003; van Marken Lichtenbelt 1993). Como la estacionalidad del clima varía entre hemisferios, esto genera una variación clinal en las fechas de apareamiento, anidación, y eclosión dentro del rango de distribución de la especie (Rand y Greene 1982).

Los primeros estudios de incubación de huevos de *Iguana iguana* (Licht y Moberly 1965; Rand 1968b, 1972) propusieron que éstos presentan tolerancias muy estrechas en términos de la temperatura y humedad necesaria para tener una eclosión exitosa, consistente con el hecho que las hembras construyen nidos profundos para mantener micro-ambientes estables y anidan solamente en áreas expuestas al sol directo. Sin embargo, estudios posteriores han mostrado que los rangos de tolerancia a las condiciones de incubación no son tan estrechos (Bock *et al.* 1998), aunque las condiciones de temperatura y humedad que los huevos experimenten sí tienen efectos importantes en las características de los neonatos (Werner 1988, Phillips *et al.* 1990, Packard *et al.* 1992).

En algunas poblaciones, las iguanas hembras pueden realizar migraciones de hasta 3 km para encontrar sitios con características apropiadas, anidando de forma agregada (Rand 1968a; Bock *et al.* 1985, 1989; Rodda 1990; Rodda y Grajal 1990; Morales *et al.* 2007). Las hembras migran caminando o nadando para encontrar playas, claros, o islas con las condiciones micro-climáticas apropiadas. En las islas pequeñas, los nidos experimentan tasas de depredación menores (Rand y Robinson 1969, Drummond 1983).

En los sitios comunales de anidación, las primeras hembras que llegan en la estación construyen nidos simples y poco profundos (20 – 30 cm), rellenándolos con suelo después de ovipositar. Antes de regresar a su territorio, una hembra puede quedarse cuidando la entrada del nido varios días después de poner (Rand 1968a, Alvarez del Toro 1972). Las

hembras grávidas que llegan después pueden aprovechar estos nidos para re-excavar los túneles existentes, a veces dañando los nidos ya puestos, aunque siempre extienden más los túneles antes de ovipositar. De esta forma, puede desarrollarse un sistema complejo de túneles interconectados durante cada estación reproductiva, y las hembras que llegan al final de la estación pueden poner sus nidos a una profundidad de hasta 1 m y emerger a varios metros del sitio donde entraron (Rand y Dugan 1980, 1983).

Las primeras hembras anidantes durante la estación reproductiva son las más vulnerables a la depredación, a causa de los túneles poco profundos y es más probable que sus nidos sean excavados por otras hembras grávidas que lleguen después. Por otra parte, los nidos de las últimas hembras anidantes son más vulnerables a la mortalidad por inundaciones asociadas al comienzo de la estación de lluvias (Bock *et al.* 1989). Esta selección estabilizante puede explicar la evolución del un ciclo reproductivo tan restringido y sincronizado con la estacionalidad de las lluvias (Weiwandt 1982, Bock *et al.* 1989), lo cual es un patrón atípico en especies de lagartijas tropicales.

Demografía – Hay una relación significativa entre el tamaño corporal de una hembra y el tamaño de su postura, con un rango de tamaño de nidada que osciló entre 9 a 71 huevos (Rand 1984, Alvarado *et al.* 1995). En la mayoría de las poblaciones de *Iguana iguana* que han sido examinadas, el promedio de huevos por nido es cercano a los 35 (Hirth 1963, Müller 1972, Klein 1982, Casas Andreu y Valenzuela López 1984, Rand 1984, but see Bakuis 1982, Muñoz *et al.* 2003). Hasta la fecha, solo se ha documentado una postura por hembra y una sola estación reproductiva anual, aunque Rand y Greene (1982) especularon que en algunas poblaciones de *Iguana iguana* cercanas al ecuador, en donde hay dos veranos bien definidos cada año, se podrían presentar dos estaciones reproductivas al año con una posible reanidación.

Los nidos de iguanas son depredados por culebras (Mora 1987) y mamíferos terrestres (Rand y Robinson 1969). Rand y Dugan (1980), trabajando en tres sitios en Panamá, documentaron tasas de mortalidad de huevos por causas diferentes a la depredación entre 5% a 56%, aunque no se determinaron las causas específicas de esta mortalidad. Algunos de estos huevos fueron encontrados aislados en los túneles del sistema, en vez de estar en el interior de una cámara del nido. Presumiblemente, estos huevos fueron separados del resto del nido

cuando otra hembra utilizó el mismo túnel para poner. Las excavaciones de las hembras anidantes también desplazan algunos huevos hasta la superficie, en donde son consumidos por gallinazos o se deshidratan (Rand 1968, Sexton 1975, Rand y Dugan 1980).

Las iguanas juveniles son depredadas por cocodrilos, caimanes, y peces cuando nadan durante la dispersión desde los sitios de anidación, y por otras lagartijas grandes (como *Basiliscus*), culebras, aves, y mamíferos cuando están en su hábitats terrestres (van Devender 1982, Rivas *et al.* 1998, Knapp y Abarca 2009, Ribeiro-D 2010, Wehrle y Guzman 2012). Los adultos también son vulnerables a ataques de culebras, aves rapaces, búhos, y una variedad de mamíferos (Swanson 1950, Greene *et al.* 1978, Bessier *et al.* 2010). Las hembras son vulnerables a ataques por parte de cocodrilos y caimanes cuando nadan para alcanzar los sitios de anidación y mientras están excavando sus nidos (Dugan *et al.* 1981, Bock y Rand 1989, Platt *et al.* 2010).

Varios estudios han empleado marca-recaptura en juveniles de *Iguana iguana* para documentar tasas de crecimiento ontogénico. Existe mucha variación en las tasas de crecimiento entre individuos y poblaciones (Burghardt 2004). En las poblaciones examinadas hasta la fecha, los juveniles crecieron un promedio entre 0.22 a 0.58 mm/día (Henderson 1974, Müller 1968, Harris 1982, van Devender 1982, Burghardt y Rand 1985), siendo las tasas de crecimiento mayores en individuos que permanecen dentro de grupos y no en condiciones solitarias (Burghardt y Rand 1985). Extrapolaciones de estas tasas indican que las hembras posiblemente alcanzan un tamaño mínimo de madurez sexual durante su tercer año, lo cual es consistente con los estudios en cautiverio, aunque aparentemente los machos maduran sexualmente a tallas mucho menores (Pratt *et al.* 1994).

En poblaciones naturales, los estudios reportan un declive en las tasas de recaptura de los juveniles de una cohorte durante el curso de su primer año de vida (Henderson 1974, Harris 1982, van Devender 1982, Burghardt y Rand 1985). Aunque estos estudios mencionan bajas tasas de "supervivencia", estas cifras técnicamente son tasas de reencuentro. Faltan estudios con análisis rigurosos que separen los efectos de la mortalidad, emigración, y no detección de animales presentes, lo cual conjuntamente determina la tasa de reencuentro y no reencuentro (Mazerolle *et al.* 2007). La cuantificación de la verdadera detectabilidad de individuos en estudios de este tipo es importante, dado que se ha demostrado que la

probabilidad de capturar una iguana disminuye después de haber sido capturada previamente (Rodda *et al.* 1988). Una alternativa es estimar supervivencia con individuos monitoreados por radio-telemetría, como el estudio de Knapp y Abarca (2009) que estimó que solamente la mitad de las iguanas neonatos sobreviven cada mes, consistente con la impresión en muchos estudios de marca-recaptura que la mayoría de las iguanas no logren sobrevivir su primer año.

El único estudio de marca-recaptura de adultos de *Iguana iguana* fue un monitoreo de cinco años de las hembras en un sitio de anidación comunal en Panamá (Rand y Bock 1992). La mayoría de las hembras fueron recapturadas cada año reanidando en el mismo sitio hasta su desaparición permanente, y muy pocas hembras (4 individuos) fueron recapturadas en otros sitios alternativos de anidación en años sucesivos (Bock *et al.* 1985). Esta fidelidad al sitio de anidación implica que la mayoría de las hembras que no regresan a anidar probablemente murieron (hasta 60% del total cada año). Las hembras que regresaron, crecieron muy poco (6.8 mm LNC/año en promedio), lo que sugiere que una hembra invierte en su crecimiento hasta que comienza a reproducirse, y después invierte toda su energía extra disponible en la reproducción (hasta 15% de su presupuesto anual de energía, van Marken Lichtenbelt *et al.* 1993).

Una sorpresa en el estudio de Rand y Bock (1992) fue la variabilidad en los tamaños corporales de las hembras anidantes primerizas (entre 295 mm LNC y 425 mm LNC). Igualmente, Zug y Rand (1987) analizaron marcas de crecimiento en huesos de falanges de hembras de la misma población, para estimar sus edades. Ellos estimaron que estas hembras primerizas presentaron un rango de edad entre 2 a 8 años. No encontraron evidencias de una compensación entre los dos parámetros (hubo hembras jóvenes-pequeñas y viejas-grandes anidando por primera vez, pero también hubo hembras jóvenes-grandes y viejas-pequeñas anidando por primera vez en este sitio). En vista de las implicaciones de esta variación en términos de la fecundidad de una hembra sobre el curso de su vida (Rand 1984), se presume que una variabilidad tan grande debe tener su origen en factores ambientales, como diferencias en la calidad de alimento disponible en los territorios de las hembras, y/o en la complejidad y eficiencia de sus faunas intestinales microbianas para dirigir las paredes de las células vegetales. Selección natural rápidamente eliminará cualquier variabilidad

genética que genere tanta variación entre individuos en un componente de fitness tan importante.

Dado las problemas de conservación que *Iguana iguana* enfrenta, o el problema de conservación que la especie representa fuera de su rango de distribución natural (ver abajo), es sorprendente que no exista más información sobre las densidades de iguanas en poblaciones naturales u introducidas. Henderson (1974) empleó el método de Lincoln-Peterson para analizar datos de marca-recaptura y estimó una densidad de 41 juveniles/ha en Belice. Con base en la captura de todos los individuos en una isla de 13.5 ha, Dugan (1982) estimó una densidad de 36 a 50 iguanas adultas/ha. Rodda (1992) realizó censos de bosque de galería y estimó 55 a 364 iguanas/ha (incluyendo juveniles pero no recién nacidos) en tres sitios en los llanos de Venezuela. Muñoz *et al.* (2003), empleando el método de transectos lineales (midiendo las distancias del transecto de cada individuo registrado para poder corregir las estimaciones de densidad como función de las diferencias en detectabilidades) en dos sitios en la Depresión Momposina en Colombia, estimaron 1.2 a 13.7 iguanas/ha. Finalmente, dos estudios han estimado densidades en poblaciones fuera del rango de distribución natural de la especie: Smith *et al.* (2007) calcularon una densidad de 6.27 iguanas/ha con base en el número de iguanas capturadas por año en una reserva pequeña de 131.5 ha. López *et al.* (2011) realizaron conteos de iguanas en transectos en dos áreas en la costa de Puerto Rico, documentando densidades máximas de 119 y 223 iguanas/ha. Obviamente, se requiere de una estandarización de métodos antes de realizar comparaciones válidas entre estudios (Arce-N y Carlo 2012).

Amenazas:

Iguana iguana ha sido consumida por humanos desde tiempos prehispánicos (Cooke *et al.* 2007), pero las tasas de explotación en muchas áreas aparentemente no es sostenible (Fitch y Henderson 1977, Fitch *et al.* 1982). La carne y huevos de iguanas son fuentes de proteína para muchas comunidades humanas, y son muy apetecidas por sus aparentes propiedades afrodisiacas o medicinales (Stephen *et al.* 2011). El uso de las pieles de iguanas para fabricar cueros también es común. Las iguanas son especialmente vulnerables a ser sobre-cosechados porque los adultos son conspicuos durante la estación de apareamiento, las hembras son fáciles de capturar mientras están anidando, y porque estos periodos de vulnerabilidad coinciden con la cuaresma católica cada año, estimulando el consumo de

iguanas porque tienen “carne blanca”. Müller (1972) mencionó un sesgo en las proporciones sexuales de adultos en el norte de Colombia a favor de machos, presumiblemente debido a una caza preferencia de hembras en los sitios de anidación.

El mercado internacional de juveniles de *Iguana iguana* como mascotas es enorme, y aunque la mayoría de estos individuos provienen de zoocriaderos comerciales, es probable que estas empresas suplementen sus ofertas con individuos provenientes de poblaciones naturales (Stephen *et al.* 2011). Se estima que el comercio internacional legal de iguanitas mascotas entre 2001 y 2008 fue de aproximadamente 4.5 millones de individuos (Stephen *et al.* 2011). La magnitud del comercio ilegal de iguanas como mascotas es más difícil de documentar.

Medidas de Conservación:

Además de zoocriaderos comerciales, hay múltiples proyectos dentro del rango de distribución de *Iguana iguana* donde hay cría en cautiverio como una estrategia de conservación (“head-starting”). Uno de los proyectos más conocidos es de la Fundación Pro Iguana Verde, inicialmente bajo la administración del Instituto de Estudios Tropicales Smithsonian en Panamá (Werner 1987, 1991). La idea era desarrollar técnicas económicas (Werner y Miller 1984, Miller 1987) para permitir la cría de iguanas por parte de los campesinos, como un componente de un proyecto sobre uso sostenible de la tierra. Varias comunidades participaron en ensayos con este proyecto, donde criaron iguanas juveniles hasta que alcanzaron tamaños cosechables, dando así una fuente adicional de proteína a las familias participantes, sin la necesidad de obtener individuos de poblaciones naturales (Cohn 1989). Este proyecto aún funciona hoy en día en Costa Rica, donde operan en conjunto con un sitio turístico de educación ambiental, y siguen realizando esfuerzos de repoblación (Escobar *et al.* 2010).

Además, existen docenas de otros proyectos de cría de iguanas para fines de conservación en Centroamérica, casi todos patrocinados por gobiernos u ONGs (Stephen *et al.* 2011). Sin embargo, análisis recientes concluyeron que estos proyectos no son económicamente sostenibles, y su impacto sobre las poblaciones naturales ha sido mínimo (Eilers *et al.* 2002, Stephen *et al.* 2011). Puede ser que estos proyectos cumplan un papel importante en la educación ambiental, pero aparentemente los esfuerzos de repoblar no son muy efectivos, y

no hay evidencia que estén ayudando a disminuir los niveles de cosecha de poblaciones naturales cerca a donde operan.

Irónicamente, a pesar de los problemas que muchas poblaciones de *Iguana iguana* enfrentan gracias a la sobre-explotación dentro de su rango de distribución natural, la especie también es considerada como una importante especies invasora, frecuentemente convirtiéndose en un problema ecológico (Engeman *et al.* 2005; Smith *et al.* 2006, 2007; Meshaka *et al.* 2007; Garcia-Quijano *et al.* 2011; López-Torres *et al.* 2011; Falcón *et al.* 2013; Pasachnik *et al.* 2012), necesitándose acciones para eliminarlas, o reducir sus densidades, y así minimizar su impacto sobre la flora y/o fauna nativa local.

Investigación Actual y Necesidades:

Con una distribución tan amplia, un resumen de las investigaciones actuales seguramente va a ser incompleto y en un futuro cercano desactualizado. Sin embargo, los trabajos reciente sobre la genética de *I. iguana* merecen una mención. Los investigadores interesados principalmente en *I. delicatissima* han desarrollado locus de microsatélites (Valette *et al.* 2013) y análisis de estos y otros marcadores moleculares están siendo empleados para investigar la hibridación entre *I. iguana* e *I. delicatissima*. También se están empleando marcadores genéticos para extender el trabajo de Stephen *et al.* (2013) y documentar más la filogeografía de *I. iguana* en Panamá y el norte de Sur América. Finalmente, con marcadores genéticos también se intenta inferir el origen geográfico de las poblaciones introducidas de *I. iguana* y para inspeccionar los niveles de paternidad múltiple dentro de nidadas de esta especie.

Como se mencionó anteriormente, existe la necesidad de estandarizar los métodos utilizados en estudios de demografía de poblaciones de *I. iguana* para facilitar comparaciones (Arce-Nazario y Carlo 2012). Por ejemplo, es preferible usar paquetes de software que incorporan el asunto de las detectabilidades en proyectos de monitoreo (Mazerolle *et al.* 2007), como son Program MARK (White y Burnham 1999) o Program Distance (Thomas *et al.* 2010) en vez de simplemente estimar abundancias relativas. Finalmente, se necesita desarrollar métodos para eliminar poblaciones introducidas de *I. iguana*, o por lo menos para reducir sus densidades y limitar su potencial de ampliar su distribución.

Agradecimientos: Gracias al Proyecto “Adopte su Logo” de Ecopetrol, el Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt”, y la Universidad de Antioquia para aportar el tiempo para realizar esta revisión bibliográfica. Gracias a Catherine Stephen y Chuck Knapp por sus comentarios constructivos sobre el manuscrito.

Literatura Citada

Alberts, A.C. 1993. Chemical and behavioral studies of femoral gland secretions in iguanid lizards. *Brain, Behavior and Evolution* 41(3-5): 255-260.

Alberts, A.C., Pratt, N.C. y Phillips, J.A. 1992. Seasonal productivity of lizard femoral glands: relationship to social dominance and androgen levels. *Physiology and Behavior* 51(4): 729-733.

Alberts, A.C., Sharp, T.R., Werner, D.I. y Weldon, P.J. 1992. Seasonal variation of lipids in femoral gland secretions of male green iguanas (*Iguana iguana*). *Journal of Chemical Ecology* 18(5): 703-712.

Alberts, A.C., Phillips, J.A. y Werner, D.I. 1993. Sources of intraspecific variability in the protein composition of lizard femoral gland secretions. *Copeia* 1993(3): 775-781.

Alberts, A.C. y Werner, D.I. 1993. Chemical recognition of unfamiliar conspecifics by green iguanas: functional significance of different signal components. *Animal Behaviour* 46(1): 197-199.

Alberts, A.C., Jackintell, L.A. y Phillips, J.A. 1994. Effects of chemical and visual exposure to adults on growth, hormones, and behavior of juvenile green iguanas. *Physiology and Behavior* 55(6): 987-992.

Alvarado, J., Ibarra, L. y Suazo, I. 1995. Reproductive characteristics of a green iguana (*Iguana iguana*) population of the west coast of Mexico. *Southwestern Naturalist* 40(2): 234-237.

Alvarez del Toro, M. 1972. Los Reptiles de Chiapas. Gobierno del Estado Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

Anderson, C. y Enge, K.M. 2012. *Ctenosaura similis* (Gray's spiny-tailed iguana) and *Iguana iguana* (green iguana). Carrion feeding. *Herpetological Review* 43(1): 131.

Arce-Nazario, J.A. y Carlo, T.A. 2012. *Iguana iguana* invasion in Puerto Rico: facing the evidence. *Biological Invasions* 14(9): 1981-1984.

- Arendt, W. 1986. An observation of *Iguana iguana* feeding on eggs of the cattle egret (*Bubulcus ibis*) at Fox's Bay, Montserrat, West Indies: a case of predation or scavenging? Caribbean Journal of Science 22(3-4): 221-222.
- Bakhuis, W.L. 1982. Size and sexual differentiation in the lizard *Iguana iguana* on a semi-arid island. Journal of Herpetology 16(3): 322-325.
- Benítez-Malvido, J., Tapia, E., Suazo, I., Villaseñor, E. y Alvarado, J. 2003. Germination and seed damage in tropical dry forest plants ingested by iguanas. Journal of Herpetology 37(2): 301-308.
- Bessier, E., Perla, J.A., Bonilla-Diaz, E., Martínez, D. y Knapp, C.R. 2010. *Iguana iguana* (green iguana). Predation. Herpetological Review 41(2): 224.
- Bock, B.C., Rand, A.S. y Burghardt, G.M. 1985. Seasonal migration and nesting site fidelity in the green iguana. Pp. 435-443. In: M.A. Rankin, ed. Migration: Mechanisms and Adaptive Significance. University of Texas Marine Science Institute, Port Aransas, Texas, USA.
- Bock, B.C. y McCracken, G.F. 1988. Genetic structure and variability in the green iguana (*Iguana iguana*). Journal of Herpetology 22(3): 314-320.
- Bock, B.C. y Rand, A.S. 1989. Factors influencing nesting synchrony and hatching success at a green iguana nesting aggregation in Panama. Copeia 1989(4): 978-986.
- Bock, B.C., Rand, A.S. y Burghardt, G.M. 1989. Nesting season movements of female green iguanas (*Iguana iguana*) in Panama. Copeia 1989(1): 214-216.
- Bock, B.C., Páez, V.P. y Rand, A.S. 1998. Temperaturas del suelo atípicas en áreas comunales de anidación de la iguana verde (*Iguana iguana*) en Colombia y Panamá. Crónica Forestal y del Medio Ambiente No. 13: 55-70.
- Burghardt, G.M. 1977. Of iguanas and dinosaurs: social behavior and communication in neonate reptiles. American Zoologist 17(1): 177-190.
- Burghardt, G.M. 2004. Iguana research: looking back and looking ahead. Pp. 1-6. In: A.C. Alberts, R.L. Carter, W.K. Hayes, and E.P. Martins, eds. Iguanas: Biology and Conservation. University of California Press, Berkeley, California, USA.

Burghardt, G.M, Greene, H.W. y Rand, A.S. 1977. Social behavior in hatchling green iguanas: life at a reptile rookery. *Science* 195(4279): 689-691.

Burghardt, G.M. y Rand, A.S. 1985. Group size and growth rate in hatchling green iguanas (*Iguana iguana*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18(2): 101-104.

Burghardt, G.M., Allen, B.A. y Frank, H. 1986. Exploratory tongue flicking by green iguanas in laboratory and field. Pp. 305-321. *In*: D. Duvall, D. Muller-Schwarze, y R.M. Silverstein, eds. *Chemical Signals and Vertebrates*, Vol. 4. Plenum Press, New York, New York, USA.

Campos, Z., Leuchtenberger, O., Desbiez, A.L.J. y Mourao, G. 2011. *Iguana iguana* (Green iguana). Coprophagy. *Herpetological Review* 42(4): 604-605.

Campos, Z. y Desbiez, A.L.J. 2013. Structure of size and reproduction of green iguanas (*Iguana iguana*) in the Brazilian Pantanal. *IRCF Reptiles and Amphibians* 20(2): 53-56.

Campos, Z., Desbiez, A.L.J., Alvarez, J.M. y Santos, S.A. 2014. Using micro-histology and an image-based identification tool to study the diet of *Iguana iguana* (Linnaeus, 1758). *Herpetozoa* 26(3/4): 200-203.

Casas Andreu, G. y Valenzuela López, G. 1984. Observaciones sobre los ciclos reproductivos de *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (Reptilia: Iguanidae) en Chamela, Jalisco. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México*, 55, Serie de Zoología 2: 253-262.

Cohn, J.P. 1989. Iguana conservation and economic development: an iguana population and market are revitalized. *Bioscience* 39(6): 359-363.

Conrad, J.L. y Norell, M.A. 2010. Cranial autapomorphies in two species of *Iguana* (Iguanidae: Squamata). *Journal of Herpetology* 44(2): 307-312.

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

Drummond, H. 1983. Adaptiveness of island nest-sites of green iguanas and slider turtles. *Copeia* 1983(2): 529-530.

Drummond, H. y Burghardt, G.M. 1982. Orientation in dispersing hatchling green iguanas, *Iguana iguana*. Pp. 271-291. In: G.M. Burghardt y A.S. Rand, eds. Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA.

Drummond, H. y Burghardt, G.M. 1983. Nocturnal and diurnal nest emergence in green iguanas. *Journal of Herpetology* 17(3): 290-292.

Dugan, B.A. 1982a. The mating behavior of the green iguana, *Iguana iguana*. Pp. 320-341. In: G.M. Burghardt y A.S. Rand, eds. Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA.

Dugan, B. 1982b. A field study of the headbob displays of male green iguanas (*Iguana iguana*): variation in form and context. *Animal Behaviour* 30(2): 327-338.

Dugan, B.A., Rand, A.S., Burghardt, G.M. y Bock, B.C. 1981. Interactions between nesting crocodiles and iguanas. *Journal of Herpetology* 15(4): 409-414.

Eilers, K., Koops, W., Udo, H., Van Keulen, H. y Noordhuizen, J. 2002. Analysis of *Iguana iguana* farming systems in Nicaragua, Costa Rica, and Panama. *Interciencia* 27(11): 599-606.

Engeman, R.M., Sweet, E.M. y Smith, H.T. 2005. *Iguana iguana* (green iguana). Predation. *Herpetological Review* 36(3): 320.

Escobar, R.A., Besier, E. y Hayes, W.K. 2010. Evaluating headstarting as a management tool: post-release success of green iguanas (*Iguana iguana*) in Costa Rica. *International Journal of Biodiversity and Conservation* 2(8): 204-214.

Etheridge, R.E. 1982. Checklist of the iguanine and Malagasy iguanid lizards. Pp. 7-37. In: G.M. Burghardt y A.S. Rand, eds. Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA.

Falcón, W., Ackerman, J.D., Recart, W. y Daehler, C.C. 2013. Biology and impacts of Pacific island invasive species. 10. *Iguana iguana*, the green iguana (Squamata: Iguanidae). *Pacific Science* 67(2): 157-186.

Ferreira, A., Laura, I.A. y Dolder, H. 2002. Reproductive cycle of male green iguanas *Iguana iguana* (Reptilia: Sauria: Iguanidae) in the Pantanal region of Brazil. *Brazilian Journal of Morphological Sciences* 19(1): 23-28.

- Fitch, H.S. y Henderson, R.W. 1977. Age and sex differences, reproduction, and conservation of *Iguana iguana*. Milwaukee Public Museum Contributions to Biology and Geology No. 13: 1-21.
- Fitch, H.S., Henderson, R.W. y Hillis, D.M. 1982. Exploitation of iguanas in Central America. Pp. 397-416. *In*: G.M. Burghardt y A.S. Rand, eds. Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA.
- García-Quijano, C.G., Carlo, T.A. y Arce-Nazario, J.A. 2011. Human ecology of a species introduction: interactions between humans and introduced green iguanas in a Puerto Rican urban estuary. *Human Organization* 70(2): 164-178.
- Gómez-Carrasquillo, J.E., Pérez-Reyes, O., Hernández-García, P. y Thomas, R. 2006. General diet of the exotic species *Iguana iguana* on north Puerto Rican mangrove. *Integrated and Comparative Biology* 46(Suppl 1): e198.
- Govender, Y., Muñoz, M.C., Ramírez Camejo, L.A., Puente-Rolón, A.R., Cuevas, E. y Sternberg, L. 2012. An isotopic study of diet and muscles of the green iguana (*Iguana iguana*) in Puerto Rico. *Journal of Herpetology* 46(2): 167-170.
- Greene, H.W., Burghardt, G.M., Dugan, B.A. y Rand, A.S. 1978. Predation and the defensive behavior of green iguanas (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology* 12(2): 169-176.
- Haller, E.C.P. y Rodrigues, M.T. 2005. *Iguana iguana* (Green Iguana). Nests and nesting. *Herpetological Review* 36(3): 319-320.
- Harris, D.M. 1982. The phenology, growth, and survival of the green iguana, *Iguana iguana*, in northern Colombia. Pp. 150-161. *In*: G.M. Burghardt y A.S. Rand, eds. Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA.
- Hazlett, B.A. 1980. Temporal pattern of the assertion display of the lizard *Iguana iguana*. *Herpetologica* 36(3): 221-224.
- Henderson, R.W. 1974. Aspects of the ecology of the juvenile common iguana (*Iguana iguana*). *Herpetologica* 30(4): 327-332.

- Hirth, H.F. 1963. Some aspects of the natural history of *Iguana iguana* on a tropical strand. *Ecology* 44(3): 613-615.
- Hollingsworth, B.D. 2004. The evolution of iguanas: an overview of relationships and a checklist of species. Pp. 19-44. *In*: A.C. Alberts, R.L. Carter, W.K. Hayes, y E.P. Martins, eds. *Iguanas: Biology and Conservation*. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- ITWG (Iguana Taxonomy Working Group). 2011. *Iguanas of the World (Iguanidae: Iguaninae)*. Version 2011.2. IUCN SSC Iguana Specialist Group. Gland, Switzerland.
- Iverson, J.B. 1982. Adaptations to herbivory in iguanine lizards. Pp. 60-76. *In*: G.M. Burghardt y A.S. Rand, eds. *Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation*. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA.
- Klein, E.H. 1982. Reproduction of the green iguana (*Iguana iguana*) in the tropical dry forest of southern Honduras. *Brenesia* 19/20: 301-310.
- Knapp, C.R. y Abarca, J.G. 2009. Effects of radio transmitter burdening on locomotor ability and survival of iguana hatchlings. *Herpetologica* 65(4): 363-372.
- Lara-López, M.S. y González-Romero, A. 2002. Alimentación de la iguana verde *Iguana iguana* (Squamata: Iguanidae) en La Mancha, Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana* 85: 139-152.
- Lazell, J.D., Jr. 1973. The lizard genus *Iguana* in the Lesser Antilles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 145: 1-28.
- Licht, P. y Moberly, W.R. 1965. Thermal requirements for embryonic development in the tropical lizard *Iguana iguana*. *Copeia* 1965(4): 515-517.
- Loftin, H. y Tyson, E.L. 1965. Iguanas as carrion eaters. *Copeia* 1965(4): 515.
- López-Torres, A.L., Claudio-Hernández, H.J., Rodríguez-Gómez, C.A., Longo, A.V. and Joglar, R.L. 2011. Green iguanas (*Iguana iguana*) in Puerto Rico: is it time for management? *Biological Invasions* 14(1): 35-45.
- Malone, C.L., Wheeler, T.C., Davis, S.K. y Taylor, J.F. 2000. Biogeography and systematic of the Caribbean rock iguana (*Cyclura*): implications for conservation and insights into the

biogeographic history of the West Indies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17(2): 269-279.

Malone, C.L. y Davis, S.K. 2004. Genetic contributions to Caribbean iguana conservation. Pp. 45-57. *In*: A.C. Alberts, R.L. Carter, W.K. Hayes, y E.P. Martins, eds. *Iguanas: Biology and Conservation*. University of California Press, Berkeley, California, USA.

Mazerolle, M.J., Bailey, L.L., Kendall, W.K., Royle, J.A., Converse, S.J. y Nichols, J.D. 2007. Making a great leap forward: accounting for detectability in herpetological field studies. *Journal of Herpetology* 41(4): 672-689.

McBee, R.H. y McBee, V.H. 1982. The hindgut fermentation in the green iguana, *Iguana iguana*. Pp. 77-83. *In*: G.M. Burghardt y A.S. Rand, eds. *Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation*. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA.

McGinnis, S.M. y Brown, C.W. 1966. Thermal behavior of the green iguana, *Iguana iguana*. *Herpetologica* 22(3): 189-199.

Meshaka, W.E., Jr., Smith, H.T., Golden, E., Moore, J.A., Fitchett, S., Cowan, E.M., Engeman, R.M., Sekscienski, S.R. y Cress, H.L. 2007. Green iguanas (*Iguana iguana*): the unintended consequence of sound wildlife management practices in a south Florida park. *Herpetological Conservation and Biology* 2(2): 149-156.

Miller, T.J. 1987. Artificial incubation of eggs of the green iguana (*Iguana iguana*). *Zoo Biology* 6(3): 225-236.

Montgomery, G.G., Rand, A.S. y Sundquist, M.E. 1973. Post-nesting movements of iguanas from a nesting aggregation. *Copeia* 1973(3): 620-622.

Mora B., J.M.I. 1987. Predation by *Loxocemus bicolor* on the eggs of *Ctenosaura similis* and *Iguana iguana*. *Journal of Herpetology* 21(4): 334-335.

Mora, J.M. 1991. Comparative grouping behavior of juvenile ctenosaurs and iguanas. *Journal of Herpetology* 25(2): 244-246.

Morales-Mávil, J.E., Vogt, R.C. y Gadsden-Esparza, H. 2007. Desplazamientos de la iguana verde, *Iguana iguana* (Squamata: Iguanidae) durante la estación seca en La Palma, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 55(2): 709-715.

- Müller, H.V. 1968. Untersuchungen über wachstum und altersverteilung einer population des grünen leguans *Iguana iguana iguana* L. (Reptilia: Iguanidae). Mitteilungen aus dem Instituto Colombo-Alemán de Investigaciones Científicas Punta de Betín 2: 57-65.
- Müller, H.V. 1972. Ökologische und ethologische studien an *Iguana iguana* L. (Reptilia: Iguanidae) in Kolumbien. Zoologische Beitrage 18: 109-131.
- Muñoz, E.M., Ortega, A.M., Bock, B.C. y Páez, V.P. 2003. Demografía y ecología de anidación de la iguana verde, *Iguana iguana* (Squamata: Iguanidae), en dos poblaciones explotadas en la Depresión Momposina, Colombia. Revista de Biología Tropical 51(1): 229-240.
- Packard, M.J., Phillips, J.A. y Packard, G.C. 1992. Sources of mineral for green iguanas (*Iguana iguana*) developing in eggs exposed to different hydric environments. Copeia 1992(3): 851-858.
- Pasachnik, S.A., Carreras de León, R., Reynoso, V.H., Rupp, E., León, Y.M. y Incháustegui, S.J. 2012. Green iguana (*Iguana iguana*) in the Dominican Republic. IRCF Reptiles and Amphibians Conservation and Natural History 19(2): 1-3.
- Phillips, J.A. 1995. Does cadence of *Iguana iguana* displays facilitate individual recognition? Behavioral Ecology and Sociobiology 37(5): 337-342.
- Phillips, J.A., Garel, A., Packard, G.C. y Packard, M.J. 1990. Influence of moisture and temperature on eggs and embryos of green iguanas (*Iguana iguana*). Herpetologica 46(2): 238-244.
- Phillips, J.A., Alberts, A.C. y Pratt, N.C. 1993. Differential resource use, growth, and the ontogeny of social relationships in the green iguana. Physiology and Behavior 53(1): 81-88.
- Platt, S.G., Rainwater, T.R., Thorbjarnarson, J.B. y Hekkala, E.R. 2010. *Iguana iguana* (green iguana). Nesting. Herpetological Review 41(4): 493-494.
- Pratt, N.C., Alberts, A.C., Fulton-Medler, K.G. y Phillips, J.A. 1992. Behavioral, physiological, and morphological components of dominance and mate attraction in male green iguanas. Zoo Biology 11(3): 153-163.

- Pratt, N.C., Phillips, J.A., Alberts, A.C. y Bolda, K.S. 1994. Functional versus physiological puberty: an analysis of sexual bimaturism in the green iguana, *Iguana iguana*. *Animal Behaviour* 47(5): 1101-1114.
- Rand, A.S. 1968a. A nesting aggregation of iguanas. *Copeia* 1968(3): 552-561.
- Rand, A.S. 1968b. Desiccation rates in crocodile and iguana eggs. *Herpetologica* 24(2): 178-180.
- Rand, A.S. 1972. The temperature of iguana nests and their relation to incubation optima and to nesting sites and season. *Herpetologica* 28(3): 252-253.
- Rand, A.S. 1978. Reptilian arboreal folivores. Pp. 115-122. *In*: G.G. Montgomery, ed. *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Rand, A.S. 1984. Clutch size in *Iguana iguana* in central Panama. Pp. 115-122. *In*: R.A. Segal, L.E. Hunt, J.I. Knight, L. Malaret, y N.L. Zuschlag, eds. *Vertebrate Ecology and Systematics*. University of Kansas Museum of Natural History, Lawrence, Kansas, USA.
- Rand, A.S. y Robinson, M.H. 1969. Predation on iguana nests. *Herpetologica* 25(3): 172-174.
- Rand, A.S. y Rand, W.M. 1978. Display and dispute settlement in nesting iguanas. Pp. 245-251. *In*: N. Greenberg y P.D. MacLean, eds. *Behavior and Neurology of Lizards: An Interdisciplinary Colloquium*. National Institute of Mental Health, Rockville, Maryland, USA.
- Rand, A.S. y Dugan, B.A. 1980. Iguana egg mortality within the nest. *Copeia* 1980(3): 531-534.
- Rand, A.S. y Greene, H.W. 1982. Latitude and climate in the phenology of reproduction in the green iguana. Pp. 142-149. *In*: G.M. Burghardt y A.S. Rand, eds. *Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation*. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA.
- Rand, A.S. y Dugan, B.A. 1983. Structure of complex iguana nests. *Copeia* 1983(3): 705-711.
- Rand, A.S., Font, E., Ramos, D., Werner, D.I. y Bock, B.C. 1989. Home range in green iguanas (*Iguana iguana*) in Panama. *Copeia* 1989(1): 217-221.

- Rand, A.S., Dugan, B.A., Monteze, H. y Vianda, D. 1990. The diet of a generalized folivore: *Iguana iguana* in Panama. *Journal of Herpetology* 24(2): 211-215.
- Rand, A.S. y Bock, B.C. 1992. Size variation, growth, and survivorship in nesting green iguanas (*Iguana iguana*) in Panama. *Amphibia-Reptilia* 13(2): 147-156.
- Rand, W.M. y Rand, A.S. 1976. Agonistic behavior in nesting iguanas: a stochastic analysis of dispute settlement dominated by the minimization of energy costs. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 40(3): 279-299.
- Ribeiro-D., M. 2010. *Rhinobothryum lentiginosum* (ringed tree snake). Diet and maximum size. *Herpetological Review* 41(1): 97-98.
- Rivas, J.A. y Avila, T.M. 1996. Sex identification in juvenile green iguanas (*Iguana iguana*) by cloacal analysis. *Copeia* 1996(1): 219-221.
- Rivas, J.A. y Levín, L.E. 2004. Sexually dimorphic antipredator behavior in juvenile green iguanas: kin selection in the form of fraternal care? Pp. 119-126. *In*: A.C. Alberts, R.L. Carter, W.K. Hayes, y E.P. Martins, eds. *Iguanas: Biology and Conservation*. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Rivas, J.A., Molina, C. y Avila, T.M. 1998. *Iguana iguana* (green iguana). Juvenile predation. *Herpetological Review* 29(4): 238-239.
- Rodda, G.H. 1990. Highway madness revisited: roadkilled *Iguana iguana* in the llanos of Venezuela. *Journal of Herpetology* 24(2): 209-211.
- Rodda, G.H. 1991. Sexing *Iguana iguana*. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 26(8): 173-175.
- Rodda, G.H. 1992. The mating behavior of *Iguana iguana*. *Smithsonian Contributions to Zoology* 534: 1-40.
- Rodda, G.H. y Burghardt, G.M. 1985. *Iguana iguana* (green iguana). Terrestriality. *Herpetological Review* 16(4): 112.
- Rodda, G.H., Bock, B.C., Burghardt, G.M. y Rand, A.S. 1988. Techniques for identifying individual lizards at a distance reveal influences of handling. *Copeia* 1988(4): 905-913.

- Rodda, G.H. y Grajal, A. 1990. The nesting behavior of the green iguana, *Iguana iguana*, in the llanos of Venezuela. *Amphibia-Reptilia* 11(1): 31-39.
- Sites, J.W., Jr., Davis, S.K., Guerra, T., Iverson, J.B. y Snell, H.L. 1996. Character congruence and phylogenetic signal in molecular and morphological data sets: a case study in the living iguanas (Squamata: Iguanidae). *Molecular Biology and Evolution* 13(8): 1087-1105.
- Sexton, O.J. 1975. Black vultures feeding on iguana eggs in Panama. *American Midland Naturalist* 93(2): 463-468.
- Smith, H.T., Meshaka, W.E., Jr., Engeman, R.M., Crossett, S.M., Foley, M.E. y Bush, G. 2006. Raccoon predation as a potential limiting factor in the success of the green iguana in southern Florida. *Journal of the Kansas Herpetological Society* 20: 7-8.
- Smith, H.T., Golden, E. y Meshaka, W.E., Jr. 2007. Population density estimates for a green iguana (*Iguana iguana*) colony in a Florida state park. *Journal of the Kansas Herpetological Society* 21: 19-20.
- Stephen, C. 2006. Genetic studies update. *Iguana Specialist Group Newsletter* 8(2): 12-13.
- Stephen, C., Pasachnik, S., Reuter, A., Mosig, P., Ruyle, L. y Fitzgerald, L. 2011. Survey of Status, Trade, and Exploitation of Central American Iguanas. Report, Department of Interior, United States Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., USA.
- Stephen, C.L., Reynoso, V.H., Collett, W.S., Hasbun, C.R. y Breinholt, J.W. 2013. Geographical structure and cryptic lineages within common green iguanas, *Iguana iguana*. *Journal of Biogeography* 40(1): 50-62.
- Swanson, P.L. 1950. The iguana *Iguana iguana iguana* (L). *Herpetologica* 6(7): 187-193.
- Thomas, L., Buckland, S.T., Rexstad, E.A., Laake, J.L., Strindberg, S., Hedley, S.L., Bishop, J.R.B., Marques, T.A. y Burnham, K.P. 2010. Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of Applied Ecology* 47(1): 5-14.
- Townsend, J.H., Slapcinsky, J., Krysko, K.L., Donlan, E.M. y Golden, E.A. 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.

- Troyer, K. 1984a. Diet selection and digestion in *Iguana iguana*: the importance of age and nutrient requirements. *Oecologia* 61(2): 201-207.
- Troyer, K. 1984b. Structure and function of the digestive tract of a herbivorous lizard *Iguana iguana*. *Physiological Zoology* 57(1): 1-8.
- Troyer, K. 1984c. Behavioral acquisition of the hindgut fermentation system by hatchling *Iguana iguana*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14(3): 189-193.
- Valette, V., Filipoyá, L., Vuillaume, B., Cherbonnel, C., Risterucci, A.M., Delaunay, C., Breuil, M. y Grandjean, F. 2013. Isolation and characterization of microsatellite loci from *Iguana delicatissima* (Reptilia: Iguanidae), new perspectives for investigation of hybridization events with *Iguana iguana*. *Conservation Genetics Resources* 5(1): 173-175.
- van Devender, R.W. 1982. Growth and ecology of spiny-tailed and green iguanas in Costa Rica, with comments on the evolution of herbivory and large body size. Pp. 162-183. *In*: G.M. Burghardt and A.S. Rand, eds. *Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation*. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA.
- van Marken Lichtenbelt, W.D. 1993. Optimal foraging of a herbivorous lizard, the green iguana in a seasonal environment. *Oecologia* 95(2): 246-256.
- van Marken Lichtenbelt, W.D. y Albers, K.B. 1993. Reproductive adaptations of the green iguana on a semiarid island. *Copeia* 1993(3): 790-798.
- van Marken Lichtenbelt, W.D., Wesselingh, R.A., Vogel, J.T. y Albers, K.B.M. 1993. Energy budgets in free-living green iguanas in a seasonal environment. *Ecology* 74(4): 1157-1172.
- van Marken Lichtenbelt, W.D., Vogel, J.T. y Wesselingh, R.A. 1997. Energetic consequences of field body temperatures in the green iguana. *Ecology* 78(1): 297-307.
- Wehrle, B.A. y Guzmán, J.A. 2012. *Iguana iguana* (green iguana). Predation. *Herpetological Review* 43(1): 134.
- Weiwandt, T.A. 1982. Evolution of nesting patterns in iguanine lizards. Pp. 119-141. *In*: G.M. Burghardt y A.S. Rand, eds. *Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation*. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA.

Weldon, P.J., Dunn, B.S., McDaniel, C.A. y Werner, D.I. 1990. Lipids in the femoral gland secretions of the green iguana (*Iguana iguana*). *Comparative Biochemistry and Physiology B* 95(3): 541-543.

Werner, D.I. 1987. Manejo de la iguana verde in el bosque tropical. *Interciencia* 12(5): 226-229.

Werner, D.I. 1988. The effect of varying water potential on body weight, yolk and fat bodies in neonate green iguanas. *Copeia* 1988(2): 406-411.

Werner, D.I. 1991. The rational use of green iguanas. Pp. 181-201. *In*: J.G. Robinson y K.H. Redford, eds. *Neotropical Wildlife Use and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Werner, D.I. y Miller, T.J. 1984. Artificial nests for female green iguanas. *Herpetological Review* 15(2): 57-58.

Werner, D.I., Baker, E.M., Gonzales, E. y Sosa, I. 1987. Kinship recognition and grouping in hatchling green iguanas. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21(2): 83-89.

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

Wiens, J.J. y Hollingsworth, B.D. 2000. War of the iguanas: conflicting molecular and morphological phylogenies and long-branch attraction in iguanid lizards. *Systematic Biology* 49(1): 143-159.

Wilhoft, D.C. 1958. Observations on preferred body temperature and feeding habits of some selected tropical iguanas. *Herpetologica* 14(3): 161-164.

Zug, G.R. y Rand, A.S. 1987. Estimation of age in nesting female *Iguana iguana*: testing skeletochronology in a tropical lizard. *Amphibia-Reptilia* 8(3): 237-250.