

DIGESTION DE POLEN EN LAS LAGARTIJAS DE LAVA DE GALAPAGOS

Por: K. Thalia East
(de soltera K. Thalia Grant)

INTRODUCCION

Los granos de polen tienen un rico interior de nutrientes, incluyendo todos los aminoácidos y vitaminas esenciales para el crecimiento y desarrollo (Faegri y van der Pijl 1971, Stanley y Linskens 1974). Sin embargo, la capa exterior (exina) es muy resistente a la penetración por las enzimas digestivas (Heslop-Harrison 1971) y el grado al cual los animales pueden usar el polen como fuente de nitrógeno es muy variable. La digestión ocurre cuando las enzimas digestivas degradan la exina o penetran al interior mediante el poro de germinación (Gilbert 1972, Stanley y Linskens 1974, Simpson y Neff 1983). Por lo tanto, la proporción de granos vacíos o llenos en las heces de los animales es considerada generalmente como un indicador de la capacidad de la digestión (Brice et. al. 1989).

La digestión del polen ha sido investigada principalmente en abejas y otros artrópodos (ej., Gilbert 1972, Smith y Mommsen 1984, Peng et.al. 1986), pero también se ha encontrado en algunos murciélagos (Howell 1974, Law 1992), aves (Churchill y Christiansen 1970, Paton 1981, Wooler et.al. 1988, Brice et.al. 1989) y marsupiales (Turner 1984, Richardson et.al. 1986, Goldingay 1990) (ver Tabla 1). La zarigueya enana occidental (*Cercartetus nanus*) y la zarigueya de miel (honey) (*Tarsipes rostratus*) son capaces de digerir hasta el 100% del polen que consumen (Turner 1984, Richardson et.al. 1986), mientras que el murciélago de flores de Queensland (*Syconycteris australis*) y otro marsupial que se alimenta de néctar, el planeador de panza amarilla (*Petaurus australis*) digieren sólo cerca del 50% (Goldingay 1990, Law 1992). En tanto que la habilidad para digerir el polen ha sido investigada en varias especies de aves, se ha encontrado que solamente los pericos de cresta púrpura (*Glossopsitta porphyrocephala*), el pájaro fraile de Nueva Holanda (*Phylidonyris novaehollandiae*), los pinzones cebra (*Poephila guttata*) y el periquito australiano

(*Melopsittacus undulatus*) digieren el polen con menos del 50% de eficiencia (Paton 1981, Wooler et.al. 1988). Por el contrario, recientemente se encontró que el pinzón de cacto de pico agudo (*Geospiza scandens*) digiere el polen de *Opuntia echios* en la Isla Daphne, Galápagos con más del 90% de eficiencia (B.R. Grant 1994, com.pers.).

La eficiencia en la digestión del polen no ha sido investigada en las lagartijas de lava. El beneficio de incluir el polen en la dieta podría ser principalmente su rico contenido de nitrógeno al igual que como fuente de lípidos y carbohidratos. No obstante el consumo de polen entre los geos (salamanquesas) consumidores de néctar generalmente se descarta como accidental y con poca o ninguna importancia nutricional (Elvers 1978, Thorpe y Crawford 1979, Whitaker 1987, 1987a). Por otra parte, Evans y Evans (1980) y Gardener (1984) sugieren que el polen puede ser un componente importante en la dieta de por lo menos cuatro especies de geos *Phelsuma* en las Islas Seychelle que consumen el polen de varias especies de palma, y defienden las fuentes de polen de intraespecíficos. Sin embargo, continua sin determinarse si esos geos pueden digerir el polen y en qué grado contribuye a sus requerimientos nutricionales.

Cualquier especie de lagartija que se alimenta en las flores está expuesta a cantidades de polen potencialmente ricas en nutrientes. En Galápagos, las lagartijas de lava del género *Microlophus* (= *Tropidurus*) (Frost 1992), aunque primariamente los artropodívoros incluyen material vegetal y heces de aves en su dieta. Werner (1978) registró tanto flores como hojas en la dieta de *M. delanonis* en la Isla Española y, Schluter (1984) registró que *M. pacificus* en la Isla Pinta consume una variedad de material vegetal, particularmente flores y frutos. Mis propias observaciones de *M.*

Albemarlensis de la Isla Daphne en 1990, 1991 y 1994 muestran que consumen una variedad de material vegetal, incluyendo las flores de ocho especies de plantas (Grant 1991, East 1994) (Tabla 2). Estas observaciones me llevaron a preguntarme si el polen ofrece una fuente de proteínas significativa cuando los artrópodos tienen pocos víveres. Esto incitó un estudio en el cual examiné las heces de lagartijas en busca de evidencias de la digestión del polen. Aquí examino si *M. Albemarlensis* es capaz de digerir el polen de dos especies de flores que constituye parte importante de su dieta en ciertas épocas del año: *Opuntia echios* y *Tribulus cistoides*. Luego discuto las implicaciones de mis hallazgos en términos de la ecología general de

la alimentación de *Microlophus* y otras lagartijas omnívoras.

METODOS

Visité la Isla Daphne desde enero 10 a febrero 15 de 1994. A fin de determinar si las lagartijas de lava digieren el polen de *Opuntia* y *Tribulus*, colecté heces frescas (todavía húmedas) del suelo y examiné el contenido por granos de polen. Todas las veces que se observó defecando a una lagartija marcada, colecté las heces y registré el sexo, tamaño y número de identificación de la lagartija. Adicionalmente, alimenté con dos flores de *Tribulus* a una lagartija macho adulta y recogí la muestra fecal

Tabla 1. Porcentaje de granos de polen digerido por varias especies de vertebrados, registrados como el porcentaje de granos vacíos encontrados en las heces. Nótese que sólo un ave (*Geospiza scandens*), dos marsupiales (*Tarsipes rostratus* y *Cercartetus nanus*) y una lagartija (*Microlophus albemarlensis*) son capaces de penetrar la exina en cantidades significativas (>60%) del polen que ingieren.

<u>CITACION</u>	<u>ESPECIE VERTEBRADA</u>	<u>ESPECIE DE POLEN</u>	<u>% DIGERIDO</u>
Paton 1981	<i>Phylidonyris novaehollandiae</i>	<i>Banksia</i>	36
		<i>Amyema</i>	12
		<i>Epacris</i>	24
		<i>Astroioima</i>	48
		<i>Grevillea</i>	17
		<i>Correa</i>	0
		Myrtaceae	47
		<i>Banksia</i>	45
		<i>Banksia</i>	38
		Wooler et.al. 1988	<i>Phylidonyris novaehollandiae</i> <i>Melopsittacus undulatus</i> <i>Poephila guttata</i> <i>Glossopsitta porphyrocephala</i> <i>Calypte anna</i> <i>Calypte costae</i> <i>Nymphicus hollandicus</i> <i>Trichoglossus haematodus haematodus</i> <i>Trichoglossus h. Moluccanus</i>
<i>Banksia</i>	47		
<i>Callistemon</i>	4.7		
<i>Eucalyptus</i>	6.9		
<i>Zauschneria</i>	3.8		
<i>Eucalyptus</i>	0		
<i>Zauschneria</i>	0		
<i>Eucalyptus</i>	18.1		
<i>Eucalyptus</i>	4.5		
<i>Eucalyptus</i>	6.6		
<i>Prunus</i>	12.9		
<i>Opuntia</i>	90-100		
Grant 1994, com.pers.	<i>Geospiza scandens</i>		
Law 1992	<i>Scyconycteris australis</i>	<i>Banksia</i>	53
		<i>Callistemon</i>	55
Turner 1984	MARSUPIALES <i>Cercartetus nanus</i> <i>Tarsipes rostratus</i>	<i>Banksia</i>	64-79
		<i>Banksia</i>	97
		<i>Banksia</i>	95-100
Richardson et.al. 1986	<i>Tarsipes rostratus</i>	<i>Banksia</i>	95-100
Goldingay 1990	<i>Petaurus australis</i>	<i>Banksia</i>	53
East, this article	REPTILES <i>Microlophus albemarlensis</i>	<i>Opuntia echios</i>	92.4
		<i>Tribulus cistoides</i>	89.9

al día siguiente. Se colocó cada vez en un frasco en el que se añadían de cinco a diez gotas de la solución de Alexander (Alexander 1969), hasta que la muestra estuviera sumergida. Estos frascos fueron incubados a la temperatura del ambiente (23-30°C) durante 24 horas, a fin de que la solución penetre al interior de los granos de polen. Una muestra del contenido de cada frasco se colocó en un portaobjeto de microscopio separada con una pipeta para evitar la contaminación entre las muestras, y fueron examinadas bajo un campo de luz microscópico con un aumento de 200x. Luego conté la cantidad de granos llenos (púrpura oscuro) y completamente vacíos (verdes).

Tabla 2. Tipo de alimentos de *M. albemarlensis* en la Isla Daphne. Se identificaron las especies de acuerdo a las siguientes fuentes: Wiggins y Porter (1971) y Black (1974). * = especie de planta cuyas flores son consumidas.

<u>Material Vegetal</u>	<u>Artrópodos</u>
<i>Desmodium glabrum</i>	<i>Aedes taeniorhynchus</i>
<i>Ipomoea linearifolia</i> *	Larva de escarabajo
<i>Merremia aegyptica</i>	<i>Centruoides exsul</i>
<i>Opuntia echios</i> *	Coccidae sp.
<i>Portulaca howelli</i> *	Diptera spp.
<i>Sesuvium edmonstonei</i> *	Larva de mosca
<i>Sida savifolia</i> *	<i>Forcipomyia fuliginosa</i>
<i>Tephrosia decumbens</i> *	<i>Gersteckeria</i> sp.
<i>Tiquilia galapagosa</i> *	Spp. de polilla
<i>Tribulus cistoides</i> *	<i>Schistocerca melanocerca</i>
	<i>Stomion levigatum</i>
<u>Heces de aves</u>	<i>Stomoxys calcitrans</i>
<i>Sula dextylata</i>	<i>Tabanus vittiger</i>
<i>Sula nebowxi</i>	<i>Thysanura</i> sp.
	<i>Utethesia</i> sp.
<u>Vertebrados</u>	
<i>Phyllodactylus galapagoensis</i>	
<i>Microlophus albemarlensis</i> joven	

Con el propósito de comparar la proporción de granos de polen vacíos encontrados en las heces con la proporción de granos de polen vacíos encontrados en las flores, colecté el polen de una flor de 10 arbustos de *Opuntia* separados por 100 m o más y, de 10 plantas de *Tribulus* apartadas 50 m o más. Se obtuvo el polen de cada flor recortando las anteras con una tijeras limpias y colocándolo en frascos eppendorf separados. Se mezclaron las muestras

con la solución de Alexander y se las dejó incubando por 24 horas. Luego parte de cada muestra fue examinada bajo el microscopio y se contaron las cantidades de granos llenos y vacíos. Las muestras de flores fueron tratadas como controles.

RESULTADOS

Veintisiete muestras fecales contenían cantidades significativas de polen. En casi cada una de las muestras, entre el 80 y 100% de los granos de polen estuvieron completamente vacíos (Tabla 3). La excepción fue una muestra que contenía 64 granos de polen de *Tribulus*, y sólo el 25% estuvieron vacíos. Esta muestra fecal excepcional producida por una hembra adulta severamente enflaquecida, que pesaba sólo 5.2 g y un largo pico-ventral (svl) de 66 mm. (En comparación, el peso promedio de otras 52 hembras de igual tamaño fue de 9.0 ± 0.9 g). Otras dos hembras adultas aparentemente en buenas condiciones (svl = 64 mm y 67 mm y p = 8.9 g y 10.5 g, respectivamente) produjeron muestras fecales conteniendo un 90.5% y 100% de granos vacíos de *Opuntia* y *Tribulus*, respectivamente. Un macho adulto (svl = 83) produjo una muestra fecal conteniendo 87.7% granos vacíos de *Opuntia*. El macho adulto (svl = 85 mm) al que alimenté con dos flores de *Tribulus*, produjo una muestra fecal que contenía 95.1% granos de polen vacíos. Se desconocía el tamaño y sexo de las lagartijas que produjeron las restantes 22 muestras fecales.

El porcentaje promedio de los granos de polen de *Opuntia* y *Tribulus* completamente vacíos en las muestras fecales fue $92.4 \pm 5.4\%$ y $89.9 \pm 19.8\%$ respectivamente. Por el contrario, los porcentajes de granos de polen vacíos en muestras tomadas directamente de las flores fueron sólo $4.2 \pm 4.0\%$ para *Opuntia* y $13.5 \pm 6.4\%$ para *Tribulus*. La tabla del análisis eventual muestra que para cada especie de polen, el número promedio de granos de polen vacíos en las muestras fecales fue significativamente mayor que el número promedio de granos vacíos en las flores de muestra (*Opuntia*:

Tabla 3. Porcentajes de granos de polen llenos y vacíos encontrados en las muestras tomadas de las flores de *Opuntia* y *Tribulus* y de heces de lagartijas en la Isla Daphne.

OPUNTIA

Total Granos contados	F L O R E S		Total Granos contados	H E C E S	
	% Llenos	% Vacíos		% Llenos	% Vacíos
144	89.6	10.4	70	14.3	85.7
115	88.7	11.3	293 ¹	12.3	87.7
115	100	0	73	11.0	89.0
113	99.1	0.9	42	4.8	95.2
162	98.8	1.2	48	2.1	97.9
237	97.0	3.0	30	3.3	96.7
146	98.6	1.4	30	6.7	93.3
157	96.8	3.2	153	7.2	92.8
144	93.1	6.9	189 ²	9.5	90.5
124	96.0	4.0	62	1.6	98.4
			330	19.7	80.3
			95	7.4	92.6
			38	0	100
			185	6.0	94.0
% Promedio	95.8	4.2		7.6	92.4
+ - SD	4.0	4.0		7.7	5.4

TRIBULUS

Total Granos Contados	%		Total Granos Contados	%	
	Llenos	Vacíos		Llenos	Vacíos
456	81.1	18.9	32	0	100
890	88.5	11.5	55	5.5	94.5
824	74.6	25.4	120	6.7	93.3
818	91.1	8.9	104	1.9	98.1
499	92.0	8.0	41 ³	0	100
518	94.2	5.8	64 ⁴	75.0	25.0
296	78.7	21.3	209	0.5	99.5
923	87.4	12.6	377	8.0	92.0
622	86.7	13.3	153	11.8	88.2
758	91.3	8.7	36	8.3	91.7
			1121 ⁵	4.9	95.1
			154	5.2	94.8
			50	4.0	96.0
% Promedio	86.6	13.5		10.1	89.9
+ - SD	8.0	6.4		24.2	19.8

Pi Cuadrado = 209.8, P < 0.001; *Tribulus*: Pi Cuadrado = 468.3, P < 0.001). Estos resultados muestran que la exina de ambas especies de

polen es penetrada durante el paso a través del intestino de la lagartija (Figura 1).

¹ Muestra fecal de un macho adulto (svl=83mm)

² Muestra fecal de una hembra adulta (svl=64 mm)

³ Muestra fecal de una hembra adulta (svl=67 mm)

⁴ Muestra fecal de una hembra adulta enflaquecida (svl=66mm)

⁵ Muestra fecal de un macho adulto (svl=85 mm) alimentado con flores de *Tribulus*.

DISCUSION

Los resultados anteriores muestran que las lagartijas de lava en *Daphne* penetran la exina de casi el 90% de los granos de polen de *Tribulus* y *Opuntia* que ingieren. Esta habilidad excede la de la mayoría de aves al igual que la de los pinzones de Darwin en Galápagos, y de varios marsupiales en Australia. Esto sugiere que las lagartijas y pinzones de Galápagos pueden tener tractos digestivos eficientes especialmente para degradar el polen. Por otra parte, las exinas del polen de *Opuntia* y *Tribulus* pueden ser inusualmente fáciles de penetrar. El polen varía en estructura y tamaño entre especies y *Opuntia* y *Tribulus* pueden ser relativamente fáciles de perforar en comparación con otras especies de polen ingerido por varios animales en estudios similares (ver Tabla 1). Por ejemplo, el polen de las especies de *Opuntia* es más grande (100-150 μm de diámetro) y tiene una exina más gruesa ($\sim 8 \mu\text{m}$), que el polen de las especies de *Banksia* que consumen varias aves, murciélagos y marsupiales ($\sim 82 \mu\text{m}$ de diámetro, 15.4 μm de espesor), pero también tiene "ventanas" en la exina de sólo 1 μm de espesor y pueden ser fáciles de penetrar. El polen de *Tribulus cistoides* tiene pocos poros pero es pequeño y tiene una exina delgada (Erdtman 1952, Kapp 1969).

El mecanismo para la extracción del protoplasto entre los consumidores de polen es muy poco conocido (Law 1992). La penetración de la exina es el resultado del tiempo que pasa a lo largo del intestino o el resultado directo de las enzimas estomacales o intestinales. Mientras que la proporción de granos vacíos con granos llenos en las heces se considera indicador de la digestión (Brice et.al. 1989), este índice se basa en la presunción que una vez que se penetra la exina, el animal asimila los nutrientes en el protoplasto. Se necesitan estudios fisiológicos del sistema digestivo de las lagartijas de lava y análisis químicos detallados de las heces de las lagartijas para determinar cuánto absorbe del protoplasto nutritivo y cuánto es excretado.

Los valores típicos para el contenido de polen son 20% proteínas, 37% carbohidratos, 4% lípidos y 3% minerales y microelementos, pero estas proporciones varían entre especies

(Richardson et.al. 1986, Iwanami 1988). Es necesario realizar análisis químicos de los componentes nutritivos del polen de *Opuntia* y *Tribulus* para determinar si una lagartija puede satisfacer su requerimiento diario de proteínas consumiendo solamente polen. Turner (1984) cree que los marsupiales *Tarsipes rostratus* y *Cercartetus nanus* pueden satisfacer fácilmente sus requerimientos proteínicos consumiendo el contenido total del polen de muy pocas flores de *Banksia*.

Probablemente las lagartijas de lava obtienen una parte importante de su energía de las flores en general. De las ocho especies de flores en su dieta (*Sesuvium edmonstonei*, *Portulaca howelli*, *Tephrosia decumbres*, *Tiquilia galapagoa*, *Sida savifolia* e *Ipomoea linearifolia*), a más de *Opuntia* y *Tribulus*, tres (*Opuntia*, *Tiquilia* e *Ipomoea*) florecen durante la época seca cuando los artrópodos no son abundantes. Las demás plantas florecen inmediatamente después de las primeras lluvias del año, coincidiendo normalmente con la abundancia de artrópodos. Por ejemplo, en 1991 y 1992 documenté unas 100 envolturas de incremento en el número de moscas desde la época seca (enero) hasta el inicio de la temporada húmeda (febrero-marzo), y el doble de especies de artrópodos en *Daphne* (East, 1994).

Las diminutas inflorescencias blancas de *Tiquilia*, que florecen durante la época seca, pueden abarcar una parte significativa de la dieta de las lagartijas juveniles. Los juveniles tienen menos variedad de alimentos que los individuos más grandes, pudiendo alimentarse sólo de moscas y flores pequeñas (East 1994). En 1990 y 1991, vi grandes cantidades de lagartijas juveniles reunidos encima de manchas de *Tiquilia*, buscando y consumiendo flores. Cuando la mancha era despojada de florescencias se movían a una mancha cercana. Desafortunadamente, durante el período de estudio en 1994, *Tiquilia* no estaba floreciendo y no encontré granos de polen en sus heces.

Tribulus, que florece durante la temporada de reproducción de las lagartijas, puede proveer de una fuente energética significativa a los machos adultos ocupados en la defensa de su

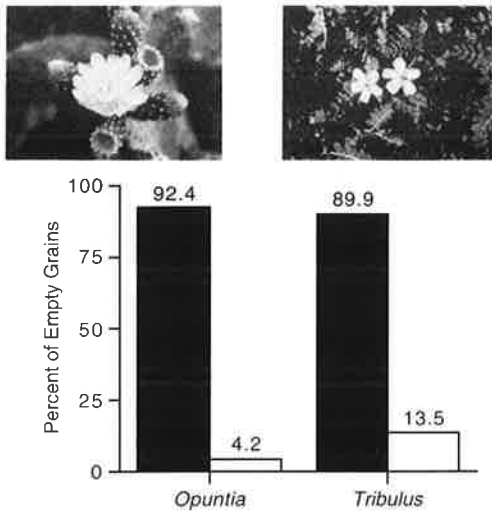


Figura 1. Proporción (%) de granos de polen vacíos de *Opuntia* y *Tribulus* en muestras de heces (negro) y flores (blanco).

territorio y en el cortejo. En 1991, los machos adultos dedicaron poco tiempo a la persecución de presas móviles durante semanas de intensa defensa territorial y cortejo, pero en cambio consumieron grandes cantidades de flores de *Tribulus*. Por el contrario, las hembras reproductoras en la misma área perseguían mariposas nocturnas atraídas por las flores pero ignoradas por las mismas flores. En 1994 estas polillas estuvieron ausentes y tanto los machos como las hembras adultas se alimentaron de cantidades significativas de flores de *Tribulus* (East 1994).

Adquisición del Polen

Las lagartijas obtienen polen de varias maneras, dependiendo de las especies de plantas. A diferencia de *M. pacificus* en Pinta (Schluter 1984), *M. albemarlensis* en Daphne raramente llega a los cojinetes de *Opuntia* para alcanzar sus flores. *M. pacificus*, una lagartija más grande, es capaz de arrancar los pétalos directamente de las flores, una tarea casi imposible para la más pequeña *M. albemarlensis* de Daphne. Además los arbustos de *Opuntia* en Daphne están cubiertos con muchas más espinas

que los árboles de *Opuntia galapageia* de Pinta, obstaculizando los movimientos entre los cojinetes. Las lagartijas en Daphne obtienen el polen de *Opuntia* de manera oportunista, a través de su relación especial con *Geospiza scandens*. Cuando los pinzones visitan las flores para alimentarse del néctar y del polen, las lagartijas se congregan debajo y atrapan los estambres y pedazos de pétalos cargados de polen que caen. Los pétalos amarillos que caen atraen a las lagartijas que se encuentran a metros de distancia. Alternativamente, los cojinetes recién caídos con flores abiertas, y las flores cercanas al suelo son el blanco de las lagartijas más grandes (machos adultos) que arrancan los estambres.

Tribulus y *Portulaca* son plantas de poco crecimiento con flores pequeñas y fácilmente accesibles. Las flores son literalmente atacadas por el medio: las lagartijas agarran la flor de la base del estigma y la arrancan con un repentino movimiento de la cabeza. A menudo toda la flor se suelta y es consumida en su totalidad, de lo contrario desgarran sus partes una a la vez.

Las flores de *Ipomoea*, planta abundante en Daphne, es la favorita de la paloma de Galápagos, *Zenaida galapagoensis* (Grant y Grant 1979). Cuando una paloma comienza a arrancar los pétalos, las lagartijas de los alrededores corren a recoger los fragmentos sueltos. Sin embargo, es probable que el polen sea ingerido rara vez ya que sólo comen los fragmentos de los pétalos exteriores, que no están espolvoreados con polen. Se encontraron dos granos de polen de *Ipomoea* en dos muestras fecales, pero ambos estuvieron llenos (no digeridos).

Las flores de *Sida*, *Tephrosia*, *Sesuvium* y *Tiquilia* son todas muy pequeñas y son consumidas en su totalidad por las lagartijas. En tanto que las flores de *Sida* y *Tephrosia* son siempre muy escasas, las de *Sesuvium* y *Tiquilia* pueden ser abundantes por temporadas.

Pude notar que la ausencia de polen de *Sesuvium*, *Portulaca*, *Sida*, *Tephrosia* y *Tiquilia* en las heces se atribuye en gran parte al corte de la muestra. Las heces frescas son difíciles de encontrar debido a su reducido tamaño y al

camuflaje con la tierra. A menudo también son producidas bajo vegetación baja y en las grietas de las rocas, por lo tanto ocultas o inaccesibles. Encontré la mayoría de heces en áreas rocosas abiertas con arbustos dispersos de *Opuntia* y manchas de plantas de *Tribulus*. Las áreas con densa vegetación mixta fueron difíciles de muestrear.

Implicaciones Ecológicas de la Digestión de Polen entre las Lagartijas

Generalmente los hábitos herbívoros en las lagartijas se consideran como una alternativa pobre para los carnívoros puesto que el material vegetal contiene menos energía que los artrópodos (Pough 1973) y a menudo requiere estructuras anatómicas especializadas, como dentición modificada, microorganismos endosimbióticos y un cuerpo relativamente largo (Szarski 1962, Zimmerman y Tracy 1988). Pough (1973) demostró que las lagartijas grandes exhiben mayor grado de hábitos herbívoros que las lagartijas pequeñas y, sugirió que mientras este tipo de hábitos alimenticios permite a las lagartijas grandes satisfacer sus demandas calóricas mayores, las lagartijas pequeñas no pueden adquirir iguales cantidades de energía del material vegetal debido a que éste pasa más rápidamente por su corto intestino. Sin embargo, estudios más recientes demuestran que la herbivoría está más dispersa entre los reptiles pequeños (Rocha 1989, van Sluys 1993) y proveen más energía y nutrientes (Mautz y Nagy 1987, Bjorndal y Bolten 1992) de lo que antes se pensaba. Mientras los artrópodos contienen proporcionalmente energía y proteínas más útiles que las plantas; algunas partes de las plantas tienen mayores reservas de nutrientes que otras, siendo el polen un ejemplo (Faegri y van der Pijl 1971, Stanley y Linskens 1974). Troyer (1984) encontró que la iguana herbívora joven maximiza su consumo de proteínas seleccionando las hojas inmaduras de *Lonchocarpus pentaphyllus* que contienen más proteínas y menos fibra y lignina que la mayoría de hojas maduras. Ostrom (1963) anotó que la mayoría de los reptiles que comen plantas tienen capacidades masticatorias limitadas y que en la dieta de casi cada herbívoro, los tejidos, frutos y flores de las plantas favoritas eran suaves y

fáciles de digerir. La frugivoría es común en las lagartijas (Racine y Downhower 1974, Schluter

1984, Iverson 1985, Whitaker 1987, 1987a) y los frutos dulces, el néctar, las flores y las hojas jóvenes pueden proveer suficientes cantidades de carbohidratos y grasas (Golley 1961, 1969, Howell 1974). Este estudio ofrece la posibilidad de que el polen pueda suplementar o proveer todos los componentes de nitrógeno necesarios para el mantenimiento y crecimiento de las lagartijas durante épocas en que otras fuentes de proteínas, como los artrópodos, son escasas.

En tanto que la habilidad de las lagartijas de lava en Daphne para digerir el polen puede ser simplemente la función de un sistema digestivo fuerte adaptado por razones distintas, por otra parte puede ser una adaptación a las condiciones de la isla, donde los artrópodos son un suplemento fluctuante y el polen ofrece una fuente alternativa de proteínas, puede ser tan sólo eso. Se necesitan réplicas a este estudio realizadas en otras especies de lagartijas tanto en Galápagos como en otras partes del mundo para determinar si la digestión del polen en las lagartijas es inusual o común.

AGRADECIMIENTOS

Hago extensivo mi agradecimiento a Rosemary Grant, cuyas investigaciones sobre la digestión del polen en los pinzones de Darwin me inspiraron a realizar este estudio, y quien amablemente me suministró la solución de Alexander. Mi agradecimiento también para Peter Grant por ayudarme a coleccionar heces de lagartijas. Muchas gracias a Michael East, Paul Stone, Lee Pierce, Howard Snell, Don Sias y Marco Altamirano por revisar, discutir y criticar este artículo. Estoy agradecida con la Estación Científica Charles Darwin y el Servicio Parque Nacional Galápagos por permitirme trabajar en la Isla Daphne y por su apoyo logístico. Este proyecto fue financiado en parte por la Universidad de Nuevo México y por una beca de Howard Snell de la National Science Foundation de los Estados Unidos. TAME amablemente proveyó tarifas aéreas reducidas a y desde las islas.

LITERATURA CITADA

- Alexander, M.P. 1969. Differential staining of aborted and nonaborted pollen. *Stain Technology* 44: 117-122.
- Bjorndal, K.A. y Bolten, A.B. 1992. Body size and digestive efficiency in a herbivorous freshwater turtle: advantages of a small bite size. *Physiological Zoology* 65(5): 1028-1039.
- Black, J. 1974. Galápagos: Archipiélago de Colón. Quito: Imprenta Europa.
- Brice, A.T. Dahl, K.D. y Grau, C.R. 1989. Pollen digestibility by hummingbirds and psittacines. *The Condor* 91: 681-688.
- Churchill, D.M. y Christiansen, P. 1970. Observations on pollen harvesting by brush-tongued lorikeets. *Australian Journal of Zoology* 18: 427-437.
- East, K.T. 1994. Sexual dimorphism and feeding behavior of the Galápagos lava lizard *Microlophus albemarlensis* (Iguania: Tropiduridae) on Isla Daphne Major. Ms en preparación.
- Elvers, Y. 1978. The Madieran lizard-flower connection observed in a natural habitat. *Botaniska Notiser* 131: 159-160.
- Erdtman, G. 1952. Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Almqvist y Wiksells. Uppsala, Sweden. Pp. 537.
- Evans, P.G.H. y Evans J.B. 1980. The ecology of lizards on Praslin Island, Seychelles. *Journal of Zoology (Londres)* 191: 171-192.
- Faegri, K. y van der Pijl, L. 1971. The principles of pollination ecology. 2a. edición. Pergamon Press, New York.
- Frost, D.R. 1992. Phylogenetic Analysis and Taxonomy of the *Tropidurus* Group of Lizards (Iguania: Tropiduridae). *American Museum Novitates* 3033, 68 pp.
- Gardener, A.S. 1984. The evolutionary ecology and population systematics of day geckos (*Phelsuma*) in the Seychelles. Tesis de PhD no publicada. University of Aberdeen, Australia.
- Gilbert, L.E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences, EE.UU.* 69: 1403-1407.
- Goldingay, R.L. 1990. The foraging behavior of nectar feeding marsupial *Petaurus australis*. *Oecologia (Berlín)* 85: 191-199.
- Golley, F.B. 1961. Energy values of ecological materials. *Ecology* 42(3): 581-583.
- Golley, F.B. 1969. Caloric value of wet tropical forest vegetation. *Ecology* 50(3): 517-519.
- Grant, P.R. y Grant, K.T. 1979. Breeding and Feeding Ecology of the Galápagos Dove. *Cóndor* 81: 397-403.
- Grant, K.T. 1991. Behavior and ecology of *Tropidurus albemarlensis* on Isla Daphne Major, Galápagos. Unpublished senior thesis. University of California, Santa Cruz.
- Heslop-Harrison, J. 1971. The pollen wall: structure and development. *En: Heslop-Harrison de. Pollen development and physiology.* Butterworth, Londres.
- Howell, D.J. 1974. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative Biochemistry and Physiology* 48A: 263-276.
- Iverson, J.B. 1985. Lizards as seed dispersers? *Journal of Herpetology* 19: 292-293.
- Iwanami, Y., Sasakuma, T. y Yamada, Y. 1988. Pollen: Illustrations and Scanning Electronmicrographs. Springer-Verlag, New York. Pp. 198.
- Kapp, R.O. 1969. Pollen and Spores. WM.C. Brown Company Publishers. Iowa, EE.UU. Pp 249.
- Law, B.S. 1992. Physiological factors affecting pollen use by Queensland blossom bats (*Syconycteris australis*). *Functional Ecology* 6: 257-264.
- Mautz, W.J. y Nagy, K.A. 1987. Ontogenetic changes in diet, field metabolic rate, and water flux in the herbivorous lizard, *Dipsosaurus dorsalis*. *Physiological Zoology* 60(6): 640-658.
- Ostrom, J.H. 1963. Further comments on herbivorous lizards. *Evolution* 17: 368-369.
- Paton, D.C. 1981. The Significance of Pollen in the Diet of the New Holland Honeyeater, *Phylidonyris novaehollandiae* (Aves: Meliphagidae). *Australian Journal of Zoology* 29: 217-224.

- Peng, Y.S., Nasr, M.E. y Marston, J.M. 1986. Release of alfalfa, *Medicago sativa*, pollen cytoplasm in the gut of the honeybee *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). Annual Entomological Society of America 79:804-807.
- Pough, F.H. 1973. Lizard energetics and diet. Ecology 54: 837-844.
- Racine, C.H. y Downhower, J.F. 1974. Vegetative and reproductive strategies of *Opuntia* (Cactaceae) in the Galápagos Islands. Biotropica 6: 175-186.
- Richardson, K.C., Wooler R.D. y Collins, B.G. 1986. Adaptations to a diet of nectar and pollen in the marsupial *Tarsipes rostratus* (Marsupialia: Tarsipedidae). Journal of Zoology (Londres) 208: 285-297.
- Rocha, C.F.D. 1989. Diet of a tropical lizard (*Liolaemus lutzae*) of southeastern Brazil. Journal of Herpetology 23: 292-294.
- Schluter, D. 1984. Body size, prey size and herbivory in the Galápagos lava lizard, *Tropidurus*. Oikos 43: 291-300.
- Sipson, B.B. and Neff, J.F. 1983. Evolution and diversity of floral rewards. En: C.E. Jones y Little R. eds. Handbook of experimental pollination biology. Van Nostrand Reinhold, New York. pp. 142-159.
- Smith, R.B. y Mommsen, T.P. 1984. Pollen feeding in an orb-weaving spider. Science 226: 1330-1331.
- Stanley, K.E. y Linskens, H.F. 1974. Pollen - biology, biochemistry, and management. Springer-Verlag, New York.
- Szarski, H. 1962. Some remarks on herbivorous lizards. Evolution 16: 529.
- Thorpe, R.S. y Crawford, C.M. 1979. The comparative abundance and resource partitioning of two gecko species (*Phelsuma*) on Praslin, Seychelles. British Journal of Herpetology 6: 19-24.
- Troyer, K. 1984. Diet selection and digestion in *Iguana iguana*: the importance of age and nutrient requirements. Oecologia (Berlín) 61: 201-207.
- Turner, V. 1984. Banksia pollen as a source of protein in the diet of two Australian marsupials *Cercartetus nanus* y *Tarsipes rostratus*. Oikos 43: 53-61.
- van Sluys, M. 1993. Food habits of the lizards *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in southeastern Brazil. Journal of Herpetology 27(3): 347-351.
- Werner, D.J. 1978. On the biology of *Tropidurus delanonis* Baur (Iguanidae). Zoologisches Tierpsychologie 47: 337-395.
- Whitaker, A.H. 1987. The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies. New Zealand Journal of Botany 27: 315-328.
- Whitaker, A.H. 1987a. Of herbs and herps - the possible roles of lizards in plant reproduction. Forest and Bird 18(3): 20-22.
- Wiggins, I.L. y Porter, D.M. 1971. Flora of the Galápagos islands. Stanford, California: Stanford University Press.
- Wooler, R.D., Richardson, K.C. y Pagendham, C.M. 1988. The Digestion of Pollen by Some Australian Birds. Australian Journal of Zoology 36: 357-362.
- Zimmerman, L.C. y Tracy, C.R. 1988. Interactions between the environment and ectothermy and herbivory in reptiles. Physiological Zoology 62(2): 374-409.
- K. Thalia East, Department of Biology, University of New Mexico, Albuquerque, New Mexico 87131, EE.UU.**