

INSULARIDAD, ANOLIS,
ECOLOGIA Y EVOLUCION

SIXTO J. INCHAUSTEGUI*
YVONNE ARIAS*

I. INSULARIDAD

La República Dominicana se encuentra en la isla de Santo Domingo o La Española, la segunda en extensión de las Antillas Mayores con 77,914 km², de los cuales 48,442 km² le pertenecen a ella (De la Fuente, 1976). Las Antillas son consideradas como un conjunto de islas oceánicas, es decir, que tuvieron sus orígenes separadas de las masas continentales y nunca han estado conectadas por tierra con ellas (Darlington, 1957; Williams, 1969; Rosen, 1975).

La mayoría de los trabajos de zoogeografía se han realizado en islas, debido a su extensión y faunas limitadas y mayor probabilidad de separar los diversos factores que afectan la distribución de los animales (Williams, 1969). Esto ha servido en parte para el desarrollo de lo que se ha llamado "Biología Insular" y "Biogeografía Insular" (Mac Arthur y Wilson, 1967; Carlquist, 1974; Pielou, 1979). La biogeografía forma parte integral de los estudios de la evolución y su enfoque debe ser holístico (Pielou, 1979).

Las ideas de Darwin sobre la variabilidad natural y selección de las especies se desarrollaron, en parte, a través de sus observaciones

* Departamento de Zoología, Museo Nacional de Historia Natural; INTEC.

en las Islas Galápagos, y algunos biólogos estudian las islas para probar diferentes aspectos de teorías evolutivas modernas. Por lo tanto, los trabajos sobre biología de las islas han aportado contribuciones valiosas a los estudios de biogeografía, ecología y evolución (Graham, 1974).

Darlington (1957) expresó que probablemente ningún otro archipiélago, excepto Filipinas, muestre tan bien los patrones geográficos de la vida insular. Williams (1969) destaca las ventajas que ofrecen las Antillas para estudios insulares, destacando que es un área sorprendentemente rica y variada ecológica y fisiológicamente. Gill (1978) también destaca la importancia de la zoogeografía de las Antillas.

De todas las islas antillanas, la más compleja fisiográficamente es la Isla de Santo Domingo, habiendo estado separada originalmente en dos paleoislas (Schwartz, 1978, 1980; Incháustegui, 1986). Hemos sido parte importante del escenario de importantes procesos biológicos. A pesar de lo anteriormente mencionado, los trabajos y estudios de biología insular de las Antillas, o que han utilizado a éstas como modelos insulares, no se han divulgado en lo absoluto en nuestro medio.

Muchos de estos estudios se han realizado en lagartos, basándose principalmente en los estudios taxonómicos de Schwartz (Schwartz y Henderson, 1985) y en los trabajos taxonómicos, evolutivos y biogeográficos de Williams y colaboradores (Williams, 1969; 1972; 1983).

La mayoría de ellos se han realizado, casi sin lugar a dudas, con un grupo determinado de lagartos, los anolinos. Estos lagartos pertenecen a la familia de los iguanidos (Iguanidae), en la que predominan las especies del género *Anolis* (Williams, 1976). Con más de 200 especies que se encuentran distribuidas en el sur de Estados Unidos, México, Centro América, Sur América y Las Antillas, constituye uno de los géneros más grandes de vertebrados. De estas especies, más de 100 son antillanas (Williams, 1969) y 37 pertenecen a la Isla de Santo Domingo, sin incluir dos especies introducidas (Henderson, Schwartz e Incháustegui, 1984), lo que hace que nuestra isla sea la que posea el mayor número de especies de Las Antillas. Más incluso que Cuba, la cual a pesar de su mayor extensión geográfica, presenta menor complejidad biogeográfica, no sólo con este grupo, sino también con respecto a otros reptiles (Schwartz, 1978).

Tomando en cuenta todo lo anteriormente señalado, pretendemos en el presente trabajo referirnos a una serie de conceptos ecológicos y evolutivos básicos, ilustrados con trabajos que se han realizado con anolinos antillanos, principalmente dominicanos.

II. ANOLIS

El género *Anolis* fue descrito por Daudin en 1802 (Cochran, 1941). Está constituido por un grupo de lagartos primeramente arbóreos, pero que presentan una gran variedad morfológica. Presenta varias características distintivas. Junto a los géneros *Chamaeleolis*, *Chamaelinorops* y *Phenacosaurus* presentan la característica, única entre los lagartos iguánidos, de poseer un cojinete adhesivo subdigital. Este cojinete está formado por escamas flexibles expandidas lateralmente, llamadas lamelas. La superficie externa de las lamelas está cubierta con pelos o setas microscópicas, las cuales aparentan ser el principal agente que proporciona el mecanismo de agarre de los dedos (Peterson, 1983).

El cojinete incluye solamente las falanges II y III de cada dedo, por lo cual, si los observamos cuidadosamente, vemos la diferencia notoria entre la falange I, distal, más estrecha, y el cojinete, mucho más ancho. El desarrollo de este cojinete parece ser un factor importante que ha permitido la radiación evolutiva del grupo (Peterson, 1983). (Ver Fig. 1).

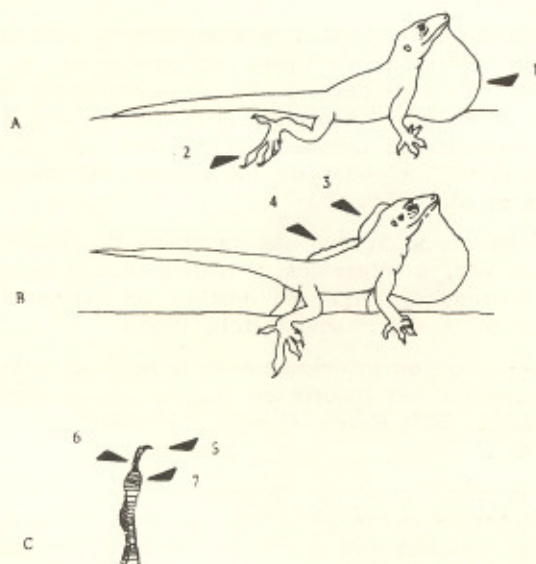


Fig. 1. *Anolis marcanoi* en despliegue agresivo, como ejemplo de anolino típico. A,B según Losos 1985: 1. Saco gular. 2. Cojinetes ensanchados. 3. Cresta nuchal. 4. Cresta dorsal. C: Dedo típico visto ventral. 5. Uña. 6. Falange I. 7. Cojinete con lamelas ensanchadas.

La segunda característica notoria del género **Anolis** es la presencia de un saco gular. Este está formado por un pliegue extensible de piel que se encuentra en la garganta, es accionado por una varilla cartilaginosa flexible (parte del aparato hyobranquial) que al moverse extiende o repliega el mismo. (Ver Fig. 1).

Se considera como un carácter importante el ser estos animales altamente visuales, para discriminar entre miembros de su especie y otras especies, poseyendo un número de funciones en el comportamiento reproductor, territorial y agresivo, estando por lo general más desarrollado en los machos que en las hembras (Williams y Rand, 1977; Fitch y Hillis, 1984).

Por lo general es frecuente el dimorfismo sexual, pudiéndose reconocer con facilidad a los machos y las hembras. Además de que por lo general las hembras tienen un saco gular atrofiado o ausente, suelen ser más pequeñas y la cabeza se encuentra menos desarrollada (Fitch, 1976; Arias, 1985).

Además de lo ya mencionado, los anolis pueden cambiar el color de su piel, a veces de manera muy contrastante. Por esta característica se les ha llamado falsos camaleones o camaleones americanos (Smith, 1967).

Como otros lagartos, pueden desprenderse a voluntad de la cola, cuando son agarrados por ésta en contra de su voluntad, y luego regeneran la parte perdida. Es un mecanismo de defensa en contra de sus predadores naturales, que muchas veces les permite escapar, y el número de animales capturados con cola regenerada ha sido usado como indicador de los niveles de predación en una población (Vitt et al, 1977).

También es conocido que las hembras de anolinos ponen un solo huevo a la vez, a intervalos de varios días a semanas, durante una estación reproductora que en muchos se extiende por todo el año o la mayor parte del mismo (Fitch, 1985).

La alimentación es principalmente a base de artrópodos, aunque se sabe que pueden ingerir en algunos casos reptiles, aves y frutas (Moermond, 1983; Pérez-Rivera, 1985; Arias, Rodríguez e Incháustegui, 1986).

Además de ser uno de los géneros con mayor cantidad de especies de vertebrados, y de presentar un gran número de éstas en las Antillas, los anolinos son en muchos casos extremadamente abundantes, constituyendo también uno de los géneros más conspicuos y con más individuos. La densidad de algunas especies llega a ser de las más altas reportadas para cualquier reptil, habiéndose reportado densidades de hasta dos lagartos por metro cuadrado (Gorman y Hardwood, 1977; Schoener, 1977; Arias e Incháustegui, 1984).

III. ECOLOGIA

Dos aspectos básicos en ecología y de importancia para describir las relaciones ecológicas de los organismos son los de **habitat** y **nicho ecológico**.

El habitat de un organismo ha sido definido como el lugar donde vive, su área física, alguna parte específica de la superficie de la tierra, aire, suelo y agua. Puede ser muy grande, como el océano, o muy pequeño y limitado como el intestino de un comején. Por analogía se ha dicho que el habitat de una especie podría compararse bien con su "dirección" (Villem, 1982).

El nicho ecológico es el estado o papel de un organismo de la comunidad o ecosistema. Depende de las adaptaciones estructurales del organismo, de sus respuestas fisiológicas, y de su conducta. No es un espacio demarcado físicamente, sino una abstracción que comprende todos los factores físicos, químicos, fisiológicos y bióticos que necesita un organismo para vivir. También se ha considerado como la posición funcional de un organismo en su comunidad, y ha sido comparada con la "profesión" de un individuo (Villem, 1982).

El concepto del nicho en la actualidad es de tanta importancia que Pianka ha considerado que la ecología podría ser casi definida como el estudio de los nichos. Comenzó a utilizarse el término a principios de siglo, siendo uno de los primeros en utilizarlo Grinnell y destacándose luego los trabajos de Elton y Hutchinson sobre el mismo (Pianka, 1983).

El mismo Pianka lo define como la suma total de las adaptaciones de una unidad orgánica, o todas las formas posibles bajo las cuales una unidad orgánica dada se conforma a su ambiente particular.

Dos especies de organismos que ocupan los mismos o similares nichos ecológicos en diferentes lugares se denomina **equivalentes ecológicos**. Al mismo tiempo se considera que dos especies que tengan el mismo nicho ecológico no pueden coexistir. El concepto del nicho se ha ligado gradualmente de manera inextricable al fenómeno de competición interespecífica y se identifica cada vez más con patrones de utilización de los recursos. La regla de que sólo puede existir una especie por nicho fue demostrada por Gause en 1934 y se conoce por tanto como el "Principio o regla de Gause" (Villem, 1982; Schoener, 1982).

Anteriormente hemos mencionado que La Española, con 37 especies, es la isla antillana con el mayor número de lagartos del género **Anolis**. A pesar de que todas las especies no coinciden en su distribución por toda la isla, se puede observar que en casi cualquier localidad pueden coexistir varias especies.

Se consideran como **especies simpátricas**, aquellas que normalmente ocupan la misma área general, y en contraposición, **especies alopátricas** aquellas que normalmente se encuentran en áreas completamente diferentes (Blackwelder, 1967; Pianka, 1983). Aunque las especies simpátricas ocupan una misma área general, pueden presentar una distribución disjunta dentro de la misma. Por eso, se emplea el término de **especies sintópicas**, para aquellas que no solamente ocupan la misma área general, sino que se encuentran prácticamente lado a lado. Uno las puede observar en la naturaleza a poca distancia una de otra (Pianka, 1983).

Si se observa con un poco de atención a los **Anolis** de cualquier área verde en la ciudad de Santo Domingo, y en muchos otros lugares, se pueden distinguir con facilidad tres especies. La más fácil de distinguir es la de color verde, con una mancha azul oscura en el saco gular; ésta es **Anolis chlorocyanus**. La segunda especie común se distingue por ser más robusta, con una cabeza más desarrollada, fuerte y triangular. De color más o menos marrón con manchas y con un saco gular bien desarrollado, mucho más grande que en **A. chlorocyanus** y de color amarillo muy pálido; ésta es **A. cybotes**. La tercera especie es la más pequeña de las tres, con color variable, manchado, que ha sido descrito en ocasiones como "liquenado", por su parecido al color de ciertos líquenes. Varían las tonalidades e intensidades de las manchas, y suele confundirse con el color de la corteza de los árboles sobre los cuales se encuentra. El saco gular presenta una mancha color de vino; ésta es **A. distichus**.

Una cuarta especie, que está extendiéndose rápidamente por la ciudad de Santo Domingo, es **A. porcatus**. Se trata de una especie de origen cubano, introducida accidentalmente. También es de color verde, pudiéndose confundir con **A. chlorocyanus**. Es más robusta, algo más grande, y sobre todo se distingue por la presencia de una mancha rosada intensa en el saco gular.

Estas descripciones muy generales sólo se aplican localmente, ya que hay muchas variaciones de subespecies y especies por toda la isla. Más detalles para la determinación de éstas y otras especies podrán encontrarse en Henderson, Schwartz e Incháustegui (1984).

Las tres primeras especies mencionadas, **A. chlorocyanus**, **A. cybotes** y **A. distichus** constituyen un ejemplo de **especies simpátricas** (La presencia de **A. porcatus** no es "natural", aunque en la actualidad también ocurre en simpatría con las especies antes mencionadas).

Si se continúa observando cuidadosamente, en algún momento

III. ECOLOGIA

Dos aspectos básicos en ecología y de importancia para describir las relaciones ecológicas de los organismos son los de **habitat** y **nicho ecológico**.

El habitat de un organismo ha sido definido como el lugar donde vive, su área física, alguna parte específica de la superficie de la tierra, aire, suelo y agua. Puede ser muy grande, como el océano, o muy pequeño y limitado como el intestino de un comején. Por analogía se ha dicho que el habitat de una especie podría compararse bien con su "dirección" (Villem, 1982).

El nicho ecológico es el estado o papel de un organismo de la comunidad o ecosistema. Depende de las adaptaciones estructurales del organismo, de sus respuestas fisiológicas, y de su conducta. No es un espacio demarcado físicamente, sino una abstracción que comprende todos los factores físicos, químicos, fisiológicos y bióticos que necesita un organismo para vivir. También se ha considerado como la posición funcional de un organismo en su comunidad, y ha sido comparada con la "profesión" de un individuo (Villem, 1982).

El concepto del nicho en la actualidad es de tanta importancia que Pianka ha considerado que la ecología podría ser casi definida como el estudio de los nichos. Comenzó a utilizarse el término a principios de siglo, siendo uno de los primeros en utilizarlo Grinnell y destacándose luego los trabajos de Elton y Hutchinson sobre el mismo (Pianka, 1983).

El mismo Pianka lo define como la suma total de las adaptaciones de una unidad orgánica, o todas las formas posibles bajo las cuales una unidad orgánica dada se conforma a su ambiente particular.

Dos especies de organismos que ocupan los mismos o similares nichos ecológicos en diferentes lugares se denomina **equivalentes ecológicos**. Al mismo tiempo se considera que dos especies que tengan el mismo nicho ecológico no pueden coexistir. El concepto del nicho se ha ligado gradualmente de manera inextricable al fenómeno de competición interespecífica y se identifica cada vez más con patrones de utilización de los recursos. La regla de que sólo puede existir una especie por nicho fue demostrada por Gause en 1934 y se conoce por tanto como el "Principio o regla de Gause" (Villem, 1982; Schoener, 1982).

Anteriormente hemos mencionado que La Española, con 37 especies, es la isla antillana con el mayor número de lagartos del género **Anolis**. A pesar de que todas las especies no coinciden en su distribución por toda la isla, se puede observar que en casi cualquier localidad pueden coexistir varias especies.

Se consideran como **especies simpátricas**, aquellas que normalmente ocupan la misma área general, y en contraposición, **especies alopátricas** aquellas que normalmente se encuentran en áreas completamente diferentes (Blackwelder, 1967; Pianka, 1983). Aunque las especies simpátricas ocupan una misma área general, pueden presentar una distribución disjunta dentro de la misma. Por eso, se emplea el término de **especies sintópicas**, para aquellas que no solamente ocupan la misma área general, sino que se encuentran prácticamente lado a lado. Uno las puede observar en la naturaleza a poca distancia una de otra (Pianka, 1983).

Si se observa con un poco de atención a los **Anolis** de cualquier área verde en la ciudad de Santo Domingo, y en muchos otros lugares, se pueden distinguir con facilidad tres especies. La más fácil de distinguir es la de color verde, con una mancha azul oscura en el saco gular; ésta es **Anolis chlorocyanus**. La segunda especie común se distingue por ser más robusta, con una cabeza más desarrollada, fuerte y triangular. De color más o menos marrón con manchas y con un saco gular bien desarrollado, mucho más grande que en **A. chlorocyanus** y de color amarillo muy pálido; ésta es **A. cybotes**. La tercera especie es la más pequeña de las tres, con color variable, manchado, que ha sido descrito en ocasiones como "liquenado", por su parecido al color de ciertos líquenes. Varían las tonalidades e intensidades de las manchas, y suele confundirse con el color de la corteza de los árboles sobre los cuales se encuentra. El saco gular presenta una mancha color de vino; ésta es **A. distichus**.

Una cuarta especie, que está extendiéndose rápidamente por la ciudad de Santo Domingo, es **A. porcatus**. Se trata de una especie de origen cubano, introducida accidentalmente. También es de color verde, pudiéndose confundir con **A. chlorocyanus**. Es más robusta, algo más grande, y sobre todo se distingue por la presencia de una mancha rosada intensa en el saco gular.

Estas descripciones muy generales sólo se aplican localmente, ya que hay muchas variaciones de subespecies y especies por toda la isla. Más detalles para la determinación de éstas y otras especies podrán encontrarse en Henderson, Schwartz e Incháustegui (1984).

Las tres primeras especies mencionadas, **A. chlorocyanus**, **A. cybotes** y **A. distichus** constituyen un ejemplo de **especies simpátricas** (La presencia de **A. porcatus** no es "natural", aunque en la actualidad también ocurre en simpatría con las especies antes mencionadas).

Si se continúa observando cuidadosamente, en algún momento

podremos observar estas especies coexistiendo sobre un mismo árbol, de manera, que son también ejemplos de **especies sintópicas**.

Rand (1962) fue el primero en publicar algunas observaciones sobre estas tres especies simpátricas. Luego, Rand y Williams (1969) publicaron su trabajo sobre los anolis de La Palma, en la Cordillera Central. Describen siete especies simpátricas conocidas del área general de La Palma, la cual consideran como una de las áreas más ricas en especies de anolis de cualquier área de tamaño comparable de las Antillas.

Williams (1983) presenta una tabla de anolinos sintópicos en algunas localidades de Jamaica, Puerto Rico y La Española. Además de los anolis de La Palma, cita cinco especies para la vecindad de la ciudad de Santo Domingo y cuatro para la ciudad de Barahona.

Si hemos visto que tres o más especies pueden coexistir sintópicamente ¿cómo se relaciona esto con el principio de Gause o de exclusión competitiva? Es decir, si se ha señalado que dos o más especies muy similares no pueden coexistir, si ocupan un mismo nicho, puesto que si lo hicieran se establecería entre ellos una competencia por sus recursos básicos, lo cual se conoce también como **exclusión competitiva**.

La competición algunas veces se ha definido tan ampliamente que incluye casi todas las interacciones dañinas entre especies o individuos. Birch (en Schoener, 1977) define la competición como la situación en la cual un número de animales de la misma o diferentes especies utilizan recursos comunes, cuyo suministro es restringido; o si los recursos no se encuentran restringidos, los animales al buscar esos recursos se dañan unos a los otros.

La competición ha sido dividida en **por explotación** y **por interferencia**. Se considera que la competición es por explotación cuando los individuos se afectan los unos a los otros al utilizar los mismos recursos. Por el contrario, se considera por interferencia cuando los individuos se afectan más directamente, peleándose, o dañándose sus huevos, por ejemplo. Lo más frecuente suele ser la competencia por explotación, la cual a su vez se divide en interespecífica e intraespecífica. Es decir, cuando ocurre entre especies diferentes o dentro de una misma especie (Schoener, 1977; Pianka, 1983). Los estudios sobre competición interespecífica son numerosos, y han proliferado de manera particular en los últimos años (Schoener, 1982).

Rand (1962) observó que **Anolis chlorocyanus**, **A. distichus** y **A. cybotes**, las tres especies comunes de anolis de Santo Domingo, no se encontraban distribuidas por igual en los árboles que cohabitan.

Observó que **A. chlorocyanus**, el anolis verde, se suele encontrar mayormente en la parte alta o copa de los árboles; **A. distichus**, o anolis de la corteza, se encuentra casi exclusivamente en el tronco; y **A. cybotes** o "anolis cabezón" en el tronco y el suelo. En otras palabras, a pesar de ser especies sintópicas, se encontraban ocupando microhabitats diferentes. Luego, estudiando los anolinos de Puerto Rico, definió el concepto de **habitat estructural** (Rand, 1964).

El habitat estructural está definido básicamente por la altura sobre el suelo y el grosor de la percha utilizada por los anolinos. Al estudiar estadísticamente la distribución de las especies, se observa que éstas difieren en su habitat estructural.

Como el nicho ecológico tiene muchos componentes, el habitat estructural sería sólo un componente del nicho. Es importante, porque permite la separación espacial de las especies, lo cual permite a la vez separar la utilización de otros recursos, principalmente alimenticios.

Otro factor importante en la distribución espacial de los anolinos es el factor climático, relacionado con su preferencia por estar principalmente al sol o a la sombra y se le ha llamado el **nicho climático** (Williams, 1983).

Este mismo autor ha señalado la similitud de formas de anolinos que se observan en diferentes islas antillanas. Sin embargo, numerosos estudios han permitido conocer que existe mayor parentesco evolutivo entre las especies de una isla, que entre especies similares de islas diferentes. Por ejemplo, los que nosotros llamamos regularmente "saltacocotes", pertenecen al grupo de los llamados anolis gigantes.

Nuestra isla tiene tres especies diferentes, Cuba cinco, Jamaica una y Puerto Rico dos. De primera intención, se tiende a pensar que estas especies deben presentar mayor parentesco evolutivo entre ellas. Sin embargo, hoy se sabe que no es así, y que presentan mayor parentesco con otras especies de sus respectivas islas (Williams, 1976; 1983).

Williams (1972) propone el término de **ecomorfo** para definir estas especies. Es decir, un grupo de animales que muestran correlación entre morfología, ecología y comportamiento, pero no linaje evolutivo. El concepto ha sido usado generalmente para grupos muy divergentes y sin parentesco próximo y referido como **ecotipo**. Sin embargo, en este caso se trata de especies de un mismo género, **Anolis**, y dentro de un mismo archipiélago, Las Antillas (Williams, 1983).

De manera, que los "saltacocotes" anteriormente mencionados, constituyen ejemplos de ecomorfos.

El mismo Williams define las características básicas de los principales tipos de ecomorfos y que mencionamos a continuación:

El gigante de la copa, con un tamaño mayor de 100 mm en su longitud hocico-ano, generalmente verde con o sin patrones. Enano de las ramitas, menor de 50 mm, gris a liqueñado. Del tronco-copa, mayor de 70 mm, verde, algunas veces grisáceo. Del tronco, menor de 50 mm y de color variable. Del tronco-suelo, mayor de 60 mm, generalmente marrón con diseños. Por último, de la hierba-arbustos, menor de 50 mm, con una línea distintiva lateral o dorsal en ambos sexos.

Si pensamos nuevamente en un árbol, vemos que éste puede ofrecer diferentes nichos estructurales para los anolis. La copa del árbol puede estar habitada por tres tipos de ecomorfos diferentes. Los anolinos gigantes, conocidos por nosotros como "saltacocotes", son los más grandes del género, y viven siempre en la copa de los árboles. Por su tamaño y, consecuentemente, su peso, usan primordialmente las ramas más gruesas de la copa y pueden capturar mayores presas. Los enanos de las ramitas son pequeños y utilizan las ramas más débiles de la copa. Los del tronco-copa, son intermedios en tamaño, y usan las ramas de grosor intermedio y también el tronco del árbol, primordialmente en sus partes más altas. **A. chlo-rocyanus**, nuestro lagarto verde, pertenece a esta categoría, al igual que el mencionado **A. porcatus**. Los ecomorfos del tronco se mantienen prácticamente en el mismo, sin bajar o subir a la copa. Este es el caso de **A. distichus** o anolis de la corteza. Los del tronco-suelo, suelen perchar en las partes medias a bajas del tronco, con la cabeza hacia abajo, y con frecuencia bajan al suelo. A esta categoría de ecomorfo pertenece **A. cybotes**. Los anolis de la hierba-arbustos, son lagartos de cuerpo y cola proporcionalmente muy alargados y delgados que, como el nombre implica, se encuentran en las plantas herbáceas y arbustivas bajas, sobre perchas generalmente muy delgadas. Nosotros solemos llamar "calcalí" a este tipo de especies (Ver Fig. 2)

Decíamos que Williams enumera cinco especies sintópicas de anolis en los alrededores de la ciudad de Santo Domingo; incluye, además de las tres especies que primero mencionamos, un saltacocotes o gigante de la copa, **Anolis baleatus**, y un anolis de la hierba, **A. semilineatus**. Estas dos especies parecen ser las primeras en desaparecer de áreas perturbadas y por tanto sólo se observan ya en algunas localidades de los alrededores de Santo Domingo con ciertas características especiales, como son las áreas protegidas del Jardín Botánico y del Parque Zoológico. En lugares como el Parque Mirador del Sur, estas dos últimas especies no se observan.

Hemos visto cómo el tamaño de las especies y su distribución

espacial impide en parte la competencia por explotación interespecífica.

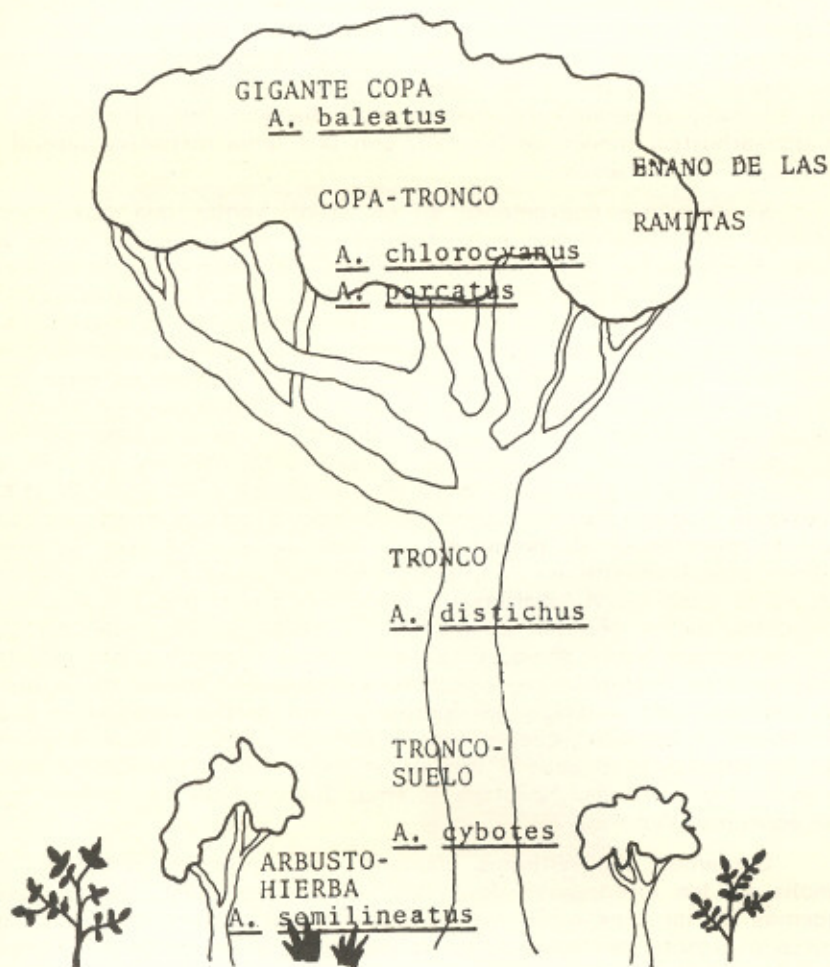


Fig. 2. Distribución de los principales tipos de ecomorfos de Williams de las especies de anolis de la ciudad de Santo Domingo.

El tamaño no sólo hace que se presente una distribución espacial específica, sino que refleja diferencias en los hábitos alimenticios. Las especies más grandes poseen un hocico mayor y más fuerte y pueden capturar presas de mayor tamaño (Schoener, 1982).

Una característica notoria, ya mencionada en los anolinos, es la presencia generalmente de un marcado dimorfismo sexual, siendo el tamaño una de las principales diferencias intraespecíficas entre los sexos.

El macho de **A. baleatus** o "saltacocotes" puede llegar a medir hasta 180 mm de longitud hocico-ano, y las hembras hasta 148 (Schwartz, 1974). El macho de **A. porcatus**, lagarto verde cubano, introducido, hasta 89 mm y la hembra 64 mm. El **A. chlorocyanus**, nuestro lagarto verde de Santo Domingo, 73 mm el macho y 52 la hembra. El macho de **A. cybotes** alcanza los 74 mm y la hembra 58. El **A. distichus**, 57 y 44 mm, respectivamente (Arias, 1985; Arias e Incháustegui, sin publicar). Finalmente el macho de **A. semilineatus**, lagarto de la hierba, alcanza un tamaño de 40 mm (Cochran, 1941).

Esto nos permite ver qué tamaños adultos de las diferentes especies sintópicas no coinciden, evitándose así en parte la competición interespecífica. Pero no solamente no conciden los tamaños de las diferentes especies, sino que existe además una diferencia marcada de tamaño entre las hembras y los machos de una misma especie, que tiende a evitar la competición intraespecífica. Al ser los machos más grandes, pueden consumir presas de mayor tamaño, reduciéndose así la competencia (Schoener, 1982). (Ver Fig. 3)

Anolis porcatus, el lagarto verde cubano, pertenece al mismo tipo de ecomorfo que **A. chlorocyanus**. Ambos se adaptaron al mismo habitat estructural, pero en islas diferentes. Originalmente surgieron como especies alopátricas. Al ser puestos en condiciones de simpatria, aparentemente ocupan un nicho muy similar, y **A. porcatus** se expande en la actualidad por la ciudad de Santo Domingo (Incháustegui y Arias, 1986) en donde está desplazando a **A. chlorocyanus** (Arias, 1985), por competición explotativa interespecífica.

Otro factor ya mencionado que permite la separación del nicho es el factor climático. Hertz (1979) revisó la sensibilidad al calor en el género **Anolis**. Esta se encuentra directamente relacionada con la adaptación al ambiente de la especie, presentando por lo general, menor resistencia las especies de lugares más fríos y viceversa. Igualmente, se sabe que algunas especies son **termorreguladoras activas** y otras **pasivas**. Es decir, que los primeros suelen buscar, principalmente aseándose, mantener una temperatura preferida del cuerpo, mientras que los segundos se mantienen más próximos a la temperatura ambiental (Huey y Webster, 1976; Hertz, 1983).

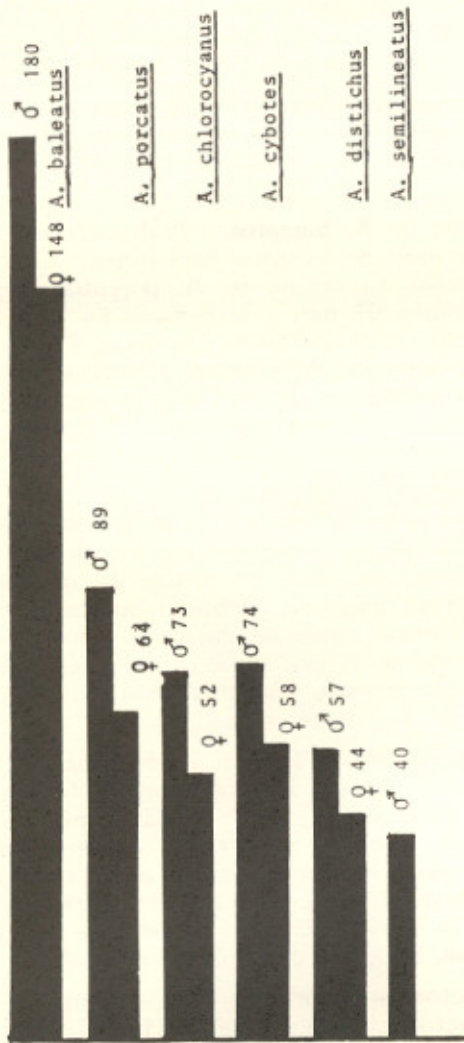


Fig. 3. Longitud hocico-ano en mm de 6 especies de anolinos (1 introducido), de los alrededores de la ciudad de Santo Domingo.

A este cuadro general se le añade la historia geológica compleja de La Española, dividida hasta hace poco geologicamente hablando en dos paleoislas (Schwartz, 1980; Inchaústegui, 1986). Esto hizo que hubiera dos centros de colonización y evolución independientes. Además han surgido **Aloespecies** y **vicariantes climáticas**. Las aloespecies, o especies alopátricas, son especies muy similares que surgieron separadas y que presentan poca diferencia en morfología y en diferencias climáticas. **A. cybotes** y **A. marcanoi**, en la Provincia de Peravia, son ejemplos de aloespecies.

A. chlorocyanus, el lagarto verde, es reemplazado en el suroeste por **A. coelestinus**, un ecomorfo similar, que en esa zona ocupa el nicho de copa-tronco. **A. distichus** presenta como vicariante climático a **A. brevirostris**, una especie muy similar a **A. distichus**, pero que se encuentra en lugares más secos. **A. cybotes** presenta también a **A. whitemani** como vicariante climático de lugares más secos.

Las especies vicarias son las que pertenecen a un mismo grupo taxonómico (un mismo género, por ejemplo), tienen semejantes características de adaptación, o pertenecen a un mismo tipo ecológico o nicho, pero sus áreas no se superponen (Margalef, 1982). Las vicarias climáticas, son especies muy próximas, con asociaciones climáticas modales que difieren grandemente, así como también presentan marcadas diferencias climáticas (Williams, 1983).

Todo lo visto nos permite comprender mejor por qué una isla como La Española pueda tener 37 especies del género **Anolis**.

Entre otros conceptos ecológicos que han sido estudiados en el género se encuentra el de anolis por isla (Williams, 1972; Hertz, 1979; Williams, 1983). Esto también parece ocurrir con **A. altavelensis**, hasta el presente único anolis conocido de la isla Alto Velo (Inchaústegui, observación personal).

IV. EVOLUCION

Hoy en día se acepta que la colonización de las antillas tuvo que realizarse a través del mar, en el caso de las especies terrestres de la fauna que no pudieron llegar por el aire, siendo transportadas por balsas flotantes formadas por troncos, ramas y otros restos de vegetación, arrastradas por las corrientes marinas. Los reptiles se encuentran entre los vertebrados mejor adaptados para resistir este transporte (Darlington, 1957; King, 1962).

Los anolinos ancestrales debieron llegar, por tanto, por esta vía de las tierras continentales; Williams (1967; 1972) discute la ecología de la colonización y el origen y evolución de los anolinos en faunas insulares complejas en las antillas. En el caso particular

de La Española se ha considerado que la situación es más compleja, por haber estado formada por dos paleoislas, la llamada isla del sur, al sur del Valle de Neiba y del Cul de Sac, y la isla del norte, al norte de esta misma llanura. Esto permitió la colonización y evolución en dos centros independientes que luego se fusionaron y se entremezclaron en parte (Schwartz, 1980; Incháustegui, 1986).

Se considera que los primeros anolinos en llegar a las Antillas debieron ser ya animales arbóreos y que las especies colonizadoras debieron tener una mayor vagilidad o movilidad que otras especies similares.

Una vez que una especie logra colonizar una nueva área o isla, comienza a expandirse. Por razones diversas, algunas poblaciones pueden quedar geográficamente aisladas. Con el transcurrir del tiempo pueden variar, y estas variaciones si son genéticas tienden a producir subespecies y especies diferentes. Generalmente para que esto suceda tiene que interrumpirse el flujo genético entre las poblaciones. Es decir, no debe haber reproducción entre miembros de las dos poblaciones.

Cuando el flujo genético es interrumpido por aislamiento geográfico y se produce la **especiación** o formación de especies, separadas geográficamente, se le llama a este tipo **especiación alopátrica**.

La gran mayoría de los anolinos antillanos actuales son endémicos de una isla, o banco de islas. De manera que estas especies debieron evolucionar en sus respectivos lugares de distribución actual. Es decir, que los colonizadores que llegaron de los continentes debieron ser pocos, y haberse diversificado luego. Esta gran diversidad de especies que surgen a partir de unos pocos ancestrales constituyen un ejemplo de **radiación evolutiva**.

Mayr, Carson y otros investigadores infieren que en las islas oceánicas pueden surgir especies a partir de un número muy reducido de especies **fundadoras**, como se les ha llamado a estas especies colonizadoras (Dobzansky et al, 1980). Estas especies encuentran nichos ecológicos desocupados, muchos de los cuales eventualmente pasan a ocupar, al diversificarse, irradiándose y formando nuevas especies.

Williams (1976) considera que los **Anolis** de las Antillas surgieron a partir de sólo tres colonizaciones de origen continental; también considera (1983) que todas las especies de **Anolis** simpátricas actuales debieron de surgir por **evolución alopátrica**. Una vez aisladas geográficamente, interrumpido el flujo genético, debieron surgir variaciones en las poblaciones, desarrollándose

mecanismos de aislamiento reproductor entre las poblaciones separadas. Al reunirse de nuevo, a través del tiempo y por circunstancias diversas, se convierten en especies simpátricas, o aún más, sintópicas.

Sin embargo, ya no será posible para ellas el entrecruzamiento y flujo genético, en la generalidad de los casos.

Los **mecanismos de aislamiento reproductivo** son aquellos que impiden el entrecruzamiento entre poblaciones diferentes, generalmente especies. En los anolinos estos mecanismos se encuentran muy desarrollados en su comportamiento territorial y de cortejo.

El saco gular, que ya habíamos mencionado como característica distintiva del género, se usa para dar señales visuales. Estas señales se producen por extensión y cierre del pliegue cutáneo del saco gular, unido a movimientos estereotipados de la cabeza y el cuerpo. La forma, el tamaño y los colores del saco gular son específicos. Cada especie, y en muchos casos cada subespecie, tiene estos parámetros que les son característicos. De esta manera, la combinación en secuencia de extensiones consecutivas del saco gular, unida a la secuencia y frecuencia de los movimientos de la cabeza y del cuerpo, dan señales exclusivas, propias de cada especie.

Como especies territoriales, cuando un macho se adentra al territorio de otro, se producen despliegues visuales de este tipo, y se suelen formar una **cresta nugal** y una **cresta dorsal** (pliegues cutáneos que se forman temporalmente a lo largo de la línea media de la región nugal y dorsal del cuerpo). (Ver Fig. 1). Esto puede incluir combates, que generalmente son muy ritualizados y con poco daño para los combatientes. También la secuencia y frecuencia de las señales visuales del cuerpo pueden servir como señales de cortejo. Como estas señales son específicas, normalmente las hembras responden a las señales de los machos de su propia especie, actuando, como habíamos dicho, como mecanismo de aislamiento reproductor, que tiende a impedir el entrecruzamiento entre especies diferentes.

Uno de los pioneros en estudios de comportamiento agresivo en reptiles es Carpenter (1967) y Ruibal (1967). Ambos se encuentran entre los primeros autores en relacionar estos tipos de comportamiento con la evolución de los anolinos antillanos. Más tarde Jenssen (1977) estudia también la evolución de los patrones de comportamiento en **Anolis**.

Algunas de nuestras especies han sido estudiadas con algún detalle desde este punto de vista: **A. chlorocyanus** (Garcea y Gorman, 1968), **A. distichus** y **A. cybotes** (Jenssen, 1983) y **A. cybotes** y **A. marcanoi** (Losos, 1985) se encuentran entre ellas.

Jenssen (1983) encontró que, de todas las especies estudiadas del género **Anolis**, **A. distichus** presenta el menor repertorio de despliuges y **A. cybotes** el más grande de todos los hasta ahora conocidos.

Otros parámetros que se han tomado en cuenta para el estudio de la evolución y taxonomía de los anolinos, han sido parámetros osteológicos, bioquímicos y genéticos.

Basándose en diversas características óseas, Etheridge (1960) dividió a los **Anolis** en dos grupos principales, que han sido llamados **Alpha** y **Beta**. La característica principal para dividir estos grupos, es la presencia o ausencia de un proceso transversal de las vértebras caudales distales. Aquellos **Anolis** que carecen de este proceso, forman el grupo alpha; y los que lo poseen, el grupo beta.

Jamaica sólo tiene betas, Cuba posee ambos tipos; La Española, Puerto Rico, Islas Vírgenes y Antillas Menores, sólo alphas (Williams, 1967; 1976). El género **Chamaelinorops**, monotípico y endémico de La Española, es sin embargo considerado del tipo beta (Forsgaard, 1983).

Además, Etheridge (1960) consideró el número de **costillas inscripcionales** que forman parte del esqueleto abdominal endocondral de los lagartos, y en los **Anolis** incluyen un número de chevrones fijos y flotantes que son específicos para las especies y grupos de especies. Así mismo, consideró también el tipo de interclavícula. Los anolinos alphas se dividen en dos subsecciones de acuerdo a la forma "en flecha" o en "T" de la interclavícula. Además, la escultura mandibular, que se encuentra sólo en anolis adultos de algunas especies, se ha tomado en cuenta.

A pesar de esto, las divisiones propuestas por Etheridge en base a caracteres óseos se encuentran siendo revisadas en la actualidad (Williams, 1983; Gorman et al, 1983).

Gorman y Dessauer (1965) encontraron que las relaciones taxonómicas y evolutivas de anolinos antillanos podían ser estudiadas a través del conocimiento de sus proteínas sanguíneas, principalmente las **transferrinas**, globulinas beta del suero que fijan y transportan hierro, y las **hemoglobinas**. También Gorman y Dessauer (1967) reportan que dentro del grupo **Anolis** las **deshidrogenasas lácticas** exhiben pocas diferencias, las **hemoglobinas** son de variabilidad intermedia y las **transferrinas** son muy variables. Todas estas proteínas son útiles como caracteres taxonómicos a diferentes niveles.

Anolis marcanoi ha sido descrito por Williams (1975) como una **especie gemela** de **Anolis cybotes**. Mayr define a las especies

gemelas como parejas o grupos aún mayores de especies relacionadas, las cuales son tan similares que se consideran pertenecientes a una misma especie hasta que un análisis más satisfactorio corrija este error (Losos, 1985).

Los anolinos presentan muchos ejemplos de especies gemelas. En nuestra isla, los anolinos verdes del grupo *A. chlorocyanus*, presentan una especie gemela de lugares áridos, *A. coelestinus*. Las tres especies de saltacocotes (*A. ricordi*, *A. baleatus* y *A. bahonae*) y las cuatro especies del complejo *A. brevirostris*, sirven de ejemplos.

Algunas de estas especies gemelas se han reconocido o confirmado según estudios bioquímicos. Tal es el caso de *A. marcanoi* (Webster, 1975) y del complejo de especies de *A. brevirostris* (Webster y Burns, 1973; Arnold, 1980). Así mismo Hertz (1976) estableció el parentesco de *A. alumina* con *A. semilineatus* y *A. olsoni* según estudios electroforéticos.

Estudios cariotípicos también se han realizado en el género *Anolis* para establecer parentesco filogenético. Un cariotipo con 6 pares de macrocromosomas y 12 pares de microcromosomas ha sido considerado como primitivo para lagartos en general y para la familia iguanidae en particular (Gorman y Atkins, 1969).

En *Anolis* se presentan 6 pares metacéntricos de macrocromosomas y 12 pares de microcromosomas, no presentándose heteromorfismo sexual, condición considerada como primitiva.

La reducción del $2n=36$ y la presencia de heterocromosomas se consideran derivados.

Anolis cybotes presenta un cariotipo primitivo con un número diploide de 36 cromosomas, 6 pares de macrocromosomas metacéntricos y 12 pares de microcromosomas sin heteromorfismo y cromosómico. *A. distichus* presenta un número diploide de 33 cromosomas en los machos y 34 en las hembras. De estos, 5 pares son de macrocromosomas metacéntricos, 2 pares de tamaño mediano intermedio, 8 pares de microcromosomas. Los machos poseen 3 cromosomas sexuales, 1 Y submetacéntrico y 2 X heteromórficos acrocéntricos ($X_1 X_2$). Las hembras poseen 4 cromosomas sexuales ($X_1 X_1 X_2 X_2$) (Gorman et al, 1983).

Williams (1983) considera que el tamaño y complejidad de la fauna anolina se debe en parte a dos componentes principales: la gran diversibilidad del nicho de los anolinos y el fenómeno de que muchas especies se encuentran todavía a "medio evolucionar" con una radiación evolutiva activa.

Con todo esto se ha podido ver cómo los anolinos antillanos,

y en muchos casos, nuestras especies, han servido como modelos para numerosos estudios biológicos, principalmente en los campos de biogeografía, ecología y evolución. Debemos, por tanto, preocuparnos más por difundir en nuestro medio estos conocimientos. Usar más los anolinos para ilustrar nuestras clases a todos los niveles posibles, realizar estudios propios, y realizar acciones encaminadas a proteger aquellas especies que hoy en día se encuentran amenazadas por los disturbios ambientales ocasionados por el hombre.

BIBLIOGRAFIA

- Arias, I. **Anolis chlorocyanus y Anolis porcatus (Sauria: Iguanidae) en la ciudad de Santo Domingo.** Tesis. Depto. de Biología. Universidad Autónoma de Santo Domingo, 1985.
- Arias, I. y S.J. Incháustegui. **Algunos aspectos de la densidad de población de Anolis distichus y A. cybotes (Sauria: Iguanidae) en un área de la ciudad de Santo Domingo.** Resumen, Segunda Jornada Científica. Academia de Ciencias de la República Dominicana, 1984.
- Arias I.; C.M. Rodríguez y S.J. Incháustegui. **Análisis del contenido estomacal de Anolis chlorocyanus y Anolis porcatus.** 7mo. Simposio de la Fauna de Puerto Rico y El Caribe. Recinto Universitario de Humacao, 1986.
- Arnold, D. L. "Geographic variation in *Anolis brevirostris* (Sauria: Iguanidae) in Hispaniola". **Brevoria** (461): 1-31, 1980.
- Blackwelder, R. E. **Taxonomy.** John Wiley & Sons, 1967.
- Carlquist, S. **Island Life: A Natural History of the Islands of the World.** Garden City, N. Y.: Natural History Press, 1965.
- Carpenter, C.C. "Agresion and Social Structure in Iguanid Lizards". En: Milstead, W.W. (ed.) **Lizard Ecology, A Symposium.** University of Missouri Press, 1967. pp. 87-105.
- Cochran, D.M. "The herpetology of Hispaniola". **Bull. U.S. Natl. Mus.** (177), 1941.
- Darlington, P.J. **Zoogeography: the Geographical Distribution of Animals.** New York: John Wiley & Sons, 1957.
- De la Fuente, S. **Geografía Dominicana,** 1975.
- Dobzansky, T.; F.J. Ayala; G.L. Stebbins y J.W. Valentine. **Evolución.** Barcelona: Ediciones Omega, 1980.

- Etheridge, R. **The Relationships of the Anolis (Reptilia: Sauria: Iguanidae): an interpretation Based on Skeletal Morphology.** Ann Arbor, Michigan: University Microfilms, 1960.
- Fitch, H.S. "Sexual Size Differences in Mainland Anoles". **Occ. Papers. Mus. Nat. History.** Univ. of Kansas, (50): 1-21, 1976.
- , **Variation in Clutch and Litter Size in New World Reptiles.** Kansas: Mus. Nat. History of the Univ. of Kansas, Misc. Pub. No. 76, 1985.
- Fitch, H.S. y D.M. Hillis. "The **Anolis** Dewlap: Interspecific Variability and Morphological Associations with Habitat". **Copeia**, (2): 315-323, 1984.
- Forsgaard, K. "The axial skeleton of **Chamaelinorops**. En: Rhodin, A. G. J., y K. Miyata (eds.), **Advances in Herpetology and Evolutionary Biology.** Cambridge, MA.: Museum of Comparative Zoology, 1983. pp. 284-295.
- Garcea, R. y G. Gorman. "A difference in male territorial display behavior in two sibling species of **Anolis**". **Copeia** (2): 419-420, 1968.
- Gill, F.B. "Introduction". En: Gill, F.B. (ed.) **Zoogeography in the Caribbean.** The 1975 Leidy Medal Symposium. Spec. Pub. No. 13. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1978. pp. 1-3.
- Gorman, G.C. y L. Atkins. "The relationships of the **Anolis** of the **roquet** species group (Sauria: Iguanidae) II. Comparative chromosome cytology. **Syst. Zool.** (16): 137-143, 1967.
- Gorman, G.C., D.G. Buth; M. Soulé y S.Y. Yang. "The relationships of the **Anolis cristatellus** Species Group: electrophoretic and Karyotypic studies". En: Rhodin, A. G.J. y K. Miyata (eds.) **Advances in herpetology and evolutionary biology.** Cambridge, MA.: Mus. Comp. Zool. 1983. pp. 626-642.
- Gorman, G.C. y H. Dessauer. "Hemoglobin and transferrin electrophoresis and relationships of island populations of **Anolis** lizards". **Science** (150): 1454-1455, 1965.
- , "The relationships of **Anolis** of **roquet** group. II. Comparative chromosome cytology". **Syst. Zool.** (16): 137-143, 1967.
- Gorman, G.C. y R. Hardwood. "Notes on population density, vagility and activity pattern in the Puerto Rican grass lizard, **Anolis pulchellus** (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae)". **J. Herpetol.** 11 (3): 363-368, 1977.
- Graham, J.B.; Smith. **Contribution to Zoology** 176. 1974. pp. 1-8.

- Henderson, R.W.; A. Schwartz y S.J. Incháustegui. "Guía para la identificación de anfibios y reptiles de la Hispaniola". **Mus. Nac. Hist. Nat.**, Santo Domingo, Ser. Mongr. (1): 1-128, 1984.
- Hertz, P.E. *Anolis alumina*, new species of grass anole from the Barahona Peninsula of Hispaniola. **Breviora** (437): 1-19, 1976.
- ."Eurythermy and niche breadth in West Indian *Anolis* lizards: a reappraisal". En: Rhodin, A.G.J. y K. Miyata (eds.) **Advances in Herpetology and Evolutionary Biology**. Cambridge, MA.: Mus. Comp. Zool., 1983. pp. 473-483.
- Huey, R.B. y T.P. Webster. "Thermal biology of *Anolis* lizards in a Complex fauna: the *crstatellus* group of Puerto Rico". **Ecology**, (56): 445-452, 1976.
- Incháustegui, S.J. La herpetogeografía en la Península de Barahona, **Rev. Conferencias**. MNHNSD. En prensa. 1986.
- Incháustegui, S.J. e I. Arias. **Distribución geográfica de *Anolis porcatus* en la República Dominicana**. 7mo. Simposio de la Fauna de Puerto Rico y El Caribe. Departamento de Biología. Universidad de Puerto Rico, Humacao, 1986.
- Jenssen, T.A. "Evolution of anoline lizard display behavior". **Amer. Zool.** (17): 203-215, 1977.
- ."Display behavior of two Haitian lizards, *Anolis cybotes* and *Anolis distichus*". En: Rhodin, A.G.J. y Miyata (eds.), **Advances in Herpetology and Evolutionary Biology**. Cambridge, MA.: Museum of Comparative Zoology, 1983. pp. 552-569.
- Losos, J.B. "Male aggressive behavior in a pair of sympatric sibling species". **Breviora** (484): 1-30, 1985.
- Mac Arthur, R.H. y E.O. Wilson. **The theory of Island Biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 1967.
- Margalef, R. **Ecología**. 4ª reimpresión. Barcelona: Ediciones Omega, 1982.
- Moermond, T.C. "Competition between *Anolis* and birds: a reassessment". En: Rhodin, A.G.J. y K. Miyata (eds.) **Advances in Herpetology and Evolutionary Biology**. Cambridge, MA.: Museum of Comparative Zoology, 1983. pp. 507-520.
- Peterson, J.A. "Evolution of the subdigital pad of *Anolis*. 1. Comparisons among the anoline genera". En: Rhodin, A.G.J. y K. Miyata (eds.). **Advances in Herpetology and Evolutionary Biology**. Cambridge, MA.: Museum of Comparative Zoology, 1983. pp. 245-284.

- Pérez-Rivera, R. "Nota sobre el habitat, los hábitos alimentarios y los depredadores del lagarto *Anolis cuvieri* (Lacertilia: Iguanidae) de Puerto Rico". *Carib. J. Sci.* 21 (3-4): 101-103, 1985.
- Pielou, E.C. 1979. *Biogeography*. New York: John Willey & Sons, 1979.
- Rand, A.S. "Notes on Hispaniolan herpetology. 5. the natural history of three sympatric species of *Anolis*". *Breviora* (154): 1-15, 1962.
- , "Ecological distribution in anoline lizards of Puerto Rico". *Ecology*, 45 (4): 745-752, 1964.
- Rand, A.S. y E.E. Williams. "The anoles of La Palma: aspects of their ecological relationships". *Breviora* (327): 1-18, 1969.
- Rosen, D.E. "A vicariance model of Caribbean biogeography". *Syst. Zool.*, (24): 341-364, 1975.
- Ruibal, R. "Evolution and behavior in West Indian anoles". En: Milstead, W.W. (eds.) *Lizard ecology and symposium*. Univ. of Missouri, Columbia, MO.: Univ. of Missouri Press, 1967. pp.116-140.
- Schoener, T.W. "Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats". *Ecology*, 51 (2): 408-418, 1970.
- , "Competition and the niche". En: Gans, C. y D.W. Tinkle (eds.) *Biology of the Reptilia*, Vol. 7. New York, NY.: Academic Press, 1977. pp. 35-136.
- , "The Controversy over Interspecific Competition". *Am. Sci.* (70): 586-595, 1982.
- Schwartz, A. "An analysis of variation in the Hispaniolan giant anole, *Anolis ricordi* Dumeril y Bibron". *Bull. Mus. Comp. Zool.* 146 (2): 89-146, 1974.
- , "Some aspects of the herpetogeography of the West Indies". *Acad. Nat. Sci. Philadelphia. Spec. Publ.* (13): 31-53, 1978.
- , "The herpetogeography of Hispaniola, West Indies". *Stud. Fauna Curaçao and Carib. Isl.* (189): 86-127, 1980.
- Schwartz, A. y R. W. Henderson. *A Guide to the Identification of the Amphibians and Reptiles of the West Indies Exclusive of Hispaniola*. Milwaukee: Milwaukee Public Museum, 165 p. 1985.
- Schwartz, A. y R. Thomas. "A check-list of West Indian amphibians and reptiles". *Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Publ.* (5): 1-35, 1975.
- Villee, C.A. *Biología*. 7ª Edición. México: Editorial Interamericana, 1982.

- Vitt, L.J.; J.D. Congdon y N.A. Dickson. "Adaptative Strategies and Energetics of tail autotomy in lizards". **Ecology** (58): 326-337, 1977.
- Webster, T.P. "An electrophoretic comparison of the Hispaniolan lizards **Anolis cybotes** and **A. marcanoi**". **Breviora** (431): 1-8, 1975.
- Williams, E.E. "The ecology of colonization as seen in the zoogeography of anoline lizards on small islands". **Quart. Rev. Biol.** (44): 245-289, 1969.
- ."Origin of Faunas. Evolution of lizards congeners in a complex island fauna: a trial analysis". **Evolutionary Biology**, (6): 47-88, 1972.
- ."Anolis marcanoi new species: sibling to **Anolis cybotes**: description and field evidence". **Breviora** (430): 1-9, 1975.
- ."West Indian anoles: a taxonomic and evolutionary summary. 1. Introduction and a species list". **Breviora** (440): 1-21, 1976.
- ."Ecomorphs, faunas, island size, and diverse end points in island radiation of **Anolis**". En: Huey, R.B.; E.R. Pianka y T.W. Schoener (eds.). **Lizard Ecology**. Cambridge, MA.: Harvard Univ. Press, 1983. pp. 326-370.
- Williams, E.E. y A.S. Rand. "Species recognition, dewlap function and faunal size". **Amer. Zoo.** 17 (1): 261-276, 1977.