

RESPUESTAS AGONISTICAS FRENTE A INVASIONES
TERRITORIALES EN LAGARTOS
DEL GENERO ANOLIS

Ana Mercedes Henríquez* / Celeste Mir** / Francisco Núñez***

RESUMEN

La defensa de un territorio se manifiesta en comportamientos agonísticos frente a un invasor. La agresión es la expresión etológica más común en este tipo de situaciones. El presente estudio evalúa las interacciones competitivas del lagarto endémico *Anolis chlorocyanus* frente a la especie introducida *Anolis porcatius*, analizando los patrones conductuales desplegados por ambas especies al momento de entrar en contacto. Los sujetos de estudio fueron manipulados experimentalmente en el laboratorio y los resultados demostraron una reacción agonística evidente entre las especies. La presencia de cresta y exhibición del saco gular fueron los dos patrones más intensamente desplegados. No se estableció la existencia de movimientos estereotipados para la especie bajo estudio. De once experiencias de laboratorio obtuvimos respuestas al primer minuto del ensayo en el 75% de las muestras. Se estableció un registro de los patrones conductuales de *A. chlorocyanus* confrontado con la especie foránea y se comparó con su actividad frente a individuos de su misma especie.

* INTEC - Area de Ciencias Básicas y Ambientales.

** Museo Nacional de Historia Natural de Santo Domingo (MNHNSD).

*** Instituto Dominicano de Investigaciones Biológicas (IDIBIO).

Palabras Claves: Agresión, Territorialidad, Anolis, Lagartos, Competencia, Fauna, Antillas, Agonístico, Introducción.

Introducción

Los comportamientos agonísticos, los cuales incluyen una amplia variedad de repertorios caracterizados por la agresión, las amenazas o el exhibir una postura sumisa y de temor, son desplegados por los animales como una forma de resolver sus conflictos. Estos patrones etológicos son parte de la historia natural de los diferentes grupos de animales y en consecuencia representan características adaptativas en función del efecto de la selección natural sobre los mismos. Este es el tipo de fenómeno ampliamente descrito por Darwin en su libro "El Origen de las Especies" para esbozar sus teorías evolutivas, no obstante sus observaciones fueron fundamentadas en atributos morfológicos ya que las manifestaciones del comportamiento animal no eran foco de atención para la época (Gittleman y Decker 1994).

La competencia, inter-específica o intra-específica, se expresa muchas veces en términos agonísticos y la manifestación más frecuente en la naturaleza de esta clase de comportamiento es la agresión (Hoffmann 1994). Esta es una conducta finamente elaborada en muchas especies con la finalidad de establecer un orden jerárquico o derecho a un recurso. Como ejemplo tenemos el área dentro de la cual un animal realiza sus actividades normales diarias, la cual es defendida activamente por quien la habita. Cuando esto ocurre decimos que dicha área constituye el **territorio** de ese individuo y su posesión implica que éste debe ser defendido para asegurar su uso exclusivo. La dominancia territorial no es más que el control de las fuentes alimenticias, el derecho al apareamiento y copulación de las hembras, defensa de los vástagos o el acceso privilegiado a refugios contra los depredadores (Krebs & Davies 1993).

La agresión está conformada por una serie de rituales que raramente llegan a convertirse en reales batallas de contacto físico directo. Evolutivamente la naturaleza ha favorecido el preservar la

integridad de los organismos, de ahí que muchos conflictos son solucionados por los despliegues de formas o vocalización que hacen los animales. De esta manera, todos los individuos de una población mantienen abiertas las oportunidades de participar en futuras competencias, donde el individuo vencedor dependerá siempre de quien sea el oponente (Alcock 1993).

La mejor ilustración para ejemplificar los potenciales resultados de un comportamiento agonístico lo representa el modelo denominado "Teoría de Juegos" (Maynard-Smith 1974, 1979). Este modelo estudia las relaciones costo-beneficio de un comportamiento basándose en el valor intrínseco del mismo. Esto significa que dicha característica etológica está genéticamente determinada en cada especie y por ende es parte de su historia natural. El modelo se puede resumir en tres posibles respuestas desarrolladas por un individuo al momento de confrontar un adversario en una competencia: a) Estrategia del "Halcón", b) Estrategia de la "Paloma" y c) Estrategia del "Burgués".

Cada una de las estrategias representan una alternativa de respuesta. En el caso del "Halcón", ésta consiste en exhibir un comportamiento agresivo que desencadena una lucha intensa entre ambos rivales hasta que uno está seriamente herido e impedido de luchar. Por el contrario, la "Paloma" inicia sus despliegues agresivos convencionales al menor asomo del enemigo pero tan pronto éste envía señales de aceptación del combate y comienza sus maniobras de ataque, esta se retira evitando la confrontación. Por último tenemos la estrategia del "Burgués", quien espera ver las cualidades de su oponente antes de decidir cual de las dos alternativas descritas anteriormente debe utilizar. En caso de enfrentar un "Halcón" esperará el primer ataque para luchar fieramente, sin embargo, cuando está combatiendo con una "Paloma" efectuará el despliegue de agresividad que exhibe su oponente sin llegar a ningún tipo de confrontación directa.

Evaluando la relación costo-beneficio de cada estrategia vemos que tienen sus ventajas y desventajas, excepto por el comportamiento asumido por el "Burgués". Esta última táctica resulta ser más exitosa ya que el animal ha realizado un análisis previo antes

de definir cual será su estrategia. Un "Halcón" siempre será el vencedor al enfrentar una "Paloma" pero corre el riesgo de sufrir graves heridas y la pérdida inútil de energía cuando lucha incesantemente con otro "Halcón". Para una "Paloma" el prolongado despliegue de advertencias a un adversario "Paloma" significa un gasto de energía innecesario, no obstante su estrategia será muy útil frente a un "Halcón" pues sin posibilidades de ganar se beneficiará de retirarse del conflicto rápidamente ahorrando energía e inclusive salvando la vida en determinadas circunstancias.

Algunas especies, entre ellas los lagartos del género *Anolis*, suelen tener enfrentamientos que conllevan serios combates de una amplia intensidad y variado repertorio de acciones (e.g. golpes, mordidas, empujones). Inusualmente estas conflagraciones culminan en la muerte de uno de los oponentes ya que por lo general el animal derrotado emprende la huida. Los casos en el que un contrincante ataca de manera incesante hasta matar a su oponente lo encontramos en especies correspondientes filogenéticamente a linajes diversos, es decir, en aquellas que no guardan ninguna relación evolutiva. Esto permite visualizar que el comportamiento ha tenido orígenes independientes en cada grupo animal y por ende existirán variaciones de una especie a otra. Algunos ejemplos lo constituyen los peces beta, *Betta splendens*. (Obs. personal); los leones, *Felis leo*, (Schaller 1972) y monos macacos, *Macaca sinica* (Dittus 1977). En el primer y segundo caso las manifestaciones de agresividad son motivadas por la defensa de un territorio, mientras el tercer caso, el conflicto entre los monos macacos, es originado fundamentalmente por la lucha entre los individuos adultos por el derecho exclusivo a copular todas las hembras fértiles presentes en un grupo.

La presente investigación tiene como finalidad evaluar la incidencia de comportamientos de agresión entre la especie nuestra *Anolis chlorocyanus* y la especie cubana *Anolis porcatius*, ambas conocidas como lagartos verdes. Se comparan los despliegues agonísticos en enfrentamientos intraespecíficos e interespecíficos. Además se describen los patrones conductuales agresivos que caracterizan a la especie endémica de la Hispaniola. Este trabajo

tiene por objetivo el recabar información que permita entender la relación de competencia entre la especie aborigen y la invasora. Estos conocimientos básicos servirán de plataforma en la estructuración de planes de conservación de la fauna endémica de la República Dominicana.

Características de las especies estudiadas

Las especies objeto de la presente investigación serán descritas siguiendo los estudios taxonómicos efectuados por Schwartz y Henderson (1991).

- *Anolis chlorocyanus* Duméril y Bibron, 1837.

Es un lagarto de tamaño moderado cuya distancia máxima registrada del hocico al ano es de 76 mm en machos y 53 mm en hembras. Es una especie endémica de la isla Hispaniola con una amplia distribución que va desde el nivel del mar hasta los 3,500 pies de altura. Son lagartos que habitan fundamentalmente árboles de hojas anchas pero suelen también ser encontrados en jardines, plantaciones de cacao, cocoteros, uvas de playa y las acacias a la orilla de los caminos. Esta especie descansa con la cabeza y el cuerpo quieto, muy pegado al sustrato. Se mueve lentamente, excepto cuando cambia de árboles que recorre todo el piso rápidamente hasta saltar al otro árbol. Esto es debido a que ellos prefieren pasar cuanto menos tiempo posible en el suelo y por el contrario gustan de estar perchados en el árbol donde consiguen su alimento.

- *Anolis porcatius* Gray, 1840.

Especie endémica de Cuba e introducida a la República Dominicana probablemente desde la década del setenta (Powell et al. 1990). Al igual que *A. chlorocyanus* esta especie tiene un tamaño moderado dentro de los lagartos del género *Anolis*. Los registros de la mayor distancia hocico-ano alcanzan a 73 mm en machos y 51 mm en hembras. De acuerdo a los datos obtenidos para este lagarto

en Cuba podemos decir que habita generalmente en palmas como la *Coccothrinax*, la *Roystonea* o los cocos. También en árboles de plátano o guineo, uvas de playa y manglares a lo largo de la costa. La especie se encuentra ampliamente distribuida en Cuba y es un lagarto asociado a edificaciones humanas, tales como casas, jardines, cercas, etc.

Ambas especies de lagartos presentan un color verde intenso y son de un tamaño similar. Sin embargo, una de las características que permiten un diagnóstico diferenciable de ambas especies es la coloración en el saco gular. Esta estructura es una porción de piel doblada que cuelga de la garganta en los lagartos. Normalmente este saco no se ve pero puede ser extendido como una pantalla cuando el macho está atrayendo una hembra o defendiendo un territorio (Goodenough et al. 1993). La función del saco gular es ofrecer información hacia miembros de la misma especie de distinto o igual sexo y hacia miembros de otras especies, siendo un eficiente mecanismo de comportamiento agonístico entre los machos (Fig. 1). En el lagarto anolino de la isla Hispaniola (*A. chlorocyanus*) el saco gular presenta una coloración azul de intensidades variables, mientras que el lagarto cubano (*A. porcatus*) tiene un saco gular con una coloración que va de rosado a ligeramente rojizo.

METODOLOGIA

Individuos Experimentales

Se capturaron ejemplares de *Anolis chlorocyanus* y de *Anolis porcatus* los cuales fueron medidos en el laboratorio para establecer las correlaciones de tamaño entre los sujetos experimentales (Tabla 1). Los lagartos pertenecientes a la especie de la Hispaniola fueron denominados "residentes" y constituyeron el objeto de las observaciones mientras que los especímenes de la segunda especie se utilizaron como "invasores". Ambas especies fueron colectadas a mano en zonas del Jardín Botánico Nacional, Plaza de la Cultura, Parque Mirador Sur y áreas verdes de la Universidad Autónoma de Santo Domingo.

Los individuos colectados fueron seleccionados para experimentación si su desarrollo corporal indicaba que eran machos adultos. Fueron mantenidos en el laboratorio en terrarios de 10 gal. Se les alimentó con grillos y agua "ad libitum". Los animales experimentales fueron expuestos al sol de la mañana (10:00 A.M.) por aproximadamente 30 min. diariamente para ayudarlos en la termorregulación de su temperatura corporal.

Algunos individuos permanecieron por 1 ó 2 días en el laboratorio antes de ser usados en las pruebas. Otros fueron capturados y utilizados el mismo día. Antes de comenzar las observaciones los lagartos fueron expuestos al sol de la mañana (10:00 A.M.) por 10 min. para estandarizar la temperatura del cuerpo de los individuos participantes en cada experimento. Todos los animales fueron liberados después de haber sido usados una vez en las observaciones experimentales.

Comportamiento de Agresión en *A. chlorocyanus*

Los patrones de agresividad de *A. chlorocyanus* fueron observados exponiendo el individuo experimental (residente) a un ejemplar de *A. porcatius* (invasor). Los lagartos fueron observados durante 6 min. durante los cuales todos los patrones de comportamiento desplegados por el residente fueron observados y registrados.

Observaciones preliminares así como investigaciones de otros autores (Losos 1985) indicaron que las respuestas del residente incluían los siguientes despliegues: aproximación al intruso, despliegue del saco gular (Fig. 2a), lagartijas (Fig. 2b), despliegue de cresta e inflar la garganta (Fig. 3a,b), persecución, lucha con o sin mordida y retirada (Tabla 2). Se registró la ocurrencia de cada comportamiento y el momento exacto en que ocurrió dentro de los 6 minutos.

Agresión Intraespecífica vs. Agresión Interespecífica

Para comparar los patrones de comportamiento agresivo de *A. chlorocyanus* hacia miembros de su misma especie y hacia indivi-

duos de otra especie, en este caso, *A. porcatius*, se realizaron observaciones de la conducta del residente en presencia de un invasor. En las observaciones interespecíficas (chl x por) el invasor fue *A. porcatius* y en las pruebas intraespecíficas (chl x chl) se usaron dos *A. chlorocyanus*, considerándose residente el lagarto que permaneció en su terrario e invasor al que fue introducido al momento del experimento.

Se tomaron en cuenta los mismos patrones conductuales descritos anteriormente y el mismo tiempo de observación. Las pruebas interespecíficas (chl x por) se replicaron 8 veces con individuos diferentes y las pruebas intraespecíficas (chl x chl) 3 veces. Los individuos experimentales se aparearon al azar para cada prueba.

Resultados

El análisis de los resultados indica que el período de tiempo que transcurrió después de liberado el intruso hasta el despliegue de la primera actividad agresiva (tiempo de inicio) osciló de 1 a 2 minutos en el caso de los encuentros interespecíficos. En la mayoría de los casos (75%) el tiempo de inicio fue en el primer minuto (Tabla 3). En las pruebas intraespecíficas los lagartos reaccionaron en todos los experimentos durante el primer minuto (Tabla 4).

La primera respuesta observada en las pruebas interespecíficas fue variable aunque el despliegue del saco gular estuvo presente en el 62% de los experimentos. En algunos casos la conducta inicial consistió en una respuesta simple, es decir, los lagartos desplegaron un comportamiento único. Sin embargo, en la mayoría de los experimentos la primera respuesta consistió en un patrón conductual con combinaciones de 2 ó 3 despliegues distintos (Tabla 5). Estas respuestas combinadas ocurrieron tanto cuando el tiempo de inicio fue 1 ó 2 minutos, aunque la combinación "saco-cresta" ocurrió siempre a los 2 minutos (Tabla 6). En las pruebas intraespecíficas también se observaron respuestas simples y combinaciones pero no se pudo determinar un patrón de frecuencia (Tabla 7).

El patrón conductual observado en los encuentros interespecíficos muestra que la mayoría de los casos los despliegues terminaron en

el minuto 5 o antes, por lo que a pesar de que las observaciones se extendieron hasta el minuto 10, sólo reportamos 6 minutos, debido a que después de este momento los lagartos cesaron sus comportamientos agresivos y permanecieron inactivos (Tabla 6).

Considerando cada comportamiento por separado podemos decir que el despliegue del saco gular estuvo presente en 6 de 8 experimentos (75%) seguido de la elevación de la cresta el cual se observó en 5 de 8 experimentos (62%). Observando las respuestas combinadas tenemos que la combinación saco-cresta fue la más frecuente, lucha con mordida (12%), aproximación (25%) y lagartijas (25%); mientras que otras tales como persecución y lucha sin mordida no se observaron.

En las pruebas intraespecíficas el patrón conductual muestra un cese de actividades al sexto minuto. En términos individuales la elevación de la cresta, inflar garganta y despliegue del saco gular fueron los despliegues más frecuentes, aunque cualquier intento de generalización es preliminar debido al reducido número de pruebas (Tabla 8). En sentido general las respuestas fueron estacionarias ya que sólo en uno de los experimentos se registró aproximación al intruso. No se observó un patrón estereotipado en las respuestas aunque se manifestó una cierta tendencia a combinar el despliegue del saco gular con la elevación de la cresta.

Discusión y Conclusiones

Es usual que individuos de una misma especie tengan similares requerimientos de los recursos disponibles y por tanto los territorios generalmente son defendidos de sus conespecíficos. Esta conducta se modifica cuando se trata de individuos de otras especies, frente a los cuales se manifiesta tolerancia en el entendido de que no son reconocidos como competidores. Este efecto de relajamiento o eliminación de la competencia entre especies es debido a la separación de nichos entre sí, es decir que viven en el mismo hábitat pero por la acción de la selección natural han desarrollado comportamientos y características que evitan los conflictos entre ellas. Sin embargo, cuando ocurren introducciones de especies existe la

posibilidad que ambas usen los mismos recursos y por tanto la defensa territorial interespecífica es muy activa. Este es el caso que nos ocupa en el presente estudio, evidenciándose la existencia de comportamientos agresivos entre miembros de la misma especie (*A. chlorocyanus* vs. *A. chlorocyanus*) y entre individuos pertenecientes a especies diferentes (*A. chlorocyanus* vs. *A. porcatus*).

Aunque los resultados no mostraron ninguna diferencia en cuanto a los patrones conductuales en las pruebas intra e interespecíficas, los experimentos "*chlorocyanus* vs. *chlorocyanus*" registraron respuestas aparentemente menos intensas que las pruebas "*chlorocyanus* vs. *porcatus*". Este no era el resultado esperado y una posible explicación es el considerar este tipo de respuesta estacionaria más conveniente evolutivamente, debido a que resultan menos costosas en términos de consumo de energía y riesgos de daños corporales por mordidas. Es de entender que esta conducta de agresividad entre miembros de una misma especie haya sido delineada por la acción de la selección natural y los miembros de la misma especie evolucionaron un comportamiento para lograr la defensa territorial sin llegar a enfrentamientos mayores (Brooks & McLennan 1991).

Otra posible explicación de las variaciones encontradas en la intensidad de la conducta agresiva se debe a la existencia de un refinado sistema de comunicación intraespecíficas que funciona a través de los diferentes y variados despliegues observados (Fleishman 1988, Leal & Rodríguez-Robles 1997). Es probable que frente a una especie diferente se produzca una confusión entre el emisor de la señal y el receptor, lo que obviamente prolongará el comportamiento agonístico. En el caso de los lagartos estudiados esta situación es aún más comprensible ya que ambas especies estaban separadas geográficamente y ha sido la mano del hombre quien las ha puesto en contacto sin que existiese ninguna experiencia previa en la historia natural de cada una.

El despliegue del saco gular usualmente ocurre al principio de los encuentros, tal como pudimos observar en las pruebas intraespecíficas aunque a veces se mantiene a todo lo largo del período. En otras investigaciones se ha encontrado que el nivel de

intensidad de la extensión del saco gular varía según la especie. En *A. marcanol* se pueden observar tres niveles de intensidad (Losos 1985). Los niveles bajo e intermedio implican despliegue parcial del saco sin elevación del cuerpo, mientras que el nivel del máxima intensidad incluye elevación total del cuerpo separando éste del sustrato además de un extendido total del saco mantenido o intermitente. En *A. cybotes* todos los despliegues del saco gular son de igual intensidad y corresponden al nivel bajo de *A. marcanol* (Losos 1985). Los despliegues observados en *A. chlorocyanus* y *A. porcatus* también muestran una intensidad única comparable al despliegue de intensidad baja mencionado anteriormente.

El elevamiento de la cresta de la cabeza es otro patrón conductual muy frecuente durante el estudio realizado, aproximadamente con la misma intensidad que el despliegue del saco gular. Esta cresta es un comportamiento estereotipado en muchos lagartos y sirve como una poderosa señal visual de enfrentamiento. Por otra parte los contactos directos, como las mordidas, fueron las manifestaciones agonísticas menos frecuentes. Esto es consecuente con la evaluación costo-beneficio postulado por la "Teoría de Juegos" y la evolución de comportamientos que minimicen los posibles daños que puedan sufrir los individuos.

Referencias Citadas

- Alcock, J. 1993. *Animal Behavior*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts. 5a. Edición.
- Brooks, D.R. y D.A. McLennan. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Dittus, W.P. 1977. The social regulation of population density and age-sex distribution in the toque monkey. *Behaviour* 63:281-322.
- Fleishman, L.J. 1988. Sensory influences on physical design of a visual display. *Animal Behavior* 36: 1420-1424.
- Gittleman, J.L. y D.M. Decker. 1994. The Phylogeny of Behaviour. En: *Behaviour and Evolution*. P.J.B. Slater y T.R. Halliday (Eds). Cambridge University Press, pags. 80-104.

- Goodenough, J., B. McGuire y R. Wallace. 1993. Perspectives on Animal Behavior. John Wiley & Sons, Inc.
- Hoffmann, A. 1994. Genetic Analysis of Territoriality in *Drosophila melanogaster*. En: Quantitative Genetic Studies of Behavioral Evolution. Christine Boake (Ed.) The University of Chicago Press. Pags. 188-205.
- Krebs, J.R. y N.B. Davies. 1993. An Introduction to Behavioral Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 3a. Edición.
- Leal, M. y J. Rodríguez-Robles. 1997. Signalling displays during predator-prey interactions in a Puerto Rican anole, *Anolis cristatellus*. *Animal Behavior* 54:1147-1154.
- Losos, J.B. 1985. Male aggressive behavior in a pair of sympatric sibling species. *Breviora* 484:1-30. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Maynard Smith, J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *J. of Theoretical Biology* 47:209-221.
- _____. 1979. Games theory and the evolution of behavior. *Proceedings of the Royal Society of Biology*, 205:475-488.
- Powell, R., D.D. Smith, J.S. Parmelee, C.V. Taylor y M.L. Jolley. 1990. Range expansion by an introduced anole: *Anolis porcatus* in the Dominican Republic. *Amphibia-Reptilia*, 11:421-425.
- Schaller, G.B. 1972. *The Serengeti Lion*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Schwartz, A. y R. Henderson. 1991. *Amphibians and Reptiles of the West Indies: descriptions and natural history*. University of Florida Press. Gainesville.

TABLA 1
Datos Morfométricos de los ejemplares utilizados durante el estudio de conducta agonística.

SVL	L COLA	L CAB.	A CAB.	ALT. CAB.	SEXO	ESPECIE	LOCALIDAD	FECHA
78.65	149.35	231.00	11.60	9.45	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	Plaza de la Cultura	16/7/97
52.70	111.05	15.00	7.60	5.75	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	Plaza de la Cultura	16/7/97
80.10	146.15	21.45	12.25	8.90	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	Plaza de la Cultura	16/7/97
77.45	137.90	21.40	11.90	9.05	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	Parque Mirador Sur	22/7/97
71.30	-	19.45	10.90	8.60	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	Parque Mirador Sur	22/7/97
65.75	138.00	13.50	10.45	7.70	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	Parque Mirador Sur	22/7/97
67.90	140.00	18.10	10.10	8.00	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	Plaza de la Cultura	15/8/97
73.55	149.00	20.45	11.20	8.45	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	Plaza de la Cultura	15/8/97
71.40	138.00	21.65	10.75	9.10	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	Plaza de la Cultura	15/8/97
81.65	150.00	22.65	11.05	8.55	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	Plaza de la Cultura	15/8/97
58.65	107.00	11.65	8.00	6.30	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	Plaza de la Cultura	9/9/97
70.00	-	21.20	11.00	8.00	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	UASD	9/9/97
73.80	130.05	20.00	11.45	8.45	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	UASD	9/9/97
70.10	115.05	19.25	10.45	8.10	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	Plaza de la Cultura	20/10/97
71.10	111.55	19.95	10.50	8.60	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	Plaza de la Cultura	20.10/97
65.65	130.80	18.20	10.00	7.00	M	<i>Anolis chlorocyanus</i>	Plaza de la Cultura	20/10/97
57.30	131.00	17.75	8.60	6.20	M	<i>Anolis porcatius</i>	Jardín Botánico	16/7/97
79.70	172.00	27.05	16.15	10.10	M	<i>Anolis porcatius</i>	Plaza de la Cultura	16/7/97
83.80	138.00	27.20	15.10	10.10	M	<i>Anolis porcatius</i>	Plaza de la Cultura	22/7/97
80.00	149.00	25.00	13.85	9.20	M	<i>Anolis porcatius</i>	Plaza de la Cultura	22/7/97
64.45	124.00	17.75	9.70	6.80	M	<i>Anolis porcatius</i>	Plaza de la Cultura	15/8/97
76.45	-	25.55	13.90	9.65	M	<i>Anolis porcatius</i>	Plaza de la Cultura	15/8/97
82.35	-	26.80	15.35	9.55	M	<i>Anolis porcatius</i>	Plaza de la Cultura	9/9/97
65.65	130.80	18.20	10.00	7.00	M	<i>Anolis porcatius</i>	Jardín Botánico	20/10/97

Tabla 2
Patrones Conductuales desplegados en enfrentamientos
agresivos en lagartos del género *Anolis*.

CONDUCTA	CLAVE	DESCRIPCION
No Respuesta	NOR	Permanecer quieto, sin movimientos del cuerpo cabeza
Lagartijas	LAG	Levantar repetidamente el cuerpo apoyándose en las patas
Aproximación	APR	Moverse hacia el oponente
Persecución	PER	Moverse con rapidez hacia el oponente haciendo que éste se desplace en sentido contrario
Lucha sin mordida	LSM	Contacto cuerpo a cuerpo
Lucha con mordida	LCM	Contacto cuerpo a cuerpo con la boca abierta en contacto con el cuerpo del oponente
Retirada	RET	Dar la espalda al oponente y moverse alejándose de éste
Cresta	CRE	Elevación de las escamas que forman la cresta dorsal
Inflar garganta	GAR	Abultar la zona inferior del cuello sin que haya despliegue del saco gular
Saco gular	SAC	Despliegue del saco gular mostrando los colores de éste.

Tabla 3
Tiempo de inicio de los despliegues de agresividad en encuentros entre *Anolis chlorocyanus* y *A. porcatius* (Competencia Inter-específica).

EXPERIMENTO	TIEMPO DE INICIO (MIN.)
chl x por 2	1
chl x por 4	1
chl x por 5	1
chl x por 6	1
chl x por 7	1
chl x por 8	1
TOTAL DE EXPERIMENTOS QUE INICIARON ACTIVIDAD EN EL PRIMER MINUTO: 6 (75%)	
chl x por 1	2
chl x por 3	2
TOTAL DE EXPERIMENTOS QUE INICIARON ACTIVIDAD EN EL SEGUNDO MINUTO: 2 (25%)	

Tabla 4
Tiempo de inicio de los despliegues de agresividad en encuentros entre *Anolis chlorocyanus* y *A. chlorocyanus* (Competencia Intra-específica)

EXPERIMENTO	TIEMPO DE INICIO (MIN)
chl x chl 1	1
chl x chl 2	1
chl x chl 3	1
TODOS LOS EXPERIMENTOS INICIARON SU ACTIVIDAD EN EL PRIMER MINUTO: 3 (100%)	

Tabla 5
Primera respuesta registrada en enfrentamientos agresivos
entre *Anolis chlorocyanus* y *A. porcatus* (Competencia Inter-
específica).

EXPERIMENTO	CONDUCTA	
	SIMPLE	COMBINACIONES
chl x por 1		SAC-CRE
chl x por 2	SAC	
chl x por 3		SAC-CRE
chl x por 4		SAC-APR
chl x por 5		APR-CRE
chl x por 6		SAC-CRE-GAR
chl x por 7	GAR	
chl x por 8	GAR	

PRIMERA CONDUCTA MAS FRECUENTE: SACO GULAR (62%)

CRE = cresta

SAC = saco gular

GAR = inflar garganta

APR = aproximación

Tabla 6
Patrón conductual desplegado en enfrentamientos agresivos
entre *Anolis chlorocyanus* y *A. porcatius* (Competencia Inter-
especifica).

EXPERIMENTO	PATRON CONDUCTUAL					
	1	2	3	4	5	6
chl x por 1	NOR	SAC-CRE	NOR	NOR	NOR	NOR
chl x por 2	SAC	SAC	NOR	NOR	NOR	NOR
chl x por 3	NOR	SAC-CRE	SAC-LCM-CRE	SAC-CRE	NOR	NOR
chl x por 4	SAC-APR	SAC	APR	NOR	NOR	NOR
chl x por 5	APR-CRE	SAC-CRE	SAC-APR-CRE	SAC-CRE	SAC-APR-CRE	SAC-CRE
chl x por 6	SAC-CRE-GAR	LAG-SAC-CRE	GAR	CRE-GAR	NOR	NOR
chl x por 7	GAR	GAR	GAR	GAR	NOR	NOR
chl x por 8	GAR	GAR-CRE	CRE-GAR	CRE-GAR	NOR	NOR

CRE = cresta
SAC = saco gular
GAR= inflar garganta
APR = aproximación
LCM = lucha con mordida
LAG = lagartija
NOR = no respuesta

Tabla 7
Primera respuesta registrada en enfrentamientos agresivos
entre *Anolis chlorocyanus* y *A. chlorocyanus* (Competencia
Intra-específica).

EXPERIMENTO	CONDUCTA	
	SIMPLE	COMBINACIONES
chl x chl 1	GAR	
chl x chl 2		SAC-CRE-GAR
chl x chl 3	CRE	

PRIMERA CONDUCTA MAS FRECUENTE: NO SE PUDO DETERMINAR UN PATRON DE FRECUENCIA.

CRE = cresta
 SAC = saco gular
 GAR = inflar garganta
 APR = aproximación

Tabla 8
Patrón conductual desplegado en enfrentamientos agresivos
entre *Anolis chlorocyanus* y *A. chlorocyanus* (Competencia
Intra-específica).

EXPERIMENTO	PATRON TIEMPO (MIN)					
	1	2	3	4	5	6
chl x por 1	GAR	GAR-CRE	GAR-CRE	GAR-CRE	GAR-CRE	GAR-CRE
chl x por 2	SAC-CRE-GAR	GAR-CRE	GAR-CRE	GAR-CRE	GAR-CRE	GAR-CRE
chl x por 3	CRE	NOR	SAC-LAG-APR	NOR	NOR	NOR

CRE = cresta
 SAC = saco gular
 GAR = inflar garganta
 APR = aproximación
 NOR = no respuesta
 LAG = lagartijas

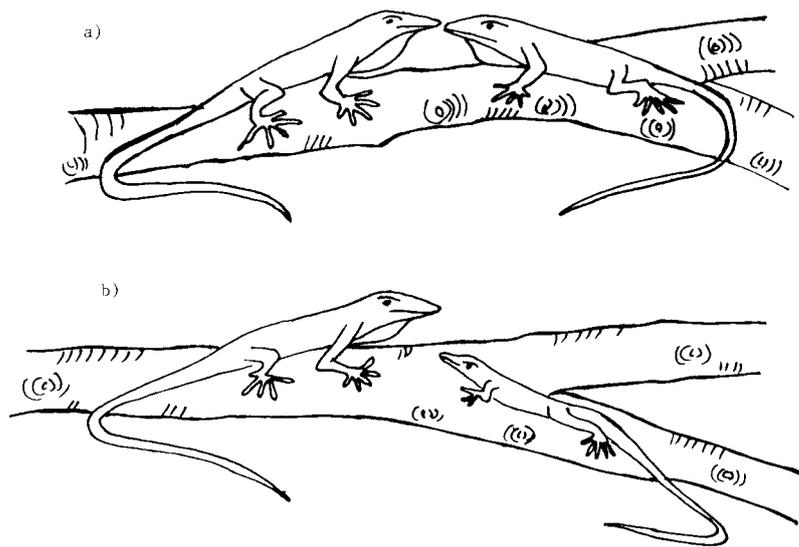


Fig. 1 a) El despliegue del saco gular es una conducta agonística entre machos compitiendo por un territorio, b) A la izquierda se observa un lagarto macho realizando sus despliegues de atracción a la hembra. El comportamiento es similar al agonístico pero obviamente el objetivo es diferente.

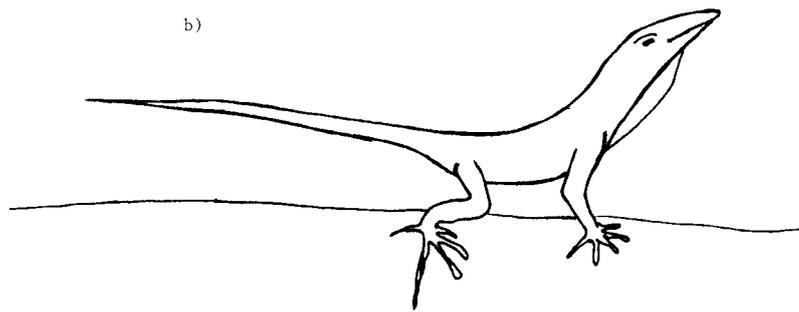
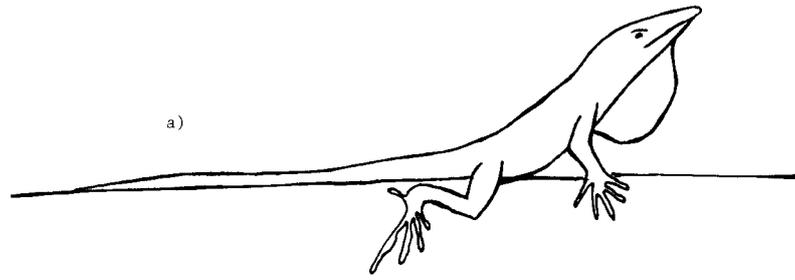


Fig. 2. Patrones del comportamiento observados durante el presente estudio. a) Despliegue del saco gular, b) Lagartijas.

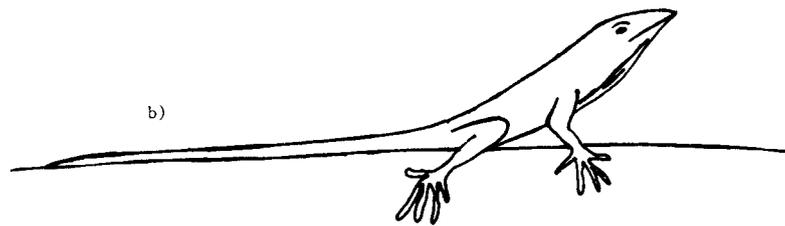
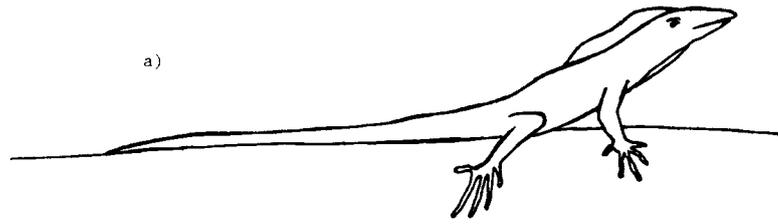


Fig. 3. Conductas de agresión evaluadas en la presente investigación. a) Presencia de cresta dorsal, b) inflamamiento de la garganta.