

HABITATGEBRUIK EN TIJDSBESTEDING VAN DE GROENE LEGUAAN *IGUANA IGUANA* OP CURAÇAO

PROT. FORMULIER
: 3-4-88 OBSERVATOR: R

PLEK: hut 1
Rot 10 LEGUAAN: Disco

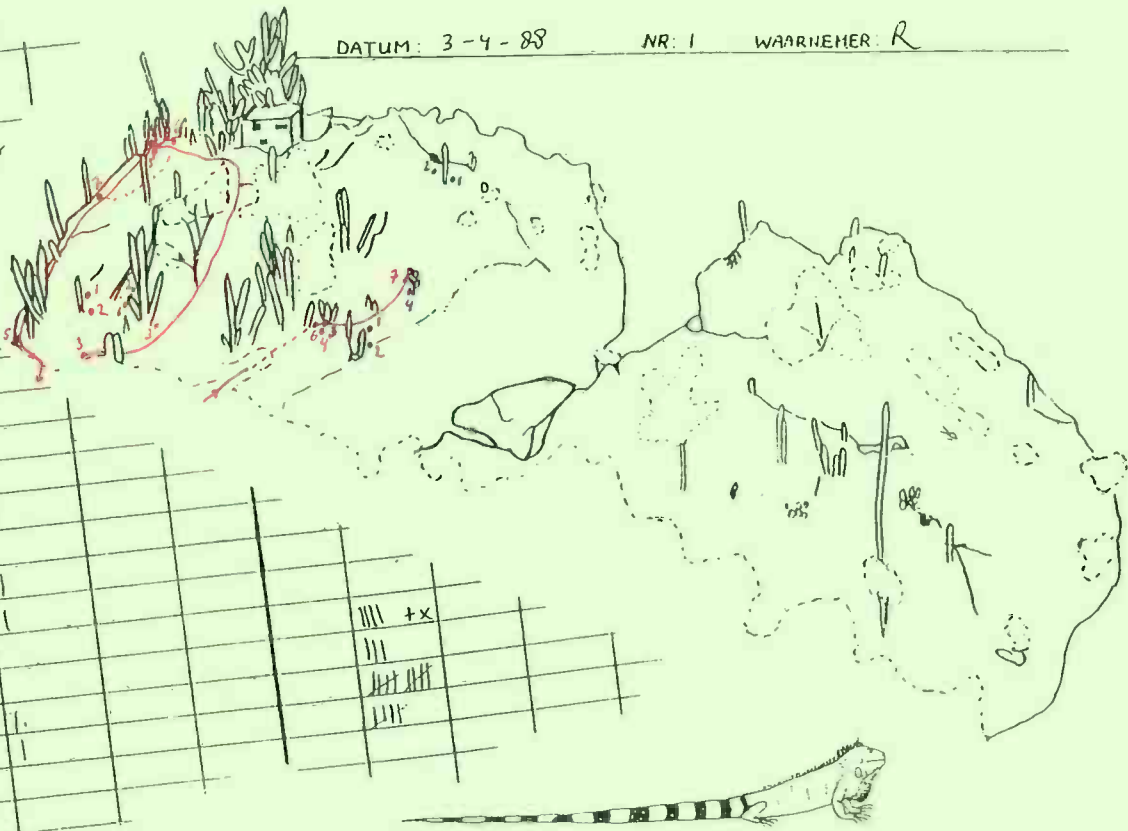
00 11 | GEDRAG
STAP BOB

DATUM: 3-4-88

NR: 1

WAARNEHER: R

12:19		
12:21	lamp no.	
12:22	12:37	
12:38	gevonden in R	
39	II	
40	III	
41		
42		
43	III II	I
44	I	
45	I	I
46	III III	I
47		
48	1/2	
49	I	I
50	I	I



Renate A. Wesselingh

D463

HABITATGEBRUIK EN TIJDSBESTEDING
VAN
DE GROENE LEGUAAN
IGUANA IGUANA
OP
CURAÇAO

Renate A. Wesselingh

augustus 1989
doktoraalverslag Dieroecologie
Rijksuniversiteit Groningen

begeleiding :
Drs. W.D. Lichtenbelt

Rijksuniversiteit Groningen
Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

VOORWOORD

Dit verslag is het resultaat van een jaar werk op Curaçao. Ik wil hierbij iedereen bedanken die er toe bijgedragen heeft dat dat jaar het waard is om herinnerd te worden. Allereerst Sticusa, die het vliegticket betaalde en een bijdrage in de verslagkosten leverde en zo alles financieel mogelijk maakte. De directie en het personeel van Carmabi voor het onderdak, het gebruik van de auto's en apparatuur en voor de gezelligheid (en de pastetjes...) rond koffietijd : masha masha danki. De andere studenten die met ons op Curaçao verbleven voor het gezelschap, de barbecues en vooral voor de prachtige duiktrips. Wouter voor de samenwerking, het gebruik van het rustoord op Santa Catarina en de heerlijke kabritu stoba en keshi yena. En natuurlijk de leguanen van de Tafelberg, over wie dit verslag gaat. Ik draag het op aan opa Wesselingh en oma Scholtes, die mijn terugkeer niet meer mochten meemaken.

INHOUD

Samenvatting	1
Inleiding	2
1 Materiaal en methoden	3
1.1 Klimaat en weer	3
1.2 Studiegebied	4
1.3 De leguanen op Curaçao	5
1.4 Veldwaarnemingen	5
1.5 Verwerking	6
1.5.1 Populatie	6
1.5.2 Terreingebruik	6
1.5.3 Tijdsbesteding	7
1.6 Statistiek	9
2 Resultaten	10
2.1 Populatie	10
2.1.1 Aantallen	10
2.1.2 Verspreiding	10
2.2 Terreingebruik	11
2.2.1 Home range	11
2.2.2 Daggebied	13
2.2.3 Intensiteit van het terreingebruik	14
2.3 Tijdsbesteding	15
2.3.1 Dagen met maaltijden	15
2.3.2 Dagen zonder maaltijden	15
2.3.3 Maaltijden	17
2.3.4 Sociaal gedrag	19
2.3.5 Dagindeling	20
3 Diskussie	22
3.1 Populatie	22
3.1.1 Dichtheid	22
3.1.2 Sexe ratio	22
3.2 Terreingebruik	22
3.2.1 Home range	22
3.2.2 Daggebied	24
3.3 Tijdsbesteding	24
Literatuur	26

SAMENVATTING

De groene leguaan (*Iguana iguana* L.) is een herbivore hagedis die op Curaçao (12°NB, 69°WL) voornamelijk op rotsen leeft. Gedurende twee jaar is er onderzoek verricht aan de groene leguaan op Curaçao. De gegevens van twee waarnemingsperiodes van ca. drie weken in 1987 en 1988 zijn gebruikt om, aan de hand van een ononderbroken reeks waarnemingen, het terrein-gebruik en de tijdsbesteding vast te leggen. Zowel de home range als het per dag gebruikte oppervlak zijn vastgesteld voor volwassen en onvolwassen dieren, en voor een aantal volwassen dieren zijn tijdbudgetten opgesteld.

Buiten de paartijd is de home range van volwassen, mannelijke leguanen tweemaal zo groot (446 tegen 241 m²), in de paartijd viermaal zo groot (422 tegen 109 m²) als die van volwassen vrouwen. Ook per dag gebruiken de mannen meer oppervlak. Onvolwassen dieren nemen een tussenpositie in. Er zijn grote verschillen tussen individuele mannen door verschillen in de aard van het terrein van de home range.

Het grootste deel van de dag wordt besteed aan zonnen of in de schaduw liggen. De resterende tijd, 0.5 tot 2 uur per dag, wordt doorgebracht met voedsel zoeken, drinken wanneer het regent, en lopen over de rots. Mannen lopen meer dan vrouwen, en benutten tijdens het voedselzoeken relatief minder tijd aan daadwerkelijk eten. Voedselzoeken kan gedurende de gehele dag waargenomen worden, maar de meeste dieren eten tussen tien uur 's ochtends en twee uur 's middags. De groene leguaan op Curaçao onderscheidt zich van de groene leguaan op het vasteland van Midden-Amerika (Panama; Dugan 1982) door kleinere lichaamsafmetingen, een veel kleinere home range en een lagere sexe ratio. Verschillen in habitat en het optreden van territorialiteit buiten de paartijd kunnen een verklaring bieden voor de verschillen in home range grootte.

INLEIDING

De groene leguaan (*Iguana iguana* L.) komt voor in Midden- en Zuid-Amerika en behoort tot de subfamilie Iguaninae, die uit vrij grote, herbivore iguanide hagedissen bestaat. Deze herbivorie maakt de Iguaninae een interessante subfamilie, daar tot een aantal jaren geleden aangenomen werd dat strikt herbivore reptielen niet zouden kunnen bestaan omdat ze een te lage verterings-efficiëntie zouden hebben om in het juveniele stadium te kunnen groeien (Hirth 1963, Pough 1973).

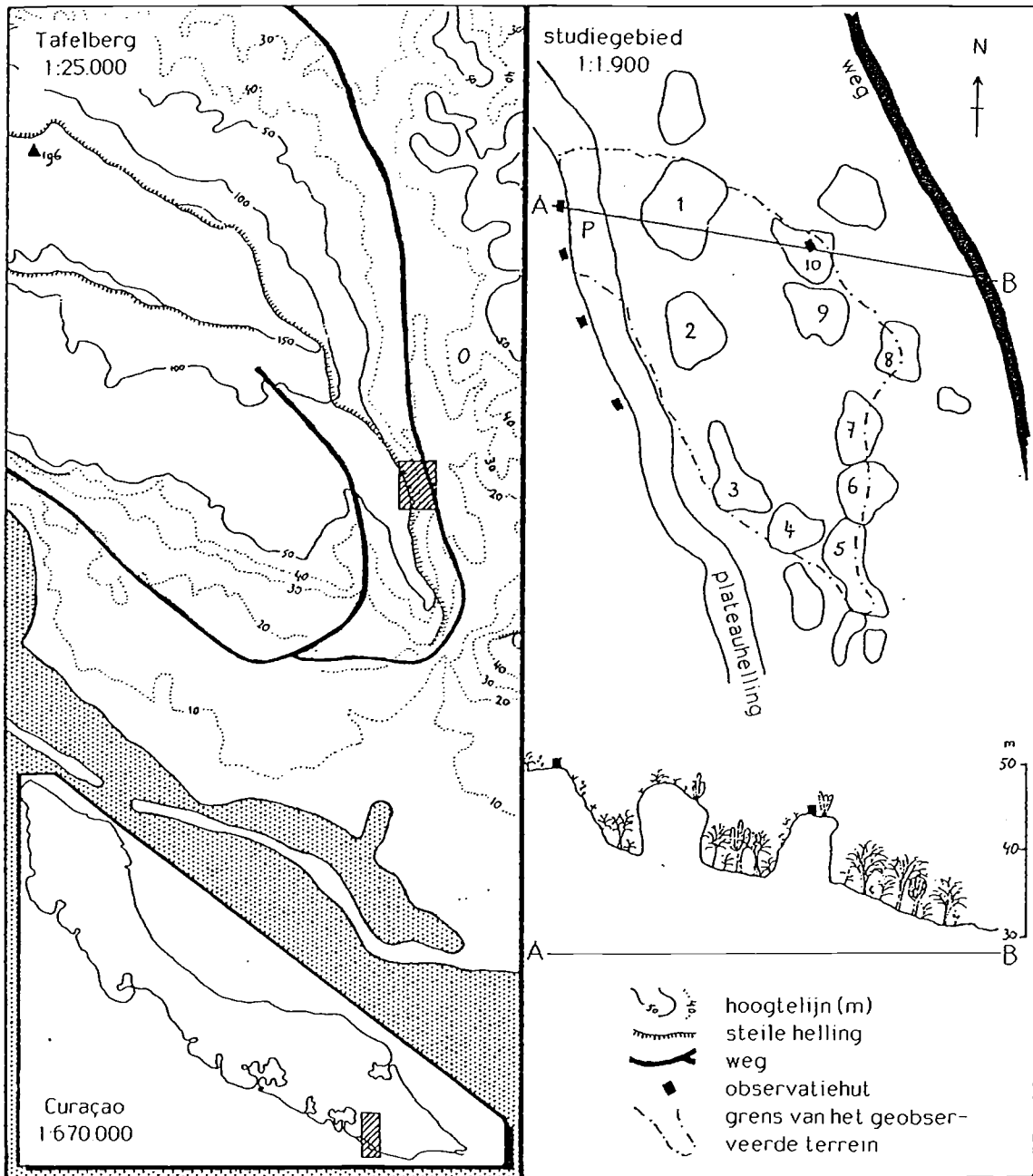
Bij hagedissen is het aandeel foerageertijd in het tijdbudget sterk afhankelijk van het voedseltype en de foerageerstrategie. Het loopt uiteen van 2-5% per etmaal (48-72 min) voor herbivoren via 12-38 % (3-9 uur) voor 'widely foraging' insektivoren tot 15-43% (3 1/2-10 1/2 uur) voor 'sit-and-wait' insektivoren (Andrews 1971, Anderson & Karasov 1981, Nagy & Shoemaker 1984). Ook de foerageerefficiëntie laat een sterk onderscheid tussen planteneters en insekteneters zien. Herbivoren krijgen bij het foerageren 9-17 maal zoveel energie binnen als ze er aan uitgeven tegen 1-2,5 maal voor insektivoren (Nagy & Shoemaker 1984). Behalve op het gebruik van de tijd heeft de herbivorie een grote invloed op de sociale structuur in een hagedissenpopulatie en daarmee op de ruimtelijke verspreiding van individuen binnen het leefgebied van een populatie (Harestad & Bunnell 1979). Stamps (1983) vond dat tussen de verschillende soorten herbivore hagedissen grote verschillen in terreingebruik en sociale structuren bestaan. Dit in tegenstelling tot insektivoren, waarbij een vrij uniform en eenvoudig systeem te herkennen valt. De home range van een insektivoor weerspiegelt dan ook in veel sterkere mate de 'food requirements', het is de oppervlakte die voor het diet voldoende voedsel levert. De verdeling en beschikbaarheid van plantbiomassa is doorgaans ongelijkmatig en onvoorspelbaar. Dit maakt dat het voor een herbivoor niet haalbaar is om een voedselterritorium te verdedigen (Stamps 1977, Dugan 1982) en leidt tot het ontstaan van complexere sociale structuren dan het voedselterritoriumsysteem bij insektivoren. Troyer (1984) suggereert dat de overdracht van de voor een efficiënte vertering van plantaardig materiaal noodzakelijke darmflora door middel van verse faeces tot het ontstaan van sociaal gedrag bij herbivore reptielen geleid kan hebben.

Doel van dit onderzoek is het kwantificeren van het gebruik van tijd en ruimte door de groene leguaan *Iguana iguana*, om een vergelijking te kunnen maken tussen sexen en seizoenen. De studie vond plaats op Curaçao, Nederlandse Antillen (12°NB, 69°WL). Het biotoop van de groene leguaan op de Antillen wijkt af van het biotoop waarin *Iguana iguana* doorgaans op het vasteland van Midden- en Zuid-Amerika aangetroffen wordt (Dugan 1982), doordat het klimaat semi-aride is. De dieren leven, net als in de drogere gebieden van het vasteland, niet uitsluitend in bomen, maar op rotsen. Verder zijn de leguanen aanmerkelijk kleiner dan hun soortgenoten op het vasteland (Bakhuis 1982). Deze studie is een onderdeel van een promotieonderzoek naar de energiehuishouding van de groene leguaan.

1 MATERIAAL EN METHODEN

1.1 Klimaat en weer

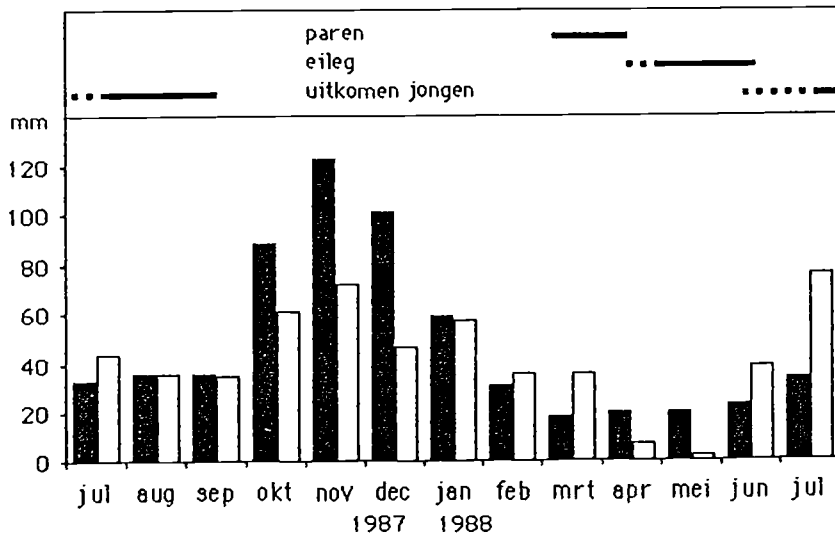
Het klimaat op de Benedenwindse Eilanden is semi-aride. De luchttemperatuur over een etmaal is 26-31°C. Er valt gemiddeld zo'n 580 mm regen per jaar, maar er bestaan grote verschillen tussen jaren. De meeste regen valt in de periode oktober-januari. Door de passaatstroming staat



Figuur 1. Het studiegebied (rechts) en het gebied rond de Tafelberg (links) met, gearceerd, het studiegebied. In de inzet de ligging van de Tafelberg op Curaçao. De tekening rechts onderaan geeft een schematische dwarsdoorsnede van het studiegebied langs de lijn A - B.

er vrijwel altijd een sterke oostelijke wind.

In de maanden november 1987 – januari 1988 regende het zeer weinig (figuur 2). In het studiegebied viel nauwelijks regen van betekenis. Hierdoor bleef de voor de regentijd gebruikelijke aanwezigheid van bloemen en bessen in de vegetatie achterwege. Ook de aanmaak van nieuwe bladeren lag bijna stil. De droogte hield aan in de maanden erna, al zorgden enige dagen met veel regen in februari voor een tijdelijke opleving van de vegetatie. In juni 1988 begon het pas weer echt veel te regenen.



Figuur 2. De maandelijkse normale neerslag (1905-1980) (■), de maandelijkse neerslag in 1987-1988 (□) en de reproductiecyclus van de groene leguaan op Curaçao.

1.2 Studiegebied

Het studiegebied is gelegen ten oosten van de Tafelberg (Santa Barbara), op het terrein van de Curaçaose Mijnschappij, langs de rand van een kalkplateau aan de voet van de berg (figuur 1). Deze plateauwand vormt de westelijke afscheiding van het gebied. Naar het oosten toe wordt het hellende terrein begrensd door een zandweg die op 100 meter afstand van en evenwijdig aan het plateau loopt. De strook tussen het kalkplateau en de weg onderscheidt zich van het terrein aan de andere kant van de weg door de aanwezigheid van kalkrotspartijen die tot tien meter hoog en enkele tientallen meters in omtrek kunnen zijn. De vegetatie tussen de rotsen is dichter, hoger opgaand en door de afwisseling van kalk- en vulkanisch gesteente gevarieerder. *Acacia tortuosa*, *Caesalpinia coriaria*, *Bourreria succulenta* en *Haematoxylon brasiletto* behoren tot de meest voorkomende bomen en struiken.

Het gebied heeft, berekend aan de hand van een luchtfoto ($\pm 1:1900$) en een stafkaart (1:25.000) een oppervlakte van ongeveer 6380 m². Hiervan wordt 2468 m² (38.7 %) ingenomen door rotsen of rotshellingen die boven de vegetatie uitsteken. Omdat de leguanen ook de zijwanden van de rotsen benutten is het door de dieren gebruikte rotsoppervlak wat groter: 2733 m², 41.1 % van de totaal bruikbare oppervlakte.

In tabel 1 staat een overzicht van de rotsen en de oppervlakten van de verschillende zijden,

ingedeeld in kompasrichtingen. Rotsen met alleen "bovenop" zijn niet gekorrigeerd voor het gebruik door de leguanen. Rots 1 is verreweg de grootste rots.

Tabel 1. De verdeling van het rotsoppervlak over de rotsen in het studiegebied (in m²). De cijfers corresponderen met de rotsen in figuur 1.

	P	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
bovenop		476	258	161	133	209	133	71	92		27
hellingen:											
noord		100								13	
oost	262	117		80							
zuid		51								92	6
west		147						91		60	115
totaal	262	891	258	241	133	209	133	162	92	203	148

1.3 De leguanen op Curaçao

Leguanen, vooral volwassen dieren, zijn individueel herkenbaar aan lichaamskenmerken als staartstrepen, littekens en kamconfiguratie. De mannen onderscheiden zich in het veld van de vrouwen door hogere kammen, een hoger lichaam en een zwaarder gebouwde kop. Het belangrijkste onderscheid, dat alleen in de hand waar te nemen is, zijn de femoraalporen, die bij de mannen veel groter zijn. Volwassen mannen wegen tussen 770 g en 1200 g. De gewichten van volwassen vrouwen liggen in dezelfde range, met een maximum van 1060 g. De dieren zijn op lengte in drie leeftijdsclassen onderverdeeld: SVL (snout-vent-length = neus-cloaca-lengte) >25 cm : adult, SVL 20-25 cm : subadult, <20 cm : yearling. Hatchlings (7-15 cm) werden slechts incidenteel waargenomen.

Voor het vangen werd 's middags gekeken wat de exakte plaats was waar een dier ging slapen. Wanneer het donker was werd het dier op de slaapplek met de hand gepakt. De gevangen dieren werden direkt met een veerunster op 5 gram nauwkeurig gewogen. De SVL en de staartlengte werden tot op 1 mm nauwkeurig gemeten, en de bovengenoemde lichaamskenmerken werden genoteerd. Een kleurkode van twee kralen werd met behulp van nylondraad, dat door de huid onder de nekkammen werd gestoken, aan weerszijden van de nekkammen bevestigd. Ook kreeg het dier een brandmerk. Wanneer er geen andere handelingen op uitgevoerd hoefden te worden, werden de dieren dezelfde nacht weer losgelaten, op dezelfde rots als waarop ze gevangen waren. De leguanen brengen het grootste deel van de dag door op de rots, meestal liggend in de zon. Er wordt gegeten van kruiden en struikjes op de rotsen en van de vegetatie tussen de rotsen, waarvoor de dier de rots afdalen en meestal zonder op de grond te komen in de bomen klimmen. Bij zonsondergang, soms eerder, zoeken de dieren een slaapplek op. Dit kan een hol, een beschutte plek of een struik op de rots zijn. Er wordt zeer zelden in de vegetatie tussen de rotsen overnacht.

1.4 Veldwaarnemingen

Vanuit vijf schuilhutten (zie figuur 1) werden de leguanen door tenminste twee waarnemers met behulp van verrekijkers en telescopen geobserveerd. De waarnemers stonden met walkietalkies met elkaar in contact, zodat wanneer een dier voor de ene waarnemer uit het zicht verdween, een ander snel gewaarschuwd kon worden om het werk over te nemen. Het veldwerk

vond plaats van november 1986 tot en met april 1988. De in dit onderzoek gebruikte gegevens komen uit twee perioden van elk ongeveer drie weken, te weten 18 december 1987 - 9 januari 1988 en 27 maart - 13 april 1988. In deze perioden werd elke dag van zonsop- tot zonsondergang waargenomen om van enkele dieren de gedragingen zo volledig mogelijk te registreren. De tweede veldperiode valt in de voortplantingstijd van de leguanen, die ongeveer van maart tot mei duurt (figuur 2). De twee veldperioden zullen in het vervolg resp. 'NT' (niet-paartijd) en 'PT' (paartijd) genoemd worden.

Van een aantal dieren werden protocollen gemaakt. Om de vijf minuten werd genoteerd :

- of het dier van plaats veranderd was. Elke verandering werd op een gedetailleerde kaart van de betreffende rots ingetekend;
- welke andere leguanen zich binnen een straal van drie meter van het gevolgde dier bevonden. Dit waren de 'maten';
- waarmee het dier op dat moment bezig was wanneer het niet stil zat (bv. interacties, lopen, drinken, eten).

Van interacties werden tijdstip en afloop opgeschreven. Maaltijden werden met behulp van een kassetrekorder continu geregistreerd en later uitgewerkt in aantallen happen en stappen per minuut. Indien mogelijk werd de relatieve grootte van de happen (ten opzichte van de bek van het dier), het type en het aantal items (bloemen, bladeren, bessen) per hap en de plantesoort ingesproken. Van alle gegeten plantesoorten is het drogestofgehalte en de hapgrootte bepaald, zodat ook de totale opname tijdens een maaltijd berekend kon worden. Ook tijdens maaltijden werden interacties en andere bijzonderheden geregistreerd.

Naast de vijf-minuut-waarnemingen werden, doorgaans om het halfuur, rondes gedaan. Van alle zichtbare leguanen op een rots werd dan de identiteit genoteerd en de positie ingetekend. De rotsen 1, 3, 7, 9, en 10 zijn hierbij het vaakst geobserveerd. Voor de overige rotsen waren de rondes onregelmatiger, meestal enkele malen per dag.

1.5 Verwerking

1.5.1 Populatie

Voor de populatieschatting is zowel van de rondes als van de vijf-minuut-observaties gebruik gemaakt. Aan de hand van de individuele kenmerken van de dieren is per periode vastgesteld hoeveel verschillende individuen zijn waargenomen in de verschillende leeftijdsklassen. Deze methode geeft een minimumaantal; een waarneming waarvan niet met zekerheid kon worden vastgesteld of het een nieuw dier dan wel een reeds genoteerde betrof werd niet opgenomen als 'verschillend'.

1.5.2 Terreingebruik

Voor het bepalen van de home range van een aantal dieren in het studiegebied is gebruik gemaakt van de vijf-minuut-observaties en de waarnemingen in de rondes. Foto's van de gebruikte wanden van een rots vanuit een zo loodrecht mogelijk gezichtspunt dienden als basis voor gedetailleerde kaarten. Daarop werden per individu per complete dag (elk halfuur tenminste één waarneming) en voor een hele periode de punten waarop het werd waargenomen verzameld. Deze punten bepaalden samen een konvexe polygoon (Rose 1982), waarvan de oppervlakte door middel van uitknippen en wegen bepaald is. Voor het tekenen van de polygoon zijn de volgende regels aangehouden:

- voor elke rotswand wordt apart een polygoon getekend;
- de grens van een rotswand tussen twee oversteekplaatsen naar andere wanden of de vegetatie komt in plaats van de rechte lijn tussen twee oversteekpunten, mits beiden aan dezelfde wand grenzen;
- wanneer van een dier de bewegingen continu gevolgd zijn geldt de grens van een rotswand als de grens van de polygoon als het dier op minder dan een meter evenwijdig aan de grens van die wand gelopen heeft.

Voor de vegetatie is op gelijke wijze de range bepaald aan de hand van een vegetatiekaart, waarop afzonderlijke bomen en struiken of groepen van struiken van dezelfde soort ingetekend waren.

De schaal van de rotskaarten varieerde van 1:90 tot 1:200, de vegetatiekaart was

oorspronkelijk 1:500 en is later uitvergroot naar 1:200. Voor het wegen is een analytische balans gebruikt, waarmee de gewichten tot op 0.0001 gram nauwkeurig te bepalen waren.

Zowel per complete dag (daggebied) als per gehele waarnemingsperiode (de echte home range) zijn gebruikte oppervlaktes uitgerekend. Het daggebied is later per dier gemiddeld, waarbij het minimum aantal dagen voor volwassen dieren 5 is. Van de onvolwassen dieren is het aantal 1 tot 3. Het minimum aantal dagen voor de echte home range is 5.

1.5.3 Tijdsbesteding

Van beide waarnemingsperiodes is voor vier dieren, twee mannen en twee vrouwen (tabel 2), een aantal tijdbudgetten opgesteld. Als basis hiervoor dienden de vijf-minuut-observaties en de 1-minuut-registraties van de maaltijden.

Tabel 2. Snout-vent-length en gewichten voor en na de waarnemingsperiodes van de dieren waarvan tijdbudgetten opgesteld zijn. Een ontbrekende waarde geeft aan dat het dier niet gevangen werd. 'rots' is het nummer van de woonrots van het dier in die periode (figuur 1).

periode	dier	rots	sexe	SVL (cm)	M voor (g)	M na (g)
NT	1-2	1	f	28.6	928.0	854.5
	3-1	3	f	29.9	1038.5	1010.0
	2a6	1	m			
	Disco	9	m	31.0	1034.5	985.5
PT	1-2	1	f	28.5	798.5	
	Lb	7	f	27.3	826.5	740.0
	2a6	1	m	27.8	735.0	655.0
	Disco	10	m	30.5	878.0	751.0

De onderscheiden activiteiten zijn:

- RUSTEN minder dan 1 meter van de slaappleats verwijderd in de schaduw liggen, dit kan 's ochtends bij de slaappleats van de voorgaande nacht zijn en 's middags bij wat de slaappleats van de komende nacht zal gaan worden. Ook het verblijf in een hol, op wat voor tijd van de dag ook, is hierbij gerekend.
- ZONNEN al het stilzitten op de rots dat niet aan rusten of aan specifieke gedragingen als drinken, sociaal gedrag enz. kan worden toegekend. Deze post bevat dus niet alleen het actieve thermoreguleren (dat niet altijd als zodanig herkenbaar is), maar ook 'nietsdoen' en in de schaduw zitten.

- DRINKEN het oplikken van water van rots en vegetatie wanneer het juist geregend heeft.
- VOEDSELZOEKEN verplaatsingen op de rots en in de vegetatie vlak voor en na maaltijden, en foerageren, het nuttigen van een 'maaltijd', meer dan vijftien happen van een plant in de vegetatie of op de rots. De duur van een maaltijd is de tijd die verstreken is tussen de eerste en de laatste hap, tenzij er langer dan een half uur geen happen worden genomen. In zo'n geval zijn er twee maaltijden geweest. Minder dan vijftien happen van een plantje op de rots heet 'snack'.
- TRANSPORT verplaatsingen op de rots tijdens zonnen en van of naar een slaapplek. Het lopen met als doel eten is hiervan apart gehouden.
- PARING geslaagde kopulaties en pogingen daartoe, waarbij een man een vrouw kopwippend ('vibratory head-nodding', Distel & Veazey 1982) nadert, maar de vrouw uitwijkt. Er vond in de waarnemingsperiode één geslaagde paring plaats.
- INTERAKTIE is onderverdeeld in een vijftal typen interacties, te weten 'plekinname' (een leguaan loopt op een ander af, die schuift een eindje op), 'plekinname met achtervolging' (de aankomende leguaan loopt verder door, achter de opschuivende leguaan aan), 'achtervolging' (de aanvaller rent met hoge snelheid achter een ander aan), 'bobsessie' (twee dieren bobben ('stereotyped head-nodding', Distel & Veazey 1982) over en weer, waarbij ze elkaar afwisselend langzaam benaderen en ontwijken, en er lateraal vertoon plaatsvindt) en 'gevecht' (de dieren bijten en slaan elkaar met de staart).

Van elke vijf minuten werd aan de hand van de protokolgegevens bepaald wat het dier gedaan had en hoeveel tijd in de verschillende activiteiten gestoken was.

Berekening van de duur van de activiteiten

Die activiteiten waarbij het dier zich verplaatst (mogelijk bij alle activiteiten behalve rusten en zonnen) zijn gedeeld in een actief en een passief deel. De duur van het actieve deel werd bepaald door de afstand die daarbij afgelegd werd. Hiervoor is van één dier (2a6) een groot aantal malen geregistreerd hoe lang een loopbout duurde, hoeveel stappen het dier nam, welke afstand het dier aflegde en hoe lang het dier stilzat alvorens weer te gaan lopen (rustbout). De gemiddelde afstand die het dier per loopbout aflegde was 1.44 ± 0.08 meter ($\bar{x} \pm \text{SEM}$, $n=111$), oftewel 5.67 ± 0.40 stappen. Dit duurde 9.94 ± 0.58 seconden. De gemiddelde rustbout duurde 36.65 ± 2.12 seconden ($n=74$). De relatie tussen de duur van een loopbout en de afgelegde afstand was: $\text{duur} = 4.7989 * \text{afstand} + 3.0195$ ($n=111$, $R^2=.443$, $p=.0001$). De relatie tussen de loopboutduur en de rustboutduur was: $\text{rustbout} = 1.116 * \text{duur} + 25.8081$ ($n=74$, $R^2=.284$, $p=.0142$). Deze gegevens zijn gebruikt om bij een gegeven afgelegde afstand de duur van het actieve deel en de totale duur van de rustbouts te bepalen. De afstand werd opgedeeld in een aantal stukken van 1.5 meter en een rest van minder dan 1.5 meter. Voor elke 1.5 meter werd de duur met 10.22 seconden (berekend uit de relatie afstand-duur) opgehoogd en de rustboutduur met 38 seconden (berekend uit de relatie rustbout-duur en naar gehele seconden afgerond). De duur van de rest werd met de relatie afstand-duur berekend en kreeg geen rustbout. De lengte van het passieve deel werd bepaald door de duur van de loopbout en de rustbout van de totale duur van de activiteit af te trekken. Deze totale duur was meestal vijf minuten, maar ook wel minder als er meer activiteiten in een vijf-minuut-periode plaatsvonden. Over de duur van actieve delen van bv. interacties die niet met normale loopsnelheid worden uitgevoerd, zoals achtervolgingen, en van het lopen in de vegetatie waren geen veldgegevens

beschikbaar. Het lopen in de vegetatie is daarom berekend als het lopen op de rots, maar met stappen in plaats van meters en zonder rustbouts (relatie stap-duur : duur = $1.219 \cdot \text{stap} + 3.0293$; $n=111$, $R^2=.696$, $p=.0001$). De snelle interacties werden volgens de relatie afstand-duur berekend, maar de resulterende duur werd gehalveerd. Ook hierbij waren geen rustbouts. Deze berekeningswijze is een schatting die niet aan de werkelijkheid getoetst kon worden, maar aangezien de interacties slechts een zeer klein deel van het totale budget uitmaken zal het effect van een eventuele fout klein zijn.

Bij elke activiteit is opgenomen of het dier alleen of in gezelschap van andere leguanen was en zo ja, van welke leeftijdsklasse en/of sexe dit gezelschap was.

Van een volledig ingevulde dag werd voor elke activiteit bepaald hoeveel tijd eraan besteed was. Deze gegevens werden voor per sexe en waarnemingsperiode gemiddeld, waarbij als criterium gold dat van tenminste 85 % van de zon-dag (die duurt van een half uur na zonsopgang, het tijdstip waarop de rotsen voor het eerst door de zon beschenen werden, tot zonsondergang) de activiteiten van het dier bij de waarnemer bekend waren.

1.6 Statistiek

Verschillen tussen perioden en sexen in terreingebruik en in onderdelen van het tijdbudget zijn steeds eenzijdig getoetst met de Student-t-toets, met overschrijdingskans $\alpha=0.05$. Home ranges en daggebieden zijn log-getransformeerd voor de toetsingen. Percentages zijn eerst omgezet naar $\arcsin\sqrt{p}$, waarbij p het percentage is, uitgedrukt als fraktie (Karasov & Anderson 1984). Toetsingen zijn alleen uitgevoerd wanneer de n van beide steekproeven groter dan twee was.

2 RESULTATEN

2.1 Populatie

2.1.1 Aantallen

In NT (de niet-paartijd) bestond de populatie van het studiegebied uit tenminste 12 verschillende volwassen mannen, 18 volwassen vrouwen, 15 subadulten en 12 yearlingen. Het hoogste aantal dat, voor elk van de groepen apart, op één dag waargenomen werd was respectievelijk 10, 16, 11 en 6.

De getallen van PT (de paartijd) ontlopen die van NT niet veel. 13 volwassen mannen, 16 volwassen vrouwen, 12 subadulten en ± 12 yearlingen vormden toen de populatie. De hoogste aantallen op één dag waren resp. 12, 11, 5 en 7. De totale populatie was dus ± 57 dieren in NT, waarvan 30 (53 %) volwassen, en ± 53 in PT, waarvan 29 (55 %) volwassen.

Voor de volwassen dieren is de gevolgde methode vrij betrouwbaar door de goede individuele herkenbaarheid en honkvastheid van adulte leguanen. Dit is veel minder voor subadulten en yearlingen. Bovendien neemt de kans op het zien van een leguaan af met de grootte van het dier, omdat jonge dieren meer onder dekking van vegetatie leven. Er is dan ook slechts eenmaal een hatchling waargenomen. Deze scheve kansverdeling maakt dat het aandeel volwassen dieren in de populatie groter uitvalt dan het in werkelijkheid zal zijn.

2.1.2 Verspreiding

In tabel 3 staat een overzicht van de verdeling van de dieren, gesplitst naar leeftijd en sexe, over de rotsen. De mannen zijn in NT, in tegenstelling tot de vrouwen, zeer gelijkmatig over de rotsen verdeeld. Elke rots heeft doorgaans één man, met als uitzondering de grootste rots, rots 1. Het aantal vrouwen op een rots varieert van nul tot vijf. De verdeling van de jonge dieren (subadulten en yearlingen) weerspiegelt m.i. meer de waarnemingsintensiteit dan de werkelijke aantallen.

Tabel 3. Het aantal dieren, onderverdeeld naar leeftijd en sexe, dat op de verschillende rotsen in het studiegebied aanwezig was. M=volwassen man, F=volwassen vrouw, S=subadult, Y=yearling. Getallen gescheiden door een minteken geven minima en maxima weer bij aantallen die niet konstant waren gedurende de waarnemingsperiode. Alleen een minteken geeft aan dat er geen S of Y gezien zijn, maar dat de waarnemingsintensiteit te laag was om met zekerheid aan te nemen dat er echt geen subadulten of yearlingen op die rots voorkwamen.

	P	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
NT											
M	1	2	1	1	0-1	1	1-2	1	1	1	1
F	1	2	0	3-5	1-3	4	1	1-2	0-2	1-2	0
S	-	5	1	1	1	-	-	1	-	3	3
Y	-	5	-	1	-	-	-	1	-	1	1
PT											
M	1-2	2-3	1	1	1	1	0-1	1-3	0-1	0	1
F	2-3	2-3	0	4	1	2	0	2	0	0	2
S	2-3	3	1	-	-	-	-	1	1	1	2-3
Y	-	6	-	-	1	1	1	-	-	-	2

In PT is ten opzichte van NT niet veel veranderd. De verschillen zijn ontstaan door verhuizingen binnen het gebied, vertrek naar rotsen net buiten het gebied en de binnenkomst van enkele volwassen mannen zonder 'eigen' rots. Deze zwervende mannen zorgen er tevens voor dat de sexe ratio in PT hoger is dan in NT : de verhouding mannen-vrouwen is in NT 0.67, in PT 0.81.

2.2 Terreingebruik

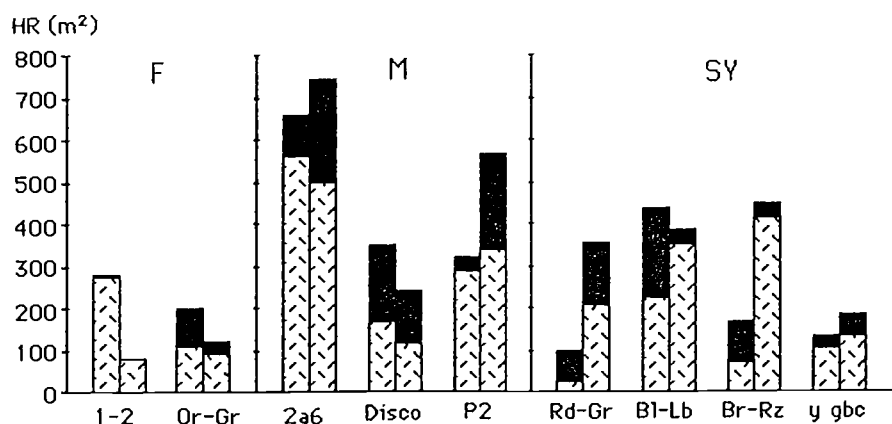
2.2.1 Home range

De oppervlakten van de home ranges van volwassen dieren lopen uiteen van 86.1 tot 745.7 m² (tabel 4 en figuur 3). Vrouwen hebben kleinere home ranges dan mannen, de maximum afmeting is 282.1 m². De gemiddelde home range van een vrouw is in NT ongeveer de helft van die van een man, in PT zelfs maar een kwart. Dit verschil is voor PT significant, zo ook het verschil met onvolwassen dieren. In de paartijd is de home range van een volwassen vrouw kleiner dan daarbuiten, het gebruikte rotsoppervlak is met zo'n 65 % teruggelopen. Het vegetatiegebruik vermindert niet significant, zodat de totale home range in PT ongeveer 45 % van die van NT bedraagt. Opvallend is de lage variatiecoëfficiënt voor totale home range in beide seizoenen. Ondanks het feit dat de vrouwen op verschillende rotsen leven (rots 1 en 9 in NT; 1, 7 en 10 in PT) liggen de afmetingen van hun home ranges zeer dicht bij elkaar.

Tabel 4. Home ranges (gemiddelde \pm SEM) van vrouwen (F), mannen (M) en onvolwassen dieren (SY). 'totaal' is de gemiddelde som van rots, vegetatie en eventueel kadushi. $vc(\text{variatiecoëfficiënt}) = 100 * sd / \bar{x}$. '*' geeft significante verschillen tussen de perioden aan, '•', 'x' en 'o' geven sign. verschillen tussen de groepen dieren aan. '•' voor F vs. M, 'x' voor F vs. SY en 'o' voor M vs. SY.

		n	home range NT (m ²)		vc	n	home range PT (m ²)		vc
F	rots	3	194.8 \pm 47.7	42	*	4	•x 69.0 \pm 12.4	36	
	vegetatie	3	45.9 \pm 24.3	92		4	• 40.4 \pm 15.8	78	
	totaal	3	240.7 \pm 24.1	17	*	4	•x 109.4 \pm 9.1	17	
M	rots	3	o 339.6 \pm 118.0	60		4	• 255.6 \pm 102.0	80	
	vegetatie	3	103.3 \pm 46.1	77		4	•o 157.5 \pm 38.0	48	
	kadushi	1	10.4			1	36.6		
	totaal	3	o 446.3 \pm 107.6	42		4	• 422.3 \pm 142.5	67	
SY	rots	7	o 136.8 \pm 34.8	67		4	x 277.5 \pm 64.7	47	
	vegetatie	7	61.2 \pm 24.5	106		4	o 58.7 \pm 18.8	64	
	kadushi	7	21.6 \pm 5.3	65		1	36.6		
	totaal	7	o 219.6 \pm 47.7	57		4	x 345.3 \pm 55.9	32	

Voor de mannen is er geen significant verschil in home range-grootte tussen de twee seizoenen. Er is veel variatie in rotsgebruik, vooral in PT. Hierdoor zit ook in de totale HR van volwassen mannen veel spreiding, de hoogste voor totale home range. Dat is ook duidelijk te zien in figuur 3. Verschillen in de grootte van de rots zullen hier waarschijnlijk een rol bij spelen. Mannen bestrijken opmerkelijk veel oppervlakte in de vegetatie, met name in PT, waar het significant meer is dan bij de vrouwen of de onvolwassen dieren.



Figuur 3. Home ranges van individuele dieren in NT (links) en PT (rechts). Alleen dieren waarvan in beide waarnemingsperiodes een HR kon worden vastgesteld staan in de figuur. = rots, =vegetatie+kadushi.

De meeste variatie is te vinden bij de onvolwassen dieren. Dit is dan ook een zeer heterogene groep. Ze onderscheiden zich van de volwassen dieren door een vrij frekwent gebruik van de Kadushi, ook als overnachtingsplaats, in NT. De totale home ranges zijn tussen 101.9 en 448.2 m² groot, significant kleiner dan die van volwassen mannen in NT, maar significant groter dan

Tabel 5. Gebruikt rotsoppervlak per dag, het daggebied ($\bar{x} \pm \text{SEM}$) voor vrouwen (F), mannen (M) en onvolwassen dieren (SY) in NT en PT. Dagen zonder vegetatiebezoek zijn gescheiden van dagen met vegetatiebezoek. Legenda verder als bij tabel 4.

		daggebied NT			daggebied PT			
		n	(m ²)	vc	n	(m ²)	vc	
F	zonder vegbezoek	rots	3	14.9 ± 4.6	54	3	15.0 ± 2.7	31
	met vegbezoek	rots	3	38.4 ± 7.6	34	4 •	18.2 ± 7.4	81
		vegetatie	3	9.8 ± 4.1	73	4	27.9 ± 14.2	102
		rots+veg	3	48.2 ± 7.9	28	4	46.2 ± 15.1	65
		alle dagen	rots+veg	3	29.6 ± 0.7	4	4 •	23.6 ± 4.9
M	zonder vegbezoek	rots	2	47.8 ± 6.0	18	2	63.3 ± 23.5	52
	met vegbezoek	rots	2	74.8 ± 38.8	73	3 •	52.5 ± 14.8	49
		vegetatie	2	16.9 ± 6.9	58	3	29.0 ± 4.9	29
		rots+veg	2	91.7 ± 31.9	49	3	81.5 ± 18.9	40
		alle dagen	rots+veg	2	68.6 ± 20.2	42	3 •	70.1 ± 16.8
SY	zonder vegbezoek	rots	2	45.3 ± 34.2	107	0		
	met vegbezoek	rots	4	34.8 ± 6.4	37	1	2.0	
		vegetatie	4	13.2 ± 4.5	68	1	13.1	
		kadushi	1	10.3		0		
		rots+veg	4	50.6 ± 9.5	37	1	15.0	
		alle dagen	rots+veg	5	53.4 ± 9.8	41	1	15.0

die van volwassen vrouwen in PT. De dieren gebruiken een groter rotsoppervlak in PT, meer dan volwassen vrouwen. Dit kan een gevolg zijn van de toegenomen agressiviteit van de volwassen mannen in die periode, waardoor de jonge dieren vaker gedwongen worden van plaats of zelfs van rots te veranderen. Twee van de vier onvolwassen dieren in PT waren afwisselend op rots 1 en op de plateauwand te vinden, waar ze regelmatig door de dominante mannen opgejaagd werden.

2.2.2 Daggebied

Hierbij is onderscheid gemaakt tussen dagen met en dagen zonder vegetatiebezoek (tabel 5). Het blijkt namelijk dat er significant meer gebruik van de rots wordt gemaakt op dagen waarop ook de vegetatie benut wordt. Dit geldt voor zowel mannen als vrouwen in NT. Voor beiden is het verschil bijna een faktor twee. De variatie in de alleen-rots-dagen is groot, omdat er zowel dagen bij zitten waarop zeer weinig activiteit vertoond is als dagen waarop wel gegeten is, maar dan alleen van de op de rots aanwezige voedselplanten. Zowel bij de vrouwen in NT als bij de mannen in PT zijn het grootste en het kleinste daggebied bij de dagen zonder vegetatiebezoek gevonden (resp. 114.9 en 0.1 m²; 189.0 en 1.2 m²).

De verschillen tussen mannen en vrouwen zijn opnieuw groot. Het daggebied op dagen zonder vegetatiegebruik en het gemiddelde over alle dagen verschillen in beide seizoenen. Er zijn geen significante verschillen tussen de seizoenen. Alleen het verschil in rotsgebruik door vrouwen in PT is bijna significant ($p=0.0611$). De variatie is over het algemeen veel groter dan bij de home ranges. Dit weerspiegelt de wisselende activiteit van de leguanen door de dagen heen. De leguanen gebruiken per dag gemiddeld 12.5 tot 25 % van hun totale home range (tabel 6). Op dagen zonder vegetatiebezoek is het percentage rotsgebruik voor vrouwen in PT groter dan in NT, doordat de rots-HR dan veel kleiner is. Ook het vegetatiepercentage is veel hoger, maar dit wordt veroorzaakt door het feit dat het aantal dagen dat de vegetatie bezocht werd erg klein is, waardoor iedere dag een relatief groter aandeel in het totaal heeft dan bij een groter aantal dagen. Dit is waarschijnlijk ook de oorzaak van de relatief wat hogere percentages voor de onvolwassen dieren.

Tabel 6. Het daggebied uitgedrukt als percentage van de home range ($\bar{x} \pm \text{SEM}$). Legenda als bij tabel 5.

			daggebied/HR NT		*	daggebied/HR PT	
			n	(%)		n	(%)
F	zonder vegbezoek	rots	3	7.8 ± 1.4	*	3	18.8 ± 1.2
	met vegbezoek	rots	3	22.1 ± 5.5		4	28.5 ± 10.8
		vegetatie	3	26.4 ± 5.7	*	4	80.8 ± 19.2
		rots+veg	3	20.8 ± 4.4		4	39.4 ± 11.3
	alle dagen	rots+veg	3 ×	12.6 ± 1.4		4	21.7 ± 4.5
M	zonder vegbezoek	rots	2	17.3 ± 7.8		2	25.5 ± 8.3
	met vegbezoek	rots	2	20.9 ± 0.8		3	34.6 ± 10.1
		vegetatie	2	11.6 ± 1.2		3	23.4 ± 5.3
		rots+veg	2	17.8 ± 0.9		3	28.9 ± 7.4
	alle dagen	rots+veg	2	13.6 ± 0.1		3	24.7 ± 5.9
SY	zonder vegbezoek	rots	2	19.6 ± 8.1		0	
	met vegbezoek	rots	4	33.1 ± 5.2		1	2.1
		vegetatie	4	36.1 ± 19.1		1	47.5
		rots+veg	4	24.1 ± 2.2		1	12.4
	alle dagen	rots+veg	5 ×	23.2 ± 2.6		1	12.4

2.2.3 Intensiteit van het terreingebruik

Bij volwassen mannen is veel variatie in de grootte van de home range te vinden. Nu is het rotsterrein dat een volwassen man bestrijkt tegelijkertijd een soort territorium dat, zowel in als buiten de paartijd, tegen mannelijke en onvolwassen indringers verdedigd wordt. Dit roept de vraag op of deze dieren dan ook op een andere manier dagelijks van hun home range gebruik maken. Om deze vraag te beantwoorden heb ik de gegevens van de man op rots 1, 2a6, en de man die in NT op rots 9 en in PT op rots 10 zat, Disco, nader bekeken. De rots-home range van 2a6 is in NT bijna 3.5 maal, in PT zelfs meer dan viermaal zo groot als die van Disco (tabel 7). Op dagen met vegetatiebezoek in NT is het daggebied op de rots van 2a6 eveneens tweemaal dat van Disco. Beiden gebruiken dagelijks gemiddeld zo'n 20 % van hun rots HR. Er is echter ook geen verschil in afgelegde afstanden, hetgeen erin resulteert dat Disco zijn terrein intensiever gebruikt. Het aantal gelopen meters per vierkante meter daggebied op de rots (d/A) is voor 2a6 0.58, voor Disco 1.38. Op dagen zonder vegetatiebezoek is het daggebied van 2a6 kleiner dan op dagen met. Het gebruikte percentage rots is dan ook significant lager dan dat van Disco, 9.5 % tegen 25.1 %. Het verschil in afgelegde afstand is net niet significant ($p=0.0623$). De d/A wijkt niet veel af van die op dagen met vegetatiegebruik.

Tabel 7. Rots-HR, rotsdaggebied, rotsdaggebied als percentage van de rots-HR, afgelegde afstand op de rots en afgelegde afstand per m² daggebied (d/A) van 2a6 en Disco in NT en PT op dagen met en zonder vegetatiebezoek. '*' geeft significante verschillen aan. Met vegetatiebezoek : NT : n2a6=11, nDisco=4 ; PT : n2a6=12, nDisco=5. Zonder vegetatiebezoek : NT : n2a6=11, nDisco=7 ; PT : n2a6=4, nDisco=6.

	NT		PT	
	2a6	Disco	2a6	Disco
rots HR (m ²)	565.1	166.5	503.0	117.9
met vegetatiebezoek				
rots daggebied (m ²)	113.6 *	36.0	75.5	57.1
gebruik rots HR	20.1 %	21.7 %	15.0 %	* 48.4 %
afstand rots (m)	65.8	49.7	117.7	51.6
d/A (m/m ²)	0.58	1.38	1.56	0.90
zonder vegetatiebezoek				
rots daggebied (m ²)	53.9	41.8	86.7	39.8
gebruik rots HR	9.5 % *	25.1 %	17.2 %	33.8 %
afstand rots (m)	22.7	52.9	56.5	30.8
d/A (m/m ²)	0.42	1.27	0.65	0.77

In PT zijn de rollen omgedraaid. Nu legt 2a6 veel grotere afstanden af, maar verschillen de daggebieden niet significant in grootte. Hierdoor is de d/A van 2a6 groter en het percentage gebruikte rots aanzienlijk kleiner. Op de dagen zonder vegetatiebezoek is de trend wat betreft daggebied en gebruikt percentage gelijk, maar zijn de verschillen niet significant. Van beide dieren was maar één maal een afstand bekend, en het verschil was dus niet te toetsen. Samengevat lijkt het erop dat 2a6 alleen in de paartijd meer energie steekt in de grotere home range. Daarbuiten handhaaft hij zijn territorium door eenzelfde energetische investering (afgelegde afstand) als Disco over meer vierkante meters te spreiden (lage d/A). Dat de taktiek

van Disco juist omgekeerd is kan te maken hebben met verschillen tussen rots 9 en rots 10 in bijvoorbeeld overzichtelijkheid van het terrein. Rots 9 heeft twee zijden (zie tabel 1), terwijl het grootste oppervlak van rots 10 één zijde bestrijkt. Voor rots 9 zal, om de gehele rots te kunnen overzien, meer afstand afgelegd moeten worden.

2.3 Tijdsbesteding

2.3.1 Dagen met maaltijden

Van de potentieel voor activiteiten te gebruiken tijd in een etmaal (de zon-dag), te weten bijna 11 uur in NT en 11 uur en drie kwartier in PT, besteden leguanen het overgrote deel aan rusten en zonnen (tabel 8A en 8C). Buiten de paartijd (tabel 8A) zijn de percentages voor beide sexen ongeveer gelijk: 16-20 % rusten en 59-62 % zonnen. De resterende tijd wordt in hoofdzaak besteed aan het zoeken en het nuttigen van voedsel: gemiddeld 53.6 minuten bij de vrouwen, 71.9 minuten bij de mannen. Verder besteden de vrouwen nog enkele minuten aan drinken en lopen op de rots ('transport'). Mannen rusten zo'n 30 minuten minder en hebben dan ook een significant langere actieve dag, bijna 45 minuten langer. Bovendien zonnen ze ruim een kwartier minder. Deze extra tijd wordt besteed aan drinken (24 minuten meer), voedselzoeken (18 minuten meer) en transport (12 minuten meer, een significant verschil). Het aantal minuten dat van het voedselzoeken aan echt eten besteed wordt is voor beide sexen en seizoenen opmerkelijk gelijk.

Het verschil in drinken kan voortkomen uit verschillen in regenval tussen de waarnemingsdagen, die voor mannen en vrouwen niet steeds dezelfde zijn.

In de paartijd (tabel 8C) treden er grote verschillen op met betrekking tot het aandeel rusten. Dit stijgt voor de vrouwen aanzienlijk: van 21 % naar 37 %. Absoluut is de toename 128 minuten, terwijl de daglengte met slechts 55 minuten toeneemt. De spreiding binnen de groep vrouwen is groot, hetgeen er op wijst dat de dieren 'normale' dagen afwisselen met zeer inactieve dagen. De rusttijd lijkt toegenomen te zijn ten koste van de zontijd, het verschil met tabel 8A is net niet significant ($p=0.065$). Dit houdt in dat de vrouwen in plaats van in de zon grote delen van de dag in de schaduw, op of bij een slaapplek doorbrengen. Het zon-percentage neemt dan ook af met bijna 20 %. Deze verborgen levenswijze heeft dan ook een groter aantal gemiste minuten tot gevolg, waardoor de waargenomen tijd significant lager is van die bij de mannen. De zon-dag van de vrouwen is langer doordat de gebruikte dagen voor het tijdbudget later in de waarnemingsperiode vallen dan die voor de mannen.

De mannen lijken de 50 extra minuten ten opzichte van NT geheel zonnend door te brengen. Er wordt zelfs 63 minuten langer gezond (5 % meer), waarbij het kwartier extra afkomstig is van de post 'drinken'. Hierdoor is het percentage zonnen 1.5 maal zo groot als bij de vrouwen.

Hetzelfde geldt voor het aantal minuten dat aan voedselzoeken besteed wordt. Naast voedselzoeken is transport nu de activiteit waar de meeste tijd in gestoken wordt. Voedselzoeken is 10 minuten lager, transport juist 10 minuten hoger dan in NT.

Over het algemeen lijken de vrouwen in de paartijd passiever te zijn. De mannen gebruiken de langere daglengte voor zonnen, en blijven verder ongeveer even actief.

2.3.2 Dagen zonder maaltijden

Op inactieve dagen gedragen mannen en vrouwen zich vrij gelijk (tabel 8B en 8D). De enige

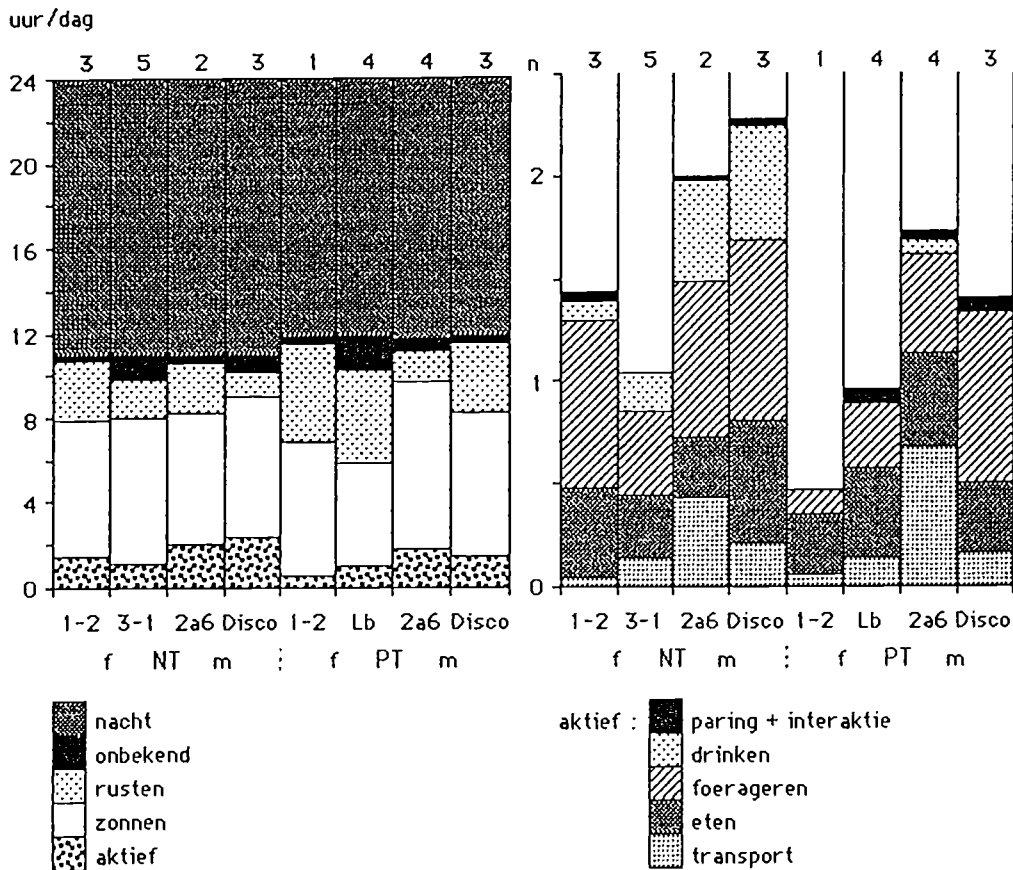
Tabel 8. Tijd ($\bar{x} \pm \text{SEM}$) besteed aan onderdelen van het tijdbudget voor vrouwen (F) en mannen (M), voor NT (A en B) en PT (C en D), en naar soort dag (met maaltijd (M+) in A en C, zonder maaltijd (M-) in B en D). • geeft significante verschillen tussen F en M binnen een subtabel aan. Kleine letters (a,b,c en d) geven aan dat het aantal minuten voor dat onderdeel verschilt van het hetzelfde onderdeel in andere subtabellen. Een 'a' geeft aan dat er een significant verschil is met datzelfde onderdeel in subtabel A, enz.

A		NT		M+		F		n=8		M		n=5	
						tijd (min)				tijd (min)		tijd (min)	
zon-dag		c				654.4 ± 0.6		654.0 ± 1.0	c			654.0 ± 1.0	d
waargenomen						612.5 ± 14.9		625.0 ± 18.9	c			649.4 ± 4.5	d
rusten		c				134.1 ± 19.0		103.7 ± 28.0				182.0 ± 39.4	
rust %						20.5 ± 2.9		15.8 ± 4.3				27.8 ± 6.0	
aktieve dag		c				478.4 ± 7.4	•	521.3 ± 10.0				467.4 ± 40.3	
zonnen						404.5 ± 13.4		388.2 ± 13.5	c			448.2 ± 40.2	
zon %						61.8 ± 2.1		59.4 ± 2.1				68.5 ± 6.1	
transport						5.8 ± 1.4	•	17.8 ± 6.3				17.8 ± 6.3	
drinken						8.4 ± 6.4		32.0 ± 18.0	c			0.0 ± 0.0	d
voedselzoeken						53.6 ± 10.1		71.9 ± 6.7				1.2 ± 0.8	a
eten						22.3 ± 2.0		26.5 ± 6.8				1.2 ± 0.8	
paring						0.0 ± 0.0		0.0 ± 0.0				0.0 ± 0.0	
interaktie						0.7 ± 0.6		0.7 ± 0.4				0.1 ± 0.1	d

B		NT		M-		F		n=2		M		n=5	
						tijd (min)				tijd (min)		tijd (min)	
zon-dag						655.0 ± 0.0		654.0 ± 1.0				654.0 ± 1.0	d
waargenomen						660.0 ± 0.0		660.0 ± 0.0				649.4 ± 4.5	d
rusten						184.9 ± 0.0		182.0 ± 39.4				182.0 ± 39.4	
rust %						28.2 ± 0.0		27.8 ± 6.0				27.8 ± 6.0	
aktieve dag						475.1 ± 0.0		467.4 ± 40.3				467.4 ± 40.3	
zonnen						443.9 ± 29.4		448.2 ± 40.2				448.2 ± 40.2	
zon %						67.8 ± 4.5		68.5 ± 6.1				68.5 ± 6.1	
transport						0.6 ± 0.0		17.8 ± 6.3				17.8 ± 6.3	
drinken						30.0 ± 30.0		0.0 ± 0.0				0.0 ± 0.0	d
voedselzoeken						0.5 ± 0.5		1.2 ± 0.8				1.2 ± 0.8	a
eten						0.5 ± 0.5		1.2 ± 0.8				1.2 ± 0.8	
paring						0.0 ± 0.0		0.0 ± 0.0				0.0 ± 0.0	
interaktie						0.1 ± 0.1		0.1 ± 0.1				0.1 ± 0.1	d

C		PT		M+		F		n=5		M		n=7	
						tijd (min)				tijd (min)		tijd (min)	
zon-dag		ad				710.0 ± 0.0		701.4 ± 3.0	a			701.4 ± 3.0	a
waargenomen						619.2 ± 20.2	•	682.3 ± 8.4	a			682.3 ± 8.4	a
rusten		a				261.6 ± 78.4		128.4 ± 33.1				128.4 ± 33.1	
rust %						36.9 ± 11.0		18.2 ± 4.6				18.2 ± 4.6	
aktieve dag		a				357.6 ± 77.0	•	553.9 ± 31.8				553.9 ± 31.8	
zonnen						306.5 ± 74.6	•	451.4 ± 25.1	a			451.4 ± 25.1	a
zon %		a				43.2 ± 10.5	•	64.4 ± 3.8				64.4 ± 3.8	
transport						6.8 ± 1.6	•	27.7 ± 7.4				27.7 ± 7.4	
drinken						0.0 ± 0.0		2.6 ± 2.6	ad			2.6 ± 2.6	ad
voedselzoeken		d				41.6 ± 5.7	•	62.3 ± 7.2	d			62.3 ± 7.2	d
eten						24.3 ± 19.0		23.9 ± 4.8				23.9 ± 4.8	
paring						0.6 ± 0.6		0.5 ± 0.4				0.5 ± 0.4	
interaktie						2.0 ± 1.0		1.8 ± 0.7				1.8 ± 0.7	

D		PT		M-		F		n=3		M		n=3	
						tijd (min)				tijd (min)		tijd (min)	
zon-dag						700.0 ± 5.0		700.0 ± 5.0	b			700.0 ± 5.0	b
waargenomen						643.3 ± 17.4	•	694.7 ± 13.5				694.7 ± 13.5	b
rusten						178.7 ± 50.1		143.5 ± 35.0				143.5 ± 35.0	
rust %						25.5 ± 7.0		20.4 ± 4.8				20.4 ± 4.8	
aktieve dag						464.6 ± 47.6		551.2 ± 22.6				551.2 ± 22.6	
zonnen						450.6 ± 38.1		503.5 ± 20.9				503.5 ± 20.9	
zon %						64.4 ± 5.6		72.0 ± 3.5				72.0 ± 3.5	
transport						4.6 ± 0.9		10.3 ± 6.8	b			10.3 ± 6.8	
drinken						0.0 ± 0.0		23.8 ± 9.0		•		23.8 ± 9.0	bc
voedselzoeken						0.0 ± 0.0		3.7 ± 3.7				3.7 ± 3.7	c
eten						0.0 ± 0.0		3.7 ± 3.7				3.7 ± 3.7	
paring						0.4 ± 3.8		6.7 ± 6.7				6.7 ± 6.7	
interaktie						9.0 ± 8.5		3.3 ± 1.9				3.3 ± 1.9	b



Figuur 4. Tijdbudgetten van de individuele dieren op dagen met maaltijden. Links de volledige dag van 24 uur, rechts de uitsplitsing van 'actief'. Boven de figuren staan de aantallen waarop de gemiddelde tijdbudgetten gebaseerd zijn. Van links naar rechts: de vrouwen in NT, de mannen in NT, de vrouwen in PT en de mannen in PT.

signifikante verschillen tussen de sexen zijn voor waargenomen tijd (vrouwen minder dan mannen) en voor drinken (mannen meer dan vrouwen), beide in PT. Het verschil in drinken kan opnieuw een oorzaak zijn van verschillen in regenval. De dagen met alleen snacks verschillen in beide seizoenen in enkele opzichten van de dagen met maaltijden. De som van rust- en zonpercentages ligt op dagen met maaltijden tussen 75 en 83 %. Op dagen zonder maaltijden is dat 90-96 %. Het lijkt er dus op dat de tijd die overblijft doordat er weinig of geen voedsel gezocht wordt niet met andere activiteiten, maar passief doorgebracht wordt.

Tussen de waarnemingsperiodes zijn ook wat verschillen te zien. In NT wordt op dagen zonder maaltijden door vrouwen minder aan transport besteed dan in PT. In PT wordt meer tijd aan interacties besteed, waarbij het verschil met NT voor de mannen significant is.

2.3.3 Maaltijden

Het voedselzoeken is voor de leguanen de belangrijkste actieve bezigheid. Vergeleken met rusten en zonnen vergt het veel energie. Daarom is het zinvol de maaltijden gedetailleerder te bekijken en de verdeling van tijd en energie over de verschillende onderdelen van de maaltijd en de opbrengst die er tegenover staat te vergelijken. Hiervoor heb ik de maaltijden uit de

tijdbudgetten van PT genomen die in de vegetatie plaatsvonden. Van NT waren niet voldoende maaltijden in de vegetatie beschikbaar om en vergelijking te kunnen maken. Een maaltijd is opgedeeld in twee onderdelen: de verplaatsing over de rots en door de vegetatie om de voedselplant(en) te bereiken en terug naar de rots, naar een zon- of rustplaats, en het foerageren, eten afgewisseld met kleine verplaatsingen en inactieve momenten. Tussen mannen en vrouwen bestaan aanzienlijke verschillen (tabel 9). Allereerst leggen mannen zowel voor als na het vegetatiebezoek een grotere afstand op de rots af. Ook de afstand die na het foerageren in de vegetatie afgelegd wordt is groter. Vrouwen foerageren dus dichterbij de rots. De totale tijd die de mannen in de vegetatie doorbrengen is bijna tweemaal zo hoog als die

Tabel 9. Onderdelen van de maaltijden ($\bar{x} \pm \text{SEM}$) in de vegetatie in PT. '●' geeft significante verschillen tussen vrouwen en mannen aan.

	F	n=6		M	n=4
verplaatsing					
rots voor (m)	4.0	± 0.7	●	12.5	± 1.7
vegetatie voor (stap)	2.3	± 1.5		7.8	± 4.5
vegetatie na (stap)	1.2	± 1.2	●	12.0	± 2.1
rots na (m)	1.0	± 0.5	●	10.4	± 6.0
totaal rots (m)	5.0	± 0.9	●	22.9	± 5.8
totaal vegetatie (m)	0.9	± 0.5	●	4.9	± 1.1
totaal voor+na (m)	5.9	± 0.9	●	27.8	± 6.1
foerageren					
ETEN					
duur (min)	19.9	± 3.2		27.6	± 6.5
stappen	74.2	± 17.9		90.5	± 47.2
happen	84.2	± 17.4		96.0	± 21.6
hap/min	4.0	± 0.6		3.8	± 0.7
hap/stap	1.4	± 0.5		2.0	± 0.7
TUSSENDOOR					
duur (min)	4.0	± 1.4	●	20.0	± 4.6
stappen	10.2	± 3.1	●	43.5	± 11.5
% eten van foerageren	86.2	± 3.9	●	57.7	± 10.2
hap/foerageerminuut	3.3	± 0.4	●	2.0	± 0.4
biomassa (mg droge stof)	2674	± 624		3210	± 802
biomassa per hap	32.8	± 3.4		37.2	± 11.2
biomassa/ g lich.gewicht	3.5	± 0.8		4.4	± 1.2
totale duur in veg (min)	26.2	± 4.8	●	50.8	± 7.9
afstand hele maaltijd (m)	27.0	± 5.0	●	61.3	± 18.2
biomassa/afstand	112.7	± 43.0		54.9	± 10.4

van de vrouwen, en daarmee ook de totaal in de maaltijd afgelegde afstand. Mannen wisselen minuten met eten meer af met minuten waarin ze niets doen of lopen. Doordat het aandeel eetminuten in de foerageertijd voor vrouwen groter is, is ook het gemiddeld aantal happen per foerageerminuut groter. Gerekend naar de totaal afgelegde afstand is de opbrengst per eenheid inspanning (mg droge stof per afgelegde meter) voor vrouwen hoger dan voor mannen (113 om 55), al is dit verschil niet significant.

2.3.4 Sociaal gedrag

De leguanen brengen het grootste deel van hun tijd (54-69 %) alleen door (tabel 10). Voor volwassen dieren is de meest voorkomende maat een van de tegenovergestelde sexe. 18-32 % van de actieve dag wordt hiermee doorgebracht. Hoewel de percentages voor deze combinatie bij beide sexen in PT iets hoger zijn is het verschil niet significant. Mannen hebben nooit volwassen, mannelijke maten. Vrouwen daarentegen zijn, wanneer het aantal vrouwen op een rots niet te laag is, vrij vaak in elkaars gezelschap te vinden. Volwassen mannen hebben soms gezelschap van jongere dieren, in tegenstelling tot vrouwen. Meer dan twee dieren bijeen, vrijwel altijd een man met enkele vrouwen, komt ook af en toe voor.

Tabel 10. Gemiddeld aantal minuten en gemiddeld percentage van de totale tijd die een leguaan doorbrengt bij andere dieren. Let op de volgorde: F met M wordt getoetst tegen M met F, en F met F tegen M met M. '*' geeft significante verschillen tussen seizoenen aan, '•' tussen sexen.
NT : nF=9, nM=10 ; PT : nF=6, nM=10.

	tijd in NT		tijd in PT	
	(min)	(%)	(min)	(%)
F alleen	294.8	62.2	295.8	66.3
met M	85.5	18.2	102.7	31.4
met F •	68.0	14.4	1.5	0.9 •
met SY •	0.0	0.0	0.0	0.0
met meer	6.8	1.4	2.6	1.3
onbekend	17.7	3.8 *	0.8	0.2 •
M alleen	339.9	69.2	303.5	53.7
met F	131.3	26.2	168.9	32.2
met M •	0.0	0.0	0.0	0.0 •
met SY •	3.5	0.8	7.1	1.4
met meer	3.9	0.9	11.2	2.3
onbekend	15.3	2.9 *	57.9	10.4 •

In tabel 11 staat een overzicht van de waargenomen interacties in beide waarnemingsperiodes. Opvallend is de verschuiving van de rustige interacties naar de agressievere, zoals bobsessie en vechten, in PT, de paartijd. Interacties worden vrijwel altijd gewonnen door het grootste dier (Lewis & Saliva 1987). De interacties waar vrouwen bij betrokken zijn zijn voor de overgrote meerderheid interacties met volwassen mannen (tabel 12). Hierbij moet gedacht worden aan

Tabel 11. Het aantal waargenomen interacties op de rotsen in het studiegebied, verdeeld naar type en seizoen. De cijfers komen overeen met de rotsnummers in figuur 1.

rotsnr.	NT			PT		
	1	3	9	1	7	10
plaats innemen	59	9	11	10	5	29
achterna lopen	5	0	1	2	5	9
verjagen	5	0	1	6	5	9
bobsessie	0	0	0	5	8	8
vechten	0	0	0	4	3	0
paargedrag	0	0	0	2	5	0
totaal	69	9	13	29	31	55

rustige interacties, zoals plekinnames buiten de paartijd. In de paartijd komt het nogal eens voor dat een vrouw door een man wordt gevolgd die hetzij door voortdurend benaderen, hetzij met geweld een kopulatie tot stand probeert te brengen. Weglopen en gevechten zijn hiervan het gevolg. Mannen zijn buiten de paartijd in hoofdzaak agressief tegen jonge dieren. De balans verschuift in de paartijd iets naar de bovengenoemde interacties met vrouwen.

Tabel 12. Gemiddeld aantal seconden en gemiddeld percentage van het totaal aantal interacties met verschillende dieren. Legenda verder als bij tabel 10.

Voor de kolommen in seconden zijn de aantallen als in tabel 10. Voor de percentagekolommen in NT : nF=4, nM=5 ; in PT : nF=3, nM=6.

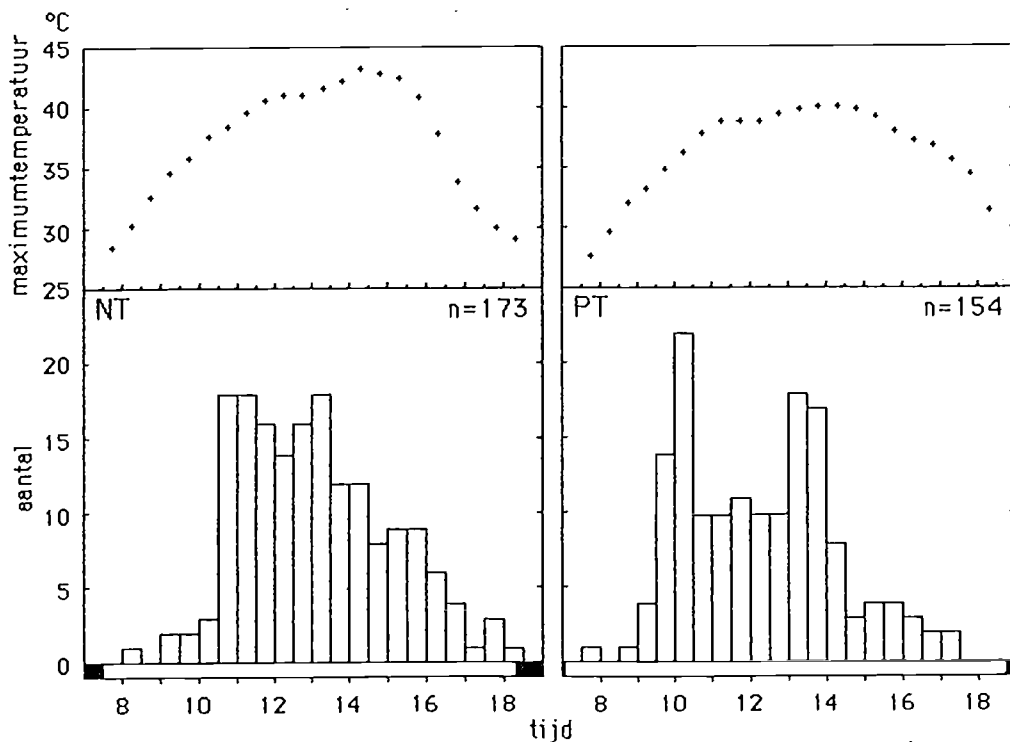
	interactie NT		interactie PT	
	(s)	(%)	(s)	(%)
F met M	36.7	75.0	271.7	68.0
met F	1.4	25.0	20.0	32.0
met SY	0.0	0.0	0.0	0.0
met onb.	0.0	0.0	0.0	0.0
totaal	38.1		291.7	
M met F	2.9	42.4 *	64.7	41.2
met M	0.0	0.0	0.0	0.0
met SY	15.5	37.6	56.7	44.8
met onb.	6.0	20.0	13.5	14.0
totaal	24.4	*	134.9	

2.3.5 Dagindeling

In figuur 3 staat de verdeling over de dag van maaltijden van alle dieren in het gebied over alle dagen in de beide seizoenen. De gehele dag kan worden benut om te eten. In NT vindt de meeste eetactiviteit plaats rond elf uur 's ochtends, waarna het aantal etende dieren, na een kleinere piek rond één uur, geleidelijk afneemt. In PT zijn er weer twee pieken, een rond tien uur en een

tussen één en twee uur. Daartussen is de eetactiviteit minder dan in dezelfde periode in NT. Het vroeger vallen van de eerste piek in PT hangt samen met het tijdstip van zonsopkomst, die in PT een half uur eerder is. De tweetoppigheid kan een gevolg zijn van het feit dat er, met name op rots 7, meerdere kleine maaltijden op een dag gegeten werden, in plaats van één grote. Ook de aard van het voedsel (bv. bloemen die in een bepaald dagdeel opengaan) kan een rol spelen. De iets hogere temperatuur 's middags in NT zou een oorzaak kunnen zijn voor het ontbreken van een tweede piek in NT.

Dat de eetactiviteiten niet tot een deel van de dag beperkt zijn geeft al aan dat er niet echt sprake is van groepsgrazen. Het komt wel voor dat leguanen elkaar volgen wanneer er een de vegetatie in gaat, zoals op rots 7 in PT, maar dit is geen regel. Zes is het maximale aantal leguanen dat op één dag in hetzelfde half uur in de vegetatie was. Dit kwam in beide seizoenen eenmaal voor.



Figuur 5. De verdeling van maaltijden over de dag, opgeteld voor alle waargenomen maaltijden van een waarnemingsperiode. Uitgezet staat het aantal etende dieren per half uur. Het witte deel van de balk tegen de tijdas geeft de zon-dag aan. Bovenin de figuur staat de voor een leguaan maximaal haalbare temperatuur over de dag uitgezet (op de rots, met weinig wind in de volle zon), gemiddeld voor alle dagen in een waarnemingsperiode. In NT is deze temperatuur direkt gemeten met een met water gevuld en met leguanehuid bekleed koperen model, in PT is deze berekend uit de temperaturen van een identiek model, maar zonder water erin. Voor de wijze van berekenen van deze maximumtemperatuur wordt verwezen naar Vogel (1989).

3 DISKUSSIE

3.1 Populatie

3.1.1 Dichtheid

De gevonden grootte van de populatie correspondeert met een dichtheid van 83 tot 89 dieren per hektare, 45-47 volwassen dieren per ha. Dit laatste getal is in dezelfde orde van grootte als de door Dugan (1982) in Panama gevonden dichtheid van 36-50 volwassen leguanen per ha. Deze leguanen waren echter veel groter: mannen wogen gemiddeld 1.53 kg (maximale SVL 45 cm), vrouwen 1.14 kg (maximale SVL 34 cm). Hierdoor komt 36-50 individuen overeen met 45-70 kg/ha. Uitgaande van een gemiddeld lichaamsgewicht voor volwassen dieren van 900 g is de massadichtheid voor het studiegebied op Curaçao 42 kg/ha, iets minder dus. Dit is ook de verwachting, gezien de verschillen in klimaat en daardoor in vegetatie. De normale jaarlijkse neerslag in Panama is drie tot vijf maal zo hoog als op Curaçao (2000-3000 mm vs. 580 mm; Portig 1976). Berry (1974) vond voor chuckwalla's (*Sauromalus obesus*), levend in een rotsachtige woestijn in Californië (83 mm neerslag per jaar), een dichtheid van 13.8 dieren per ha. Bij een gemiddeld gewicht van zo'n 180 g (Turner *et al.* 1969) is dit 2.5 kg/ha. Andere dichtheidscijfers zijn 15-52 dieren per ha (6.0-20.8 kg/ha) voor *Sauromalus hispidus* en 12.4 dieren per ha (7.8 kg/ha) voor *Sauromalus varius* op eilanden in de Golf van Californië (Case 1982). Het is duidelijk dat de draagkracht van het leefgebied op Curaçao aanzienlijk hoger is.

3.1.2 Sexe ratio

De sexe ratio was in beide seizoenen lager dan 1, er waren dus telkens meer vrouwen dan mannen. Dugan (1982) vond een sexe ratio van 1.2, Berry (1974) 1.61. Ook Stamps (1983) noemt hoge sexe ratio's als kenmerk van populaties van herbivore hagedissen. De lage sexe ratio op Curaçao zou een gevolg kunnen zijn van het feit dat de mannen het gehele jaar door territoriaal zijn (in tegenstelling tot in Panama), waardoor ze minder tolerant tegenover andere mannen zijn dan in de niet-territoriale, op grootte-hierarchie gebaseerde sociale systemen van andere herbivore hagedissen buiten de paartijd. Hierdoor worden de subdominante volwassen mannen gedwongen om uit te wijken naar minder gunstige leefgebieden. Het zou dus kunnen dat buiten het studiegebied plaatsen met een omgekeerde sexe ratio te vinden zijn. Een andere verklaring is dat door de territorialiteit de overlevingskansen voor mannen lager zijn dan voor vrouwen.

3.2 Terreingebruik

3.2.1 Home range

Vergeleken met andere herbivore hagedissen is de home range van de leguanen in het studiegebied op Curaçao betrekkelijk klein (tabel 13). Volwassen vrouwen van *Iguana iguana* in Panama bijvoorbeeld, hebben een home range die tienmaal zo groot is als die van de volwassen vrouwen in het studiegebied. Ook kleinere soorten hebben soms home ranges die de home range van de

Tabel 13. Overzicht uit de literatuur bekende home ranges van herbivore hagedissen.

soort	body mass (g)	PT home range NT				plaats	referentie
		M	F	M	F		
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	180	-	-	1465	1558	-	Krekorian 1976 (in Stamps 1983)
<i>Sauromalus obesus</i>	200	9450	-	19440	8100	Mojave Desert,	Berry 1974
<i>Sauromalus obesus</i>	200	5780	1700	-	-	California	Johnson 1965 (in Berry 1974)
<i>Ctenosaura hemilopha</i>	200-500	23	-	12	-	Mexico	Carothers 1981
<i>Uromastix acanthinurus</i>	300-700	-	-	30000	-	Sahara	Bradshaw 1986
<i>Iguana iguana</i>	650-1010	422	109	446	241	Curaçao	deze studie
<i>Iguana iguana</i>	1140-1530	-	-	800	2450	Panama	Dugan 1982
<i>Conolophus subcristatus</i>	3500-7000	250-1600	-	-	-	Galápagos	Werner 1982
<i>Conolophus pallidus</i>	4200-7000	3400	2800	8600	5400	Galápagos	Christian & Tracy 1985

groene leguaan op Curaçao vele malen in grootte overtreffen. Wat kan de verklaring voor dit verschil zijn?

Het lichaamsgewicht verklaart bij zoogdieren 75-90 % van de verschillen in home range-grootte (Harestad & Bunnell 1979). Toch zijn er nog aanzienlijke verschillen te vinden: voor herbivore zoogdieren met een lichaamsgewicht van rond 3600 gram loopt de home range uiteen van 0.31 ha (*Marmota*) tot 463 ha (*Lepus*), 1500 maal zo groot (Harestad & Bunnell 1979). Ook uit tabel 13 blijkt dat lichaamsgrootte alleen de verschillen in home range-grootte niet kan verklaren.

De home range-grootte neemt doorgaans toe met afnemende hoeveelheden neerslag (Harestad & Bunnell 1979). De neerslag bepaalt de produktiviteit van het habitat. Dit kan de grote home ranges van *Sauromalus obesus* en *Uromastix acanthinurus* verklaren, die beiden in de woestijn leven. De home ranges van de groene leguaan in Panama zijn echter groter dan die op Curaçao, terwijl er drie tot vijf maal meer regen valt (Portig 1976).

Onder de herbivore hagedissen is een grote variatie in sociale systemen (Stamps 1983). Bij de groene leguaan in Panama bezet elke dominante man in de voortplantingstijd één boom en verdedigt die tegen andere mannen. De vrouwen lopen de territoria af om een man uit te zoeken. Buiten de paartijd zwerven de dieren rond in groepen (Dugan 1982). Op Curaçao daarentegen blijven de volwassen dieren meestal het gehele jaar op één rots. De vrouwen paren vrijwel altijd met de dominante man van hun woonrots, die het hele jaar de woonrots tegen indringers verdedigt.

Deze territorialiteit is mogelijk omdat de home range van *Iguana iguana* op Curaçao rond de woonrots gecentreerd is, zoals de home range van *Conolophus subcristatus* in de paartijd gecentreerd is rond een hol of een groep holen (burrows) (Werner 1982). Het feit dat de dieren steeds op dezelfde plek of niet ver daarvandaan overnachten maakt namelijk dat de home range niet zo groot is, en dus beter te verdedigen. *Testudo hermanni*, een landschildpad, legt gemiddeld per dag een kleinere afstand af dan bijvoorbeeld Za6 in de paartijd (80 m vs. 102 m), maar heeft toch een home range van 1.8 ha (Hailey 1989). Het ontbreken van centralisatie (en daarmee territorialiteit) maakt dat de grootte van de home range sterk afhangt de lengte van het tijdsinterval waarover de home range bepaald wordt. Een gecentraliseerde home range zal na verloop van tijd niet meer in omvang toenemen (Rose 1982). Dugan (1982) merkt op dat de groene leguanen in Panama buiten de paartijd vaak een dag tot enkele weken op eenzelfde plek bleven, en dat grote afstanden pas werden afgelegd als er veranderingen in de beschikbaarheid van voedsel optraden. De home ranges zoals Dugan die beschrijft zijn vastgesteld over een periode van tenminste twee maanden en omvatten waarschijnlijk een of meer van deze grote

verschuivingen, en beslaan dus feitelijk meer dan één home range (Rose 1982).

Een laatste verklaring ligt waarschijnlijk in de verdeling van het voedsel over de ruimte. De individuele bomen en struiken op Curaçao zijn klein ten opzichte van de vegetatie in Panama (waar de bomen tot 20 meter hoog waren; Dugan 1982). Hierdoor is de soortendichtheid groter, zodat op een relatief klein terrein altijd wel geschikt voedsel aanwezig is. Bovendien vormt de vegetatie in het studiegebied tussen de rotsen een redelijk aaneengesloten geheel, terwijl de bomen in het onderzoeksgebied in Panama in groepjes verspreid staan, waardoor tussen de bomen soms grotere afstanden afgelegd moeten worden.

3.2.2 Daggebied

De groene leguanen gebruiken per dag maar een klein deel van hun home range. Het lijkt erop dat dit ook geldt voor de leguanen in Panama (Dugan 1982), al zijn daar geen afmetingen voor gegeven. Bij de landleguanen van de Galápagoseilanden (*Conolophus pallidus*) doet zich hetzelfde voor (Christian & Tracy 1985). Afhankelijk van het seizoen wordt per dag maar 5 tot 12% van de totale home range benut, hetgeen de helft is van het percentage dat de leguanen op Curaçao dagelijks gebruiken. Ook de dagelijks afgelegde afstand, voor 2a6 in de paartijd gemiddeld 102 meter per dag, valt in de range van afstanden die dagelijks door herbivore reptielen afgelegd worden. Voor de schildpad *Testudo hermanni* is dat 80-85 meter per dag (Hailey 1989), voor *Sauromalus hispidus* maximaal 900 meter per dag (Case 1982).

3.3 Tijdsbesteding

Het tijdbudget vertoont veel overeenkomsten met de activiteitspatronen van andere herbivore hagedissen. Over het algemeen besteden iguanine hagedissen meer dan 90 % van de zon-dag aan bewegingloos liggen of zitten (Dugan & Wiewandt 1982). Op Curaçao is het percentage voor rusten en zonnen 96 % op dagen zonder vegetatiebezoek. De gemiddelde tijd die aan voedselzoeken besteed wordt, 56-60 minuten, wijkt niet af van de door Nagy en Shoemaker (1984) verzamelde maaltijduren van andere herbivoren, die uiteenlopen van 25 tot 70 minuten. De totale activiteit van *Conolophus pallidus* bedraagt zo'n 100 minuten per dag (Christian & Tracy 1985), waarbij mannen en vrouwen niet verschillen. Bij de groene leguaan op Curaçao zijn er wel verschillen: 46-63 min/dag voor de vrouwen, 95-103 min/dag voor de mannen. De vrouwen zijn over het algemeen veel passiever dan de mannen, hetgeen volgens Stamps (1983) voor herbivore hagedissen gebruikelijk is. Ook de kleinere home range voor vrouwen is hiermee in overeenstemming. Vooral in de paartijd is het voordelig voor vrouwen om zo min mogelijk energie uit te geven, teneinde voldoende over te houden voor de vorming van eieren, het ondernemen van de tocht naar de legplaats en het graven van een hol. De zuinige wijze van voedselzoeken, nl. door kleinere afstanden voor, tijdens en na het foerageren af te leggen, past in deze strategie. Ook kan de aanwezigheid van de eieren de bewegingsvrijheid van een vrouw belemmeren, waardoor ze minder actief is.

Anders dan woestijnbewoners wordt de groene leguaan op Curaçao niet door te hoge of te lage temperaturen in zijn gedrag beperkt. *Sauromalus obesus* bijvoorbeeld kan alleen in het vroege voorjaar de gehele dag actief zijn. In de zomer kan dat alleen 's ochtends vroeg, en van augustus tot februari houden de dieren winterslaap (Berry 1974). In zeer droge jaren planten de dieren zich niet voort (Nagy 1973). De groene leguaan kan op vrijwel elk moment van de dag foerageren, zoals blijkt uit de verdeling van de maaltijden over de dag. De periode oktober

1987-april 1988, normaal de natte tijd, was uitzonderlijk droog, en de planten in het studiegebied vormden vrijwel geen bloemen of nieuw blad. De lichaamsgewichten van alle tijdbudgetdieren namen tijdens en tussen beide waarnemingsperiodes af. Met name in de paartijd was de afname groot (tabel 2). Toch leek de voedselsituatie voor de leguanen geen beperking te vormen om eieren te leggen. De legsels waren wel kleiner dan in voorgaande jaren' (W.D.Lichtenbelt *in voorbereiding*).

Ondanks het feit dat het klimaat op Curaçao semi-aride is, is de dichtheid van de groene leguaan in het studiegebied vrijwel gelijk aan de dichtheid in Panama, waar toch aanzienlijk meer regen valt. Ook droge jaren maken de voortplanting niet onmogelijk. De home ranges zijn veel kleiner dan in Panama. De tijd die aan voedselzoeken besteed wordt wijkt niet af van die bij andere herbivore hagedissen. De kleinschaligheid van en de variatie in plantengroei en de centralisatie van de home range lijken een goede verklaring te bieden voor de gevonden verschillen.

LITERATUUR

- ANDERSON, R.A. & W.H. KARASOV, 1981. Contrasts in energy intake and expenditure in sit-and-wait and widely foraging lizards. *Oecologia* 49(1) : 67-72.
- ANDREWS, R.M., 1971. Structural habitat and time budget of a tropical *Anolis* lizard. *Ecology* 52 : 262-270.
- BAKHUIS, W.H., 1982. Size and sexual differentiation in the lizard *Iguana iguana* on a semi-arid island. *Journal of Herpetology* 16(3) : 322-325.
- BERRY, K.H., 1974. The ecology and social behavior of the chuckwalla, *Sauromalus obesus obesus* Baird. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- BRADSHAW, S.D., 1986. *Ecophysiology of desert reptiles*. Academic Press, Sydney.
- CAROTHERS, J.H., 1981. Dominance and competition in an herbivorous lizard. *Behav.Ecol. Sociobiol.* 8 : 261-266.
- CASE, T.J., 1982. Ecology and evolution of the insular gigantic chuckawallas, *Sauromalus hispidus* and *Sauromalus varius*. Ch. 11, pp 184-212 in : *Iguanas of the world: their behavior, ecology and conservation* (eds G.M.Burghardt & A.S.Rand). Noyes Publications, Park Ridge, NJ.
- CHRISTIAN, K.A. & C.R. TRACY, 1985. Physical and biotic determinants of space utilization by the Galapagos land iguana (*Conolophus pallidus*). *Oecologia* 66(1) : 132-140.
- DISTEL, H. & J. YEZEY, 1982. The behavioral inventory of the green iguana, *Iguana iguana*. Ch. 14, pp 252-270 in : *Iguanas of the world: their behavior, ecology and conservation* (eds G.M.Burghardt & A.S.Rand). Noyes Publications, Park Ridge, NJ.
- DUGAN, B., 1982. The mating behavior of the green iguana, *Iguana iguana*. Ch. 18, pp 320-341 in : *Iguanas of the world: their behavior, ecology and conservation* (eds G.M.Burghardt & A.S.Rand). Noyes Publications, Park Ridge, NJ.
- DUGAN, B. & T.A. WIEWANDT, 1982. Socio-ecological determinants of mating strategies in iguanine lizards. Ch. 17, pp 303-319 in : *Iguanas of the world: their behavior, ecology and conservation* (eds G.M.Burghardt & A.S.Rand). Noyes Publications, Park Ridge, NJ.
- HAILEY, A., 1989. How far do animals move? Routine movements in a tortoise. *Can. J. Zool.* 67(1) : 208-215.
- HARESTAD, A.S. & F.L. BUNNELL, 1979. Home range and body weight - a reevaluation. *Ecology* 60(2) : 389-402.
- HIRTH, H.F., 1963. Some aspects of the natural history of *Iguana iguana* on a tropical strand. *Ecology* 44(3) : 613-615.

- KARASOV, W.H., & R.A. ANDERSON, 1984. Interhabitat differences in energy acquisition and expenditure in a lizard. *Ecology* 65(1) : 235-247.
- LEWIS, A.R. & J.E. SALIVA, 1987. Effects of sex and size on home range; dominance and activity budgets in *Ameiva exsul* (Lacertilia : Teiidae). *Herpetologica* 43(3) : 374-383.
- NAGY, K.A., 1973. Behavior, diet and reproduction in a desert lizard, *Sauromalus obesus*. *Copeia* 1973(1) : 93-103.
- NAGY, K.A. & V.H. SHOEMAKER, 1984. Field energetics and food consumption of the Galápagos marine iguana, *Amblyrhynchus cristatus*. *Physiol. Zoology* 57(3) : 281-290.
- PORTIG, W.H., 1976. The climate of Central America. Ch. 7 in : *World survey of climatology, Vol 12 Climates of Central and South America* (ed W. Schwerdtfeger). Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- POUGH, F.H., 1973. Lizard energetics and diet. *Ecology* 54(4) : 837-844.
- ROSE, B., 1982. Lizard home ranges : methodology and functions. *J. of Herpetology* 16(3) : 253-269.
- RUBY, D.E. & A.E. DUNHAM, 1987. Variation in home range size along an elevational gradient in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Oecologia* 71 : 473-480.
- STAMPS, J.A., 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards. Ch. 5, pp 265-334 in : *Biology of the reptilia, Vol. 7: Ecology and behaviour* (eds C.Gans & D.W.Tinkle). Academic Press, New York.
- STAMPS, J.A., 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. Chapter 9, pp 169-204 in : *Lizard ecology : studies of a model organism* (eds R.B. Huey, E.R.Pianka & T.W.Schoener). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- TROYER, K., 1984. Microbes, herbivory and the evolution of social behavior. *J.Theor.Biol.* 106 : 157-169.
- TURNER, F.B., R.I. JENNRICH & J.D. WEINTRAUB, 1969. Home ranges and body size of lizards. *Ecology* 50(6) : 1076-1081.
- VOGEL, J.T., 1989. Thermoregulatie van de groene leguaan *Iguana iguana* op Curaçao. Doktoraal-verslag dieroecologie Rijksuniversiteit Groningen.
- WERNER, D.I., 1982. Social organization and ecology of land iguanas, *Conolophus subcristatus*, on Isla Fernandina, Galápagos. Ch. 19, pp 342-365 in : *Iguanas of the world: their behavior, ecology and conservation* (eds G.M.Burghardt & A.S.Rand). Noyes Publications, Park Ridge, NJ.