

Relación entre las faunas endoparásitas de reptiles y su tipo de alimentación

V. ROCA

*Departament de Biologia Animal, Facultat de Ciències Biològiques
Dr. Moliner, 50. 46100 Burjassot, València, España.*

Resumen: Se ha realizado un estudio comparativo de las faunas endoparásitas de diversas especies reptilianas, en relación con su tipo de alimentación. Los resultados obtenidos no avalan una correlación significativa entre la cantidad y naturaleza de los parásitos y el régimen alimenticio de los hospedadores, aunque sí sugieren una cierta relación entre ambos factores. Así, *Testudo graeca* presenta una comunidad helmintiana de gran riqueza y abundancia de especies, con altos valores de prevalencias e intensidades de infección; la nematodofauna de la familia Pharyngodonidae es propia de herpetos con dieta herbívora. Los gecónidos endémicos de las islas Canarias representados por las especies y subespecies *Tarentola boettgeri boettgeri*, *Tarentola boettgeri hierrensis*, *Tarentola gomerensis*, *Tarentola delalandii* y *Tarentola angustimentalis*, exhiben faunas endoparásitas propias de reptiles carnívoros. El análisis de la alimentación de las dos subespecies de *Tarentola boettgeri*, ha puesto de manifiesto el carácter entomófago de estos dos gecónidos. Las dos especies de lagartijas endémicas de las islas Baleares, *Podarcis pityusensis* y *Podarcis lilfordi*, muestran una dieta insectívora, aunque la fracción vegetal en la misma es importante en determinados islotes y en circunstancias particulares. No obstante, el análisis de su helmintofauna, compuesta por una amplia diversidad de familias, con presencia de parásitos de ciclos indirectos y ausencia de nematodos Pharyngodonidae propios de reptiles herbívoros, evidenció que el herbivorismo de estas lagartijas es una adaptación secundaria carente de implicaciones filogenéticas. *Gallotia caesaris* exhibe una fauna parásita intermedia entre la que correspondería a un reptil herbívoro o a uno carnívoro. Así, la presencia de dos familias (Pharyngodonidae y Seuratidae), de una especie de ciclo indirecto (*Skrjabinelazia hoffmanni*), unido a una diversidad helmintiana baja, acercaría este lagarto hacia el tipo de dieta carnívora, mientras que la presencia de nematodos Pharyngodonidae propios de tortugas terrestres hace pensar en una importancia considerable del componente vegetal en su dieta.

Palabras clave: endoparásitos, diversidad helmintiana, reptiles, alimentación.

Abstract: Relationships between the reptile endoparasites and its feeding habits.- A comparative study of the endoparasites of several reptile species related to their feeding habits, has been carried out. The results suggested a relationship between the kind and number of parasites and the feeding habits of the hosts. *Testudo graeca*, herbivorous reptile, exhibits rich helminth infracommunities. The Pharyngodonidae as indicators of the feeding habits in reptiles are, in *T. graeca*, characteristic of herbivorous reptiles. The endemic geckoes of Canary Islands, carnivorous hosts represented by *Tarentola boettgeri boettgeri*, *Tarentola boettgeri hierrensis*, *Tarentola gomerensis*, *Tarentola delalandii* and *Tarentola angustimentalis*, have confirmed the previous hypothesis, and show typical endoparasites of the carnivorous reptiles. The analysis of the diet of both subspecies of *T. boettgeri*, showed the strict entomophagy of these saurians. The endemic lacertid lizards of the Balearic Islands, *Podarcis pityusensis* and *Podarcis lilfordi*, are carnivorous saurians although vegetable matter is important for them in some islands and peculiar environmental conditions. Nevertheless the analysis of their helminth faunas, showed that the herbivorism of these lacertid lizards is a secondary adaptation. *Gallotia caesaris* exhibits mixed helminth fauna. Thus, the presence of parasite species of two families (Pharyngodonidae and Seuratidae), the presence of a species with indirect life cycle (*Skrjabinelazia hoffmanni*), and the low helminth diversity, would place this lacertid lizard closely to the carnivorous continuum, whereas the presence of Pharyngodonidae nematodes typical of tortoises, would seem indicate that vegetable matter is important in its diet.

Key words: endoparasites, helminth diversity, reptiles, feeding habits.

INTRODUCCIÓN

La ecología trófica de los reptiles en general y de los saurios en particular, ha sido estudiada por diversos autores. PIANKA (1966),

SCHOENER (1971) y ECKHARDT (1979), establecieron dos modelos mayoritarios de captura u obtención del alimento: "búsqueda activa" ("widely foraging") y "sentarse y esperar" ("sit-and-wait"). Esta aparente dicotomía en

el modo de alimentación permite plantear posibles correlaciones como las propuestas por HUEY & PIANKA (1981) para los lagartos: (i) posible variación en los tipos y cantidades de presas, según la estrategia de obtención del alimento; (ii) posible relación del modo de alimentación con los depredadores de los lagartos; (iii) costes energéticos de la estrategia de búsqueda activa; (iiii) dependencia o independencia de la estrategia de alimentación respecto a las condiciones del medio.

Pero la dicotomía en cuanto a las estrategias de obtención del alimento, a la que antes aludimos, es, en muchos casos, artificial (PIANKA, 1986), aunque numerosos grupos animales parecen caer en una o en otra categoría. Los miembros de la mayor parte de familias de reptiles saurios explotan típicamente uno u otro de esos dos modos de obtención del alimento. Así, los iguánidos, agámidos y gecos utilizan primariamente la estrategia de sentarse y esperar, mientras que los teídos y la mayoría de los escíncidos practican la búsqueda activa. Los lacértidos, sin embargo, utilizan ambas tácticas, incluso dentro del mismo género. Hoy día se admite que las estrategias de obtención del alimento constituyen un continuo cuyos dos extremos vendrían representados por los dos modos descritos.

El herbivorismo entre los reptiles, es otro foco de interés en la ecología trófica de estos vertebrados. Los casos de herbivorismo total entre los reptiles terrestres, resultan ser las tortugas del género *Testudo* (y otros) y algunos grupos de lagartos *sensu lato* (Squamata). En general tiende a considerarse estos grupos como no especialistas en cuanto a su alimentación (POUGH, 1973) en comparación con otros grupos obviamente especialistas, como camaleónidos, varánidos o ánguinos. Sin embargo, IVERSON (1982) opina que estos grupos herbívoros, en particular los iguaninos, son mucho más especializados de lo que normalmente se les considera. Quizá la característica principal que unifica a todos los iguaninos es,

precisamente, el éxito de su adaptación al herbivorismo.

Muchas especies se sitúan a lo largo de un continuo “carnivorismo-omnivorismo-herbivorismo” y su régimen alimenticio puede fluctuar a lo largo de este continuo, dependiendo de diversos factores como la estación, la talla o la disponibilidad de recursos. Especies consideradas usualmente como herbívoras, son, en el mejor de los casos, herbívoras facultativas, y más probablemente, simplemente omnívoras.

La variación en la alimentación y su dependencia de factores externos, se hace muy patente en diversas poblaciones de lagartos insulares. Se ha señalado la existencia de una cierta tendencia al herbivorismo en lagartos insulares del Mediterráneo y el Atlántico (EISENTRAUT, 1949; SALVADOR, 1976, 1986a,b; SADEK, 1981) y una verdadera especialización hacia este régimen alimenticio en algunas especies tropicales (ver por ejemplo DEARING, 1993), destacándose en este caso la presencia de una amplia fauna de nematodos. PÉREZ-MELLADO (1989) y PÉREZ-MELLADO & CORTI (1993) apuntan a la estacionalidad, la disponibilidad trófica, la alta densidad de efectivos en determinadas poblaciones y la ausencia de depredadores, como probables causas de una pseudoespecialización (que no comporta cambios morfológicos o fisiológicos) que conlleva a veces una estenofagia temporal y un consumo importante de materia vegetal, en particular de las partes más energéticas de las plantas, como polen, anteras y semillas (ver también BROWN & PÉREZ-MELLADO, 1994).

Los reptiles que hemos utilizado en nuestro estudio (ver capítulo de Material y Métodos) reflejan diversas posibilidades que pueden encontrarse tanto en el continuo de la estrategia de obtención de alimento (Figura 1) como en el continuo del tipo de alimentación (Figura 2).

Otro de los aspectos interesantes de la ecología parasitaria de los reptiles es la relación existente entre parasitación y alimentación, de estos vertebrados (ROCA & HORNERO, 1991).



Figura 1.- Posición relativa de los reptiles objeto de estudio en el continuo de las estrategias de obtención de alimento. WF = widely foraging (búsqueda activa); S&W = sit-wait (sentarse y esperar).

Figure 1.- Relative position of the searched reptiles in the continuum of the obtaining food strategies.



Figura 2.- Posición relativa de los reptiles objeto de estudio en el continuo del tipo de alimentación. H = herbivorismo; C = carnivorismo

Figure 2.- Relative position of the searched reptiles in the continuum of the feeding habits.

Quizá el grupo de parásitos que mejor muestra las diferencias entre la alimentación herbívora y la alimentación carnívora, sea el de los nematodos oxyúridos. Las especies de reptiles con régimen alimenticio herbívoro presentan faunas de nematodos mucho más amplias y diversas que los reptiles carnívoros (BOWIE, 1974) y estas nematodofaunas son cualitativamente diferentes. En concreto, este conocimiento se basa en dos grupos de reptiles, los lagartos herbívoros (principalmente iguánidos herbívoros) y las tortugas terrestres (principalmente del género *Testudo*). En estas últimas, la fauna de nematodos puede alcanzar cifras enormes de hasta 300.000 especímenes (FORSTNER, 1960; PETTER, 1966). Estos nematodos que parecen vivir en equilibrio con sus hospedadores (ROCA *et al.*, 1988b; ROCA & CARBONELL, 1993), tienen ciclos vitales directos y los huevos son ingeridos probablemente merced a los hábitos geófagos o coprófagos frecuentemente observados en este tipo

de animales (SOKOL, 1967, 1971). Es precisamente la última porción del tracto digestivo (colon) de estos reptiles, en donde se establecen habitualmente infestaciones masivas de nematodos. IVERSON (1982) señala que los lagartos verdaderamente herbívoros tienen el colon grande y compartimentado (en el caso de la tortuga mora, el colon presenta una parte ancha cuyo diámetro disminuye progresivamente hasta el recto; en algunos casos la parte anterior dilatada está netamente delimitada por un brusco estrechamiento: ver PETTER, 1966), aunque no parece claro el significado de esa partición. Para IVERSON (1982), este modo de compartimentación del colon tendría una ventaja significativa por cuanto provee un importante microhábitat a estas grandes cantidades de nematodos. PETTER (1966) señala que el colon de las tortugas terrestres ofrece a los nematodos que allí habitan, un volumen importante, con alimentación abundante (restos no digeridos de materia vegetal) y despro-

visto de depredadores. Resulta, en definitiva, que el colon de todos estos animales herbívoros es un medio particularmente adecuado para el estudio de las poblaciones de nematodos que allí habitan, y de las relaciones que se establecen entre parásito y hospedador.

Todas estas especies de nematodos características de los reptiles herbívoros se encuadran en la superfamilia Oxyuroidea Railliet, 1905, familia Pharyngodonidae Travassos, 1919. PETTER (1966) y PETTER & QUENTIN (1976) distinguen dos líneas evolutivas coherentes con el hecho de que cada una de ellas ha evolucionado paralelamente en grupos bien diferentes de hospedadores. A la primera línea pertenecen todos los Pharyngodonidae de saurios carnívoros e incluye los géneros *Pharyngodon*, *Spauligodon*, *Skjrabinodon*, *Parapharyngodon* y *Parathelandros*. La segunda línea evolutiva agrupa los Pharyngodonidae de iguánidos y testudínidos herbívoros y en ella se incluyen los géneros *Tachygonetria*, *Mehdiella*, *Alaeuris*, *Thaparia*, *Ortleppnema*, *Ozolaimus*, *Travassozolaimus* y *Mamillomacracis*.

El género *Thelandros*, parásito tanto de reptiles carnívoros como herbívoros, muestra afinidades con las especies de ambas líneas e incluso con algunas especies de *Batracholandros*, parásito de anfibios. Resultaría lógico situar a *Thelandros* en la base de dos líneas de evolución divergente.

Además de los nematodos Pharyngodonidae, la estructura global de las comunidades helmintianas en reptiles, también proporciona información valiosa sobre las estrategias alimenticias de estos herpetos. El tipo de comunidades helmintianas que se establece en los reptiles se encuentra ligado a diversas características biológicas del hospedador entre las que se encuentra la amplitud y selectividad de la dieta (HOLMES & PRICE, 1986; KENNEDY *et al.*, 1986; GOATER *et al.*, 1987).

De acuerdo con todo lo anteriormente expuesto, el presente estudio analiza los parámetros cualitativos y cuantitativos de la parasitación de los hospedadores *Testudo graeca*, *Ta-*

rentola spp, *Podarcis lilfordi*, *Podarcis pityuensis* y *Gallotia caesaris* concretando específicamente las siguientes cuestiones: (i) ¿cuál es la fauna de helmintos asociada a cada uno de los hospedadores? (ii) ¿cuál es, particularmente, la fauna de nematodos Pharyngodonidae asociada al ciego (o parte final del tubo digestivo) de los hospedadores? (iii) ¿cuáles son las prevalencias e intensidades de infestación de cada especie de helminto en cada especie hospedadora? (iiii) ¿la comunidad helmintiana es más rica y diversa en hospedadores con estrategias de búsqueda activa del alimento, respecto a los de sentarse y esperar? (v) ¿la comunidad helmintiana es más rica y diversa en hospedadores herbívoros que en hospedadores carnívoros?

MATERIAL Y MÉTODOS

El material de hospedadores utilizado se repartió del siguiente modo:

Testudo graeca: - aparatos digestivos completos de ocho tortugas, cuatro de ellas procedentes de Marruecos y otras cuatro procedentes del sureste de la Península Ibérica; todos ellos proporcionados por el Prof. Manuel Blasco, de la Universidad de Extremadura; - nueve tortugas que murieron por causas diversas en el Centro de Recuperación de Fauna de El Saler (Conselleria de Medio Ambiente de la Generalitat Valenciana), y cuya procedencia es desconocida.

Tarentola boettgeri boettgeri: 46 ejemplares procedentes de la isla de Gran Canaria (Septiembre 1994).

Tarentola boettgeri hierrensis: 12 ejemplares procedentes de la isla de El Hierro (Abril 1996).

Tarentola gomerensis: 16 ejemplares procedentes de la isla de La Gomera (Abril, 1996).

Tarentola delalandii: 14 ejemplares procedentes de la isla de Tenerife (Abril, 1996).

Tarentola angustimentalis: 19 ejemplares procedentes de la isla de Fuerteventura y 28

ejemplares procedentes de la isla de Lanzarote (Abril, 1996).

Podarcis pityusensis: -110 ejemplares procedentes de diversas islas e islotes del archipiélago de las Pitiusas (Eivissa, Formentera e islotes adyacentes) (Junio, Octubre 1987 y Junio 1988); - 242 ejemplares de la misma procedencia que los anteriores, cedidos por la Dra. Antonia Cirer de su colección particular; - 212 ejemplares de la misma procedencia que los anteriores, de la colección particular del autor.

Podarcis lilfordi: - 20 ejemplares procedentes de diversos islotes que rodean las islas de Mallorca y Menorca (Junio 1989); - 253 ejemplares procedentes de diversas islas e islotes alrededor de las islas de Mallorca y Menorca, cedidos por el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid; - 113 ejemplares de la misma procedencia que los anteriores, de la colección particular del autor.

Gallotia caeasaris: 74 ejemplares procedentes de la isla de El Hierro (islas Canarias) (1995, 1996).

La metodología para la extracción, fijación, conservación, tinción, montaje, y estudio y determinación de los parásitos ha sido la usual para este tipo de estudios parasitológicos (ver HORNERO, 1991; MARTIN, 1996). La terminología empleada respecto a los parámetros de infestación y a la ecología parasitaria, se ajusta a las definiciones propuestas por BUSH *et al.* (1997) y ESCH *et al.* (1990). Para el cálculo de la diversidad de las comunidades helmintianas, el índice de diversidad empleado ha sido el de Brillouin, especialmente recomendado para comunidades completamente censadas (MAGURRAN, 1988). Solamente en el caso de las tortugas, y debido a la enorme cantidad de nematodos encontrados, se procedió a su cálculo (no a su conteo) mediante las técnicas microvolumétricas recomendadas por PETER (1966). En este caso, pues no se debería emplear el índice de Brillouin, sino el de Shannon. No obstante, para poder comparar los resultados obtenidos de todos los hospedadores, y ya que la diferencia observada entre los valo-

res de ambos índices es escasa, hemos optado por dar también los valores de diversidad en el caso de las tortugas, mediante el índice de Brillouin, asumiendo el pequeño error que ello comporta. Los índices fueron calculados mediante el programa "Divers" (KREBS, 1989).

Los resultados del análisis de alimentación de los reptiles canarios se exponen mediante la utilización del índice de uso de recursos (IUR) (JOVER, 1989; JOVER & RUIZ, en prensa). Este índice valora la importancia de un recurso combinando en una sola cifra (estandarizada en un porcentaje) los tres componentes de la dieta: (i) la proporción en que un recurso contribuye a la dieta total del colectivo; (ii) la proporción de individuos del colectivo que consumen el recurso; (iii) la mayor o menor homogeneidad en el consumo de dicho recurso.

La comparación de diversidades (diversidad de dieta versus diversidad de helmintofauna) se llevó a cabo mediante la utilización del coeficiente de correlación basado en la fórmula de Pearson (SOKAL & ROHLF, 1981).

RESULTADOS

Las tablas sucesivas para los diferentes hospedadores, mostrarán la naturaleza y el número de especies parásitas de los mismos, así como los parámetros de infección de cada especie parásita. Las figuras 1 y 2 reflejan las posiciones relativas que ocupan los reptiles objeto de estudio en los continuos de estrategias de obtención del alimento y de tipo de alimentación, respectivamente.

Testudo graeca

Helmintofauna (Tabla 1)

Alimentación

No se consideró adecuado realizar el análisis de la alimentación de las tortugas procedentes del Centro de el Saler, debido al régimen de cautividad de dichas tortugas. Se analizó, aunque de modo somero, el contenido del ciego de las tortugas del primer lote (ver

Tabla 1: Parámetros de infección de los helmintos de *Testudo graeca*.**Table 1:** Infection parameters of the helminths of *T. graeca*.

Especies	Prevalencia		Intensidad		Abundancia	
	n/Exam	%	rango	\bar{x}	N	\bar{x}
Nematoda						
<i>Alaeuris numidica</i>	3/17	17	8-380	134	403	24
<i>Atractis dactyluris</i>	6/17	35	170-134000	67978	407870	23992
<i>Mehdiella microstoma</i>	15/17	88	5-8320	1016	15244	897
<i>Mehdiella stylosa</i>	9/17	52	3-530	198	1784	105
<i>Mehdiella uncinata</i>	12/17	70	2-2100	367	4405	259
<i>Tachygonetria conica</i>	17/17	100	3-12470	2353	40007	2353
<i>Tachygonetria dentata</i>	13/17	76	70-10580	1448	18824	1107
<i>Tachygonetria longicollis</i>	17/17	100	123-22560	5014	8524	55014
<i>Tachygonetria macrolaimus</i>	17/17	100	45-3330	1259	21401	1259
<i>Tachygonetria numidica</i>	7/17	41	1-390	117	823	48
<i>Tachygonetria robusta</i>	14/17	82	3-940	212	2974	174
<i>Tachygonetria seurati</i>	4/17	3	3-460	164	658	39
<i>Thaparua thapari</i>	11/17	64	5-450	149	1649	97

apartado de Material y Métodos). Todos los ejemplares analizados mostraron su colon lleno de materia vegetal sin digerir o a medio digerir. En ningún caso los restos animales supusieron más del 5% del volumen total de la muestra, aunque ello no implica necesariamente que ésta sea la relación real entre el volumen de vegetales y animales ingeridos, ya que la distinta digestibilidad de ambos tipos de alimento puede enmascarar la relación real.

Tarentola spp

Helmintofauna (Tablas 2-6)

Alimentación en *T. boettgeri boettgeri*

T. boettgeri boettgeri mostró restos alimenticios tanto en el estómago como en el ciego, pero en ninguna de ambas localizaciones se encontró resto vegetal alguno. Tanto en el estómago como en el ciego, los arácnidos constituyeron la fracción mayoritaria (60% de las presas consumidas). Las restantes fracciones fueron diferentes en estómago y ciego 10.4% saurios y 29.4% coleópteros en estómago y

20.3% heterópteros y 20.3% formícidos en ciego). Se observó la presencia de restos de otros saurios (estómago), lo que probablemente se deba a casos de canibalismo sobre juveniles.

Alimentación en *T. boettgeri hierrensis*

La coincidencia principal de esta salamandrina respecto a su conespecífica, ha resultado ser la ausencia de restos vegetales en su alimentación. Por lo demás, se observa una mayor diversidad de taxones de artrópodos que incluyen coleópteros (30.4%), arácnidos (21.9%), neurópteros (5.5%), isópodos (29.8%) y lepidópteros (5.5%), además de larvas diversas (7%). La proporción de arácnidos es un tercio más baja que la observada en *T. boettgeri boettgeri*.

La mayoría de taxones (Arácnidos, Coleópteros, Formícidos, Isópodos) consumidos por ambas subespecies apunta al régimen de vida lapidícola de estos perinqueños, habida cuenta su estrategia alimenticia típica de sentarse y esperar.

Tabla 2: Parámetros de infección de los helmintos de *Tarentola boettgeri boettgeri* de Gran Canaria. • larva cavidad corporal; ♦ larva ciego; ♣ adulto ciego.**Table 2:** Infection parameters of the helminths of *T. b. boettgeri* from Gran Canaria.

Especies	Prevalencia		Intensidad		Abundancia	
	n/Exam	%	rango	\bar{x}	N	\bar{x}
Cestoda						
• <i>Diplopylidium acanthotetra</i>	1/46	2.2	—	—	—	—
• <i>Diplopylidium nölleri</i>	10/46	21.7	2-158	37.5	378	8.2
• <i>Dipylidium</i> sp	3/46	6.5	3-6	4.3	14	0.3
• <i>Monopylidium</i> sp	3/46	6.5	1-2	1.3	5	0.1
Nematoda						
♣ <i>Parapharyngodon micipsae</i>	18/46	39.1	1-33	8.9	161	3.5
♣ <i>Parapharyngodon echinatus</i>	1/46	2.2	—	—	—	—
♦ <i>Spauligodon</i> sp	1/46	2.2	—	—	—	—

Tabla 3: Parámetros de infección de los helmintos de *Tarentola boettgeri hierrensis* de el Hierro. ♦ larva ciego; ♣ adulto ciego.**Table 3:** Infection parameters of the helminths of *T. b. hierrensis* from El Hierro.

Especies	Prevalencia		Intensidad		Abundancia	
	n/Exam	%	rango	\bar{x}	N	\bar{x}
Nematoda						
♣ <i>Parapharyngodon micipsae</i>	3/12	25	4-7	5.7	17	1.4
♦ <i>Spauligodon</i> sp	8/12	66.7	5-127	61.3	490	40.8

Tabla 4: Parámetros de infección de los helmintos de *Tarentola gomerensis* de La Gomera. • larva cavidad corporal; ♣ adulto ciego.**Table 4:** Infection parameters of the helminths of *T. gomerensis* from La Gomera.

Especies	Prevalencia		Intensidad		Abundancia	
	n/Exam	%	rango	\bar{x}	N	\bar{x}
Cestoda						
• <i>Diplopylidium nölleri</i>	1/16	6.3	—	—	—	—
Nematoda						
♣ <i>Parapharyngodon micipsae</i>	13/16	81.3	1-10	4	53	3.3
♣ <i>Parapharyngodon echinatus</i>	2/16	12.5	3-7	5	10	0.6
Acanthocephala						
• <i>Centrorhynchus</i> sp	1/16	6.3	—	—	—	—

Tabla 5: Parámetros de infección de los helmintos de *Tarentola delalandii* de Tenerife. • larva cavidad corporal; ♣ adulto ciego.

Table 5: Infection parameters of the helminths of *T. delalandii* from Tenerife.

Especies	Prevalencia		Intensidad		Abundancia	
	n/Exam	%	rango	\bar{x}	N	\bar{x}
Cestoda						
• <i>Diplopylidium acanthotetra</i>	2/14	14.3	9-27	18	36	2.6
• <i>Diplopylidium nölleri</i>	2/14	14.3	6-17	11.5	26	1.6
• <i>Monopylidium</i> sp	1/14	7.1	—	—	—	—
Nematoda						
♣ <i>Parapharyngodon micipsae</i>	9/14	4.3	2-19	10	90	6.4
♣ <i>Parapharyngodon echinatus</i>	6/14	42.9	1-6	3.2	20	1.4

Tabla 6: Parámetros de infección de los helmintos de *Tarentola angustimentalis* de Fuerteventura y Lanzarote. • larva cavidad corporal; ♣ adulto ciego; ♥ adulto intestino.

Table 6: Infection parameters of the helminths of *T. angustimentalis* from Fuerteventura and Lanzarote.

Especies	Prevalencia		Intensidad		Abundancia	
	n/Exam	%	rango	\bar{x}	N	\bar{x}
Cestoda						
• <i>Monopylidium</i> sp	7/47	14.9	2-23	10.8	75	1.6
♥ <i>Nematotaenia tarentolae</i>	2/47	4.2	1-5	3	6	0.1
Nematoda						
♣ <i>Parapharyngodon micipsae</i>	28/47	9.6	1-28	5.3	150	3.2
♣ <i>Skrjabinelazia hoffmanni</i>	2/47	4.2	—	—	—	—

Podarcis spp

Helmintofauna (Tablas 7-8)

Alimentación en *P. pityusensis*

El análisis de los tractos digestivos de *P. pityusensis* en las islas e islotes del archipiélago de las Pitiusas, mostró una alimentación eminentemente entomófaga, aunque acompañada de un consumo diverso de materia vegetal. La posible relación entre el consumo de materia vegetal y la parasitofauna de estos hospedadores, ha sido estudiada mediante la comparación de las medias de los consumos

vegetales de los individuos de cada población (consumos calculados como volumen respecto al volumen total de presas, PÉREZ-MELLADO & CORTI, 1993; Pérez-Mellado com. pers.) y las medias de la diversidad helmintiana mediante un análisis de correlación de Pearson. El resultado del test ($r = -0,785$; $p > 0.05$) mostró que no existe correlación entre ambas variables.

Alimentación en *P. lilfordi*

Como en el caso de *P. pityusensis*, la dieta de *P. lilfordi* en los islotes de las islas Gimmé-

Tabla 7: Parámetros de infección de los helmintos de *Podarcis pityusensis* de las islas e islotes pitiusos. • larva cavidad corporal; ♣ adulto ciego; ♥ adulto intestino; ♠ adulto vesícula biliar; ≠ larva intestino.

Table 7: Infection parameters of the helminths of *P. pityusensis* from pitiusic islands.

Especies	Prevalencia		Intensidad		Abundancia	
	n/Exam	%	rango	\bar{x}	N	\bar{x}
Digenea						
♠ <i>Paradistomum mutabile</i>	129/564	22.9	1-56	8.1	1015	1.8
≠ <i>Brachylaima</i> sp	1/564	0.2	—	—	—	—
Cestoda						
♥ <i>Oochoristica gallica</i>	25/564	4.4	1-264	30.4	733	1.3
♥ <i>Nematotaenia tarentolae</i>	19/564	3.4	1-10	2.6	56	0.1
• <i>Diplopylidium acanthotetra</i>	16/564	2.8	1-35	10.1	169	0.3
• <i>Mesocestoides</i> sp	9/564	1.6	1-56	12.4	113	0.2
Nematoda						
♣ <i>Skrjabinodon medinae</i>	67/564	11.9	1-20	4.8	338	0.6
♣ <i>Spauligodon cabrerae</i>	193/564	34.2	1-222	20.9	4061	7.2
♣ <i>Parapharyngodon bulbosus</i>	104/564	18.4	1-134	17.6	1805	3.2
♣ <i>Parapharyngodon echinatus</i>	9/564	1.6	1-14	4.6	56	0.1
♣ <i>Parapharyngodon micipsae</i>	123/564	21.8	1-15	4.6	564	1.0
♥ <i>Strongyloides ophiusensis</i>	7/564	1.2	1-37	9.7	56	0.1
• <i>Acuaria</i> sp	5/564	0.9	1-8	3.8	17	0.03
• <i>Spirurida</i> gen. sp	6/564	1.1	1-6	2.8	17	0.03
Acanthocephala						
• <i>Centrorhynchus</i> sp	4/564	0.7	1-4	2.5	6	0.01

sicas, presenta un componente de materia vegetal que acompaña a la fracción artropodiana. La comparación de las medias de este consumo vegetal, calculado como se indicó en el caso de *P. pityusensis*, y las medias de la diversidad helmintiana mediante un test de correlación de Pearson, mostró la inexistencia de correlación entre ambas variables ($r = 0.6247$; $p > 0.05$).

Gallotia caesaris

Helmintofauna (Tabla 9)

Entre los nematodos Pharyngodonidae encontrados en *G. caesaris* podemos establecer tres grupos según su pertenencia a la línea de

reptiles carnívoros o herbívoros. Así, *S. atlanticus* y *P. micipsae*, son especies típicas de reptiles carnívoros; *Mehdiella* sp₁, *Mehdiella* sp₂ y *Alaeuris numidica* son características de reptiles herbívoros; y las dos especies del género *Thelandros* son consideradas como posibles parásitos de reptiles de una u otra si bien nosotros no hemos encontrado nunca especies de este género en reptiles carnívoros.

Hay que señalar también que el número total de especies de helmintos en el conjunto de la población de *G. caesaris* estudiada (9), fue mucho mayor que la media (1.83) y que el número máximo de especies (5) por hospedador individual.

Tabla 8: Parámetros de infección de los helmintos de *Podarcis lilfordi* de los islotes de Mallorca y Menorca. • larva cavidad corporal; ♣ adulto ciego; ♥ adulto intestino; ♠ adulto vesícula biliar; € larva intestino.

Table 8: Infection parameters of the helminths of *P. lilfordi* from islets of Majorca and Minorca.

Especies	Prevalencia		Intensidad		Abundancia	
	n/Exam	%	rango	\bar{x}	N	\bar{x}
Digenea						
♠ <i>Paradistomum mutabile</i>	42/386	10.9	1-26	6.5	695	1.8
€ <i>Brachylaima</i> sp	3/386	0.8	1-2	1.3	4	0.01
Cestoda						
♥ <i>Oochoristica gallica</i>	25/564	4.4	1-264	30.4	733	1.3
♥ <i>Nematotaenia tarentolae</i>	19/564	3.4	1-10	2.6	56	0.1
• <i>Diplopylidium acanthotetra</i>	16/564	2.8	1-35	10.1	169	0.3
• <i>Mesocestoides</i> sp	9/564	1.6	1-56	12.4	113	0.2
Nematoda						
♣ <i>Skrjabinodon medinae</i>	96/386	24.9	1-17	4.1	386	1.0
♣ <i>Spauligodon cabrerae</i>	161/386	41.7	1-109	12.2	1969	5.1
♣ <i>Parapharyngodon bulbosus</i>	14/386	3.6	1-14	6.5	77	0.2
♣ <i>Parapharyngodon micipsae</i>	25/386	6.5	1-11	3.8	77	0.2
♥ <i>Skrjabinelazia hoffmanni</i>	4/386	1.0	1-5	2.0	8	0.02
♥ <i>Abbreviata</i> sp	1/386	0.3	—	—	—	—
• <i>Acuaria</i> sp	4/386	1.0	1-20	6.8	39	0.1
• <i>Spirurida</i> gen. sp	4/386	1.0	1-6	2.8	8	0.02
Acanthocephala						
• <i>Centrorhynchus</i> sp	4/386	1.0	1-5	2.3	8	0.02

Tabla 9: Parámetros de infección de los helmintos de *Gallotia caesaris* de la isla de El Hierro. • larva cavidad corporal; ♣ adulto ciego; ♥ adulto intestino

Table 9: Infection parameters of the helminths of *G. caesaris* from El Hierro island.

Especies	Prevalencia		Intensidad		Abundancia	
	n/Exam	%	rango	\bar{x}	N	\bar{x}
Nematoda						
♣ <i>Spauligodon atlanticus</i>	20/73	27.4	1-74	24.5	490	6.7
♣ <i>Parapharyngodon micipsae</i>	19/73	26.0	1-97	10.6	202	2.8
♣ <i>Thelandros galloti</i>	34/73	46.6	1-39	11.4	389	5.3
♣ <i>Thelandros filiformis</i>	13/73	17.8	1-348	56.8	738	10.1
♥ <i>Skrjabinelazia hoffmanni</i>	9/73	12.3	1-3	1.3	12	0.2
• <i>Spirurida</i> gen. sp	4/73	5.5	1-2	1.8	7	0.1
♣ <i>Mehdiella</i> sp 1	1/73	1.4	—	—	10	—
♣ <i>Mehdiella</i> sp 2	1/73	1.4	—	—	25	—
♣ <i>Alaeuris numidica</i>	1/73	1.4	—	—	20	—

Alimentación

El análisis de los contenidos estomacales y cecales de 19 lagartos examinados, ha puesto de manifiesto una alimentación diversa en la que el consumo de materia vegetal adquiere una importancia notable. Más del 60% (en índice de uso, ver apartado de Material y Métodos) de items de presas correspondió a materia vegetal. Las partes de las plantas consumidas fueron, en todos los casos, frutos y/o semillas (partes energéticamente ricas). Además cabe resaltar también la captura de presas muy móviles y de considerable tamaño, como es el caso de los ortópteros (9,3%). Aparte de este grupo, otros artrópodos entran a formar parte de la dieta de *G. Caesaris*: Neuroptera (0,8%); Heteroptera (6,6%); Thysanura (0,8%); Coleoptera (12,8%); Hymenoptera (5,2%); Araneae (1,6%); Formicidae (0,7%); otros (0,6%).

El análisis entre el consumo de materia vegetal (tomado a partir de los datos de diversidad de la dieta) respecto a la diversidad helmintiana, llevado a cabo mediante un test de correlación de Pearson, mostró la inexistencia de correlación entre ambas variables ($r = 0.184$; $p > 0.05$).

La tabla 10 muestra claramente las diferencias de riqueza y abundancia de especies helmintianas, entre *Testudo graeca* y el resto de los reptiles investigados. El número máximo de especies helmintianas encontrado en un hospedador individual ha sido de 5, en *P. lilfordi* y en *G. caesaris*, mientras que 5 resulta ser el número mínimo detectado en *T. graeca*, cuyo máximo por hospedador individual se sitúa en 11 especies. La abundancia resalta aún más las diferencias entre *T. graeca* y el resto de hospedadores. Así, 420, número máximo de individuos parásitos encontrados en un hospedador individual de *P. pityusensis*, resulta casi coincidir con el número mínimo detectado en *T. graeca* (411). El máximo de *T. graeca* llega a 159000, algo impensable en el resto de hospedadores. El índice de Brillouin, reflejo de esas riqueza y abundancia de especies, se sitúa en valores que no sobrepasan el

0.25, en los saurios, mientras que se dispara hasta 1.09 en el caso de las tortugas.

DISCUSIÓN

Alimentación

Testudo graeca es una especie totalmente herbívora. Nuestras observaciones están de acuerdo con los datos obtenidos por otros autores y que apuntan que *T. graeca* es, eminentemente, una especie fitófaga (VALVERDE, 1967; LÓPEZ-JURADO *et al.*, 1979; ANDREU, 1987). De hecho, *T. graeca* es considerada tradicionalmente como un herbívoro que, en ocasiones, une a su dieta algunos invertebrados probablemente ingeridos accidentalmente; se encuentran también, entre la fracción animal de la dieta, restos de vertebrados lo que denota una actividad carroñera habitual en estas tortugas (ROCA *et al.*, 1988b). Los estudios de ANDREU (1987) y ANDREU *et al.* (en prensa) sobre la tortuga mora en Doñana evidencian el carácter de verdadero herbívoro de estas tortugas, al poner de manifiesto el consumo de un amplio espectro de materia vegetal. Así, *T. graeca* consume hojas verdes, flores, brotes, hojas secas, parte aérea de la planta, tallo y, en algunas ocasiones, todas y cada una de las partes antedichas. Además, las plantas consumidas se encuadran en una amplia gama de taxones (38 especies de 18 familias distintas; ver ANDREU, 1987). Esta autora considera que la tortuga mora no es especialista ni tampoco generalista extremo, sino que se sitúa en la parte intermedia del continuo. Concluye que las tortugas de Doñana tienen una dieta variada, básicamente herbívora que aprovecha los aportes proteicos y minerales a su alcance provenientes de la ingestión de materia animal (principalmente carroña y algunos invertebrados).

En el otro extremo del continuo herbívoro-omnívoro-carnívoro, nos encontramos con *Tarentola boettgeri boettgeri* y *T. b. hierrensis* cuyo análisis de la dieta puso de manifiesto la

Tabla 10: Parámetros globales de diversidad de las infracomunidades helmintianas de todos los hospedadores. Los valores se dan como la media \pm la desviación típica, con el rango entre paréntesis.

Table 10: Diversity parameters of the helminth infracommunities of all hosts. Values are shown as average \pm standard deviation, with range in parenthesis.

Hospedador	n	Nº de especies/ hospedador	Nº de helmintos/ hospedador	Indice de Brillouin	Proporción de la muestra con 0 ó 1 especies
<i>T. graeca</i>	17	8.59 \pm 1.84 (5-11)	35370 \pm 47062 (411-159000)	1.09 \pm 0.5 (0-1.68)	0
<i>T.b. boettgeri</i>	46	0.80 \pm 1.05 (0-4)	12.67 \pm 28.43 (0-174)	0.08 \pm 0.2 (0-0.71)	0.83
<i>T.b. hierrensis</i>	12	0.92 \pm 0.51 (0-2)	42.25 \pm 45.58 (0-127)	0.16 \pm 0.3 (0-0.16)	0.92
<i>T. gomerensis</i>	16	1.06 \pm 0.68 (0-2)	7.44 \pm 12.55 (0-50)	0.11 \pm 0.2 (0-0.59)	0.75
<i>T. delalandii</i>	14	1.43 \pm 1.34 (0-4)	12.57 \pm 16.12 (0-60)	0.27 \pm 0.4 (0-1.16)	0.57
<i>T. angustimentalis</i>	47	0.83 \pm 0.70 (0-2)	4.96 \pm 7.73 (0-32)	0.08 \pm 0.2 (0-0.6)	0.83
<i>P. pityusensis</i>	564	1.35 \pm 1.02 (0-5)	16.44 \pm 31.22 (0-420)	0.24 \pm 0.3 (0-1.21)	0.60
<i>P. lilfordi</i>	386	0.93 \pm 0.74 (0-4)	7.45 \pm 12.84 (0-110)	0.19 \pm 0.2 (0-0.82)	0.81
<i>G. caesaris</i>	73	1.38 \pm 0.77 (0-5)	25.58 \pm 52.87 (0-348)	0.15 \pm 0.3 (0-1.35)	0.70

ausencia absoluta de restos vegetales. Estos son los primeros resultados de alimentación de poblaciones naturales de *T. boettgeri*. BARBADILLO (1987) y BARBADILLO *et al.* (1999) apuntan, para esta especie, una posible dieta a base de insectos y arácnidos, basándose en que en cautividad, estos gecónidos aceptan sin problemas lepidópteros, dípteros, arañas, pequeños coleópteros, larvas de insectos y presas similares. Nuestros resultados señalan a los arácnidos como presa básica de *T. b. boettgeri*, y de notable importancia en *T. b. hierrensis*. Diversos grupos de insectos comple-

tan la dieta de una y otra subespecie y los crustáceos isópodos conforman también una buena porción de la misma en el caso de *T. b. hierrensis*. Para el resto de los gecónidos canarios no esperamos resultados demasiado diferentes, principalmente en lo referente a la posibilidad de ingestión de materia vegetal. No obstante esos resultados confirmarán o matizarán los obtenidos para estas dos subespecies. En cualquier caso, este acercamiento de las *Tarentola* spp. al extremo sit-and-wait es motivado por el hecho de que estos saurios son relativamente sedentarios y capturan sus

presas en lugares donde buscan cobijo ambos, depredador y presa (bajo piedras), o en aquellos a los que se acerca gran cantidad de presas potenciales (fuentes de luz artificial).

La alimentación de las lagartijas endémicas baleares, *Podarcis pityusensis* y *Podarcis lilfordi*, ha sido bien estudiada por PÉREZ-MELLADO (1989) y PÉREZ-MELLADO & CORTI (1993). Estos autores observan una acusada estenofagia hacia presas agrupadas, tales como homópteros, algunas familias de coleópteros (Curculionidae) y, especialmente, hormigas. ¿Cómo puede explicarse este alto consumo de hormigas y otras presas de pequeño tamaño? Las hormigas están fuertemente quitinizadas y, en comparación con otras presas de la dieta, son de una talla muy pequeña. Presas de este tamaño y dureza no resultan muy provechosas para la lagartija, en términos de minimizar el tiempo de depredación (SCHOENER, 1969; STEPHENS & KREBS, 1986); hay que masticarlas demasiado y hay que consumir muchas para conseguir un buen aporte energético. Sin embargo, los costes de búsqueda de presa son más bajos, precisamente por el agrupamiento de éstas en nidos, columnas o agregaciones. Pero además, el modelo de minimización de tiempo de depredación resulta más apropiado en condiciones de continentalidad que en condiciones de insularidad, con escasa o nula presión de depredación sobre los lacértidos (NAGANUMA & ROUGHGARDEN, 1990), tal y como ocurre en las islas Baleares (PÉREZ-MELLADO, 1989; PÉREZ-MELLADO & CORTI, 1993). En este contexto, y dando por supuesto el criterio de maximización de energía que favorece el consumo de presas del mayor tamaño posible, pero dado también que este tipo de presas se encuentra con mucha menor frecuencia (sobre todo en condiciones de insularidad), presas muy pequeñas pueden ser incluidas en una dieta óptima (*sensu* SCHOENER, 1971). De hecho, la mirmecofagia es común entre las poblaciones insulares del género *Podarcis* (OUBOTER, 1981; QUAYLE, 1983; SALVADOR, 1986a,b) y se postula como la estrategia ópti-

ma en medios áridos (PIANKA, 1986; POLLO & PÉREZ-MELLADO, 1988; POLLO & PÉREZ-MELLADO, 1991; PÉREZ-MELLADO, 1992) o durante periodos de sequía. Así pues, las hormigas pueden ser consideradas como una dieta alternativa bastante generalizada en situaciones de escasa disponibilidad trófica.

Todo ello explica la posición de las lagartijas endémicas baleares, en el continuo de la estrategia de obtención de alimento, algo desplazadas hacia la derecha del extremo del widely foraging (Figura 1). Siendo primariamente buscadores activos, en el archipiélago balear la escasa presión de depredación y la pobreza en cuanto a disponibilidad trófica, han empujado a ambas especies hacia la estrategia indicada anteriormente (captura y consumo de presas agrupadas), lo que se traduce en un menor movimiento de búsqueda de la presa.

Las mismas causas son también señaladas por PÉREZ-MELLADO & CORTI (1993) para explicar la presencia de materia vegetal en la alimentación de *P. pityusensis* y *P. lilfordi*, en las que el consumo de partes de plantas es frecuente. Debido a este consumo, ambas lagartijas caen hacia la izquierda en el continuo herbívoro-omnívoro-carnívoro (Figura 2). Asumiendo que la diversidad en la alimentación de estas lagartijas está, al menos parcialmente relacionada con la disponibilidad de artrópodos, puede esperarse una relación inversa entre la diversidad trófica y el consumo de plantas (PÉREZ-MELLADO & CORTI, 1993).

Las tendencias alimenticias de los lagartos canarios apuntan hacia una amplia diversificación tanto en el consumo de presas como en el comportamiento trófico inter e intraespecífico (obs. pers.). *G. caesaris* se muestra como una especie que combina prácticamente a partes iguales el consumo de artrópodos con el de materia vegetal. En comparación con *T. b. boettgeri* y *T. b. hierrensis*, este lagarto consume un mayor número de taxones animales, lo que es claramente indicativo de su estrategia de búsqueda del alimento (widely foraging). Quizá, no obstante, haya que considerar también cau-

sas similares a las que concurren en el caso de las lagartijas baleares y que son consecuencia de la insularidad (escasa presión de depredación, pobreza temporal en cuanto a disponibilidad trófica, Llorente, com. pers.), y de este modo ubicar a *G. caesaris* cerca de *P. pityusensis* y *P. lilfordi* en el continuo de la estrategia mencionada. Cabe sin embargo apuntar el escaso número de hormigas consumido por *G. caesaris* y la captura, por el contrario, de presas muy móviles como neurópteros y ortópteros, lo que supone un notable esfuerzo de desplazamiento y captura, aunque un alto rendimiento energético.

El consumo de materia vegetal se ha revelado importante en *G. caesaris*. Este lagarto come únicamente frutos y semillas, partes muy energéticas de las plantas. Este tipo de herbivorismo difiere del detectado en *G. simonyi* (PÉREZ-MELLADO *et al.*, 1999), lagarto de gran tamaño y simpátrico con aquél, que consume partes menos energéticas (hojas, tallos, fibra) lo que le acerca al tipo de herbivorismo verdadero. En este aspecto, *G. caesaris* se aproxima al comportamiento detectado en las lagartijas baleares, con alto consumo puntual de partes energéticas de la planta. De hecho, MACHADO (1985) señala para esta especie una dieta eminentemente carnívora aunque con un alto grado de componente vegetal.

Parasitación global y alimentación

ROCA & HORNERO (1991) establecieron una serie de características bióticas de los hospedadores reptiles, en relación con su fauna parásita. Una de estas características es el tipo de alimentación que determina o perfila la configuración de la helmintofauna de aquéllos.

La dieta herbívora de *T. graeca* presagiaba encontrar una helmintofauna carente de especies con ciclos vitales indirectos; con escasa variación de taxones parásitos a nivel familia; y con altos valores de intensidad de infestación y de riqueza y abundancia de especies. En efecto, los nematodos encontrados (Tabla 1) son todos de ciclo directo y pertenecen a

una única familia, Pharyngodonidae. Los valores de intensidad (Tabla 1) y riqueza y abundancia de especies (concretados en el valor del índice de diversidad de Brillouin) (Tabla 10), destacan enormemente respecto a las demás especies investigadas.

Las enormes cantidades de nematodos encontradas en el colon de las tortugas, parecen sugerir que los nematodos han traspasado la barrera del parasitismo para llegar a un comensalismo postparasítico, constituyéndose así en endocomensales o incluso mutualistas de las tortugas. No es probable, sin embargo, que los nematodos actúen como lo hacen las bacterias celulolíticas. No obstante, si consideramos la excreción de productos nitrogenados por parte de los nematodos (WRIGTH & NEWALL, 1976), la liberación de notables cantidades de nitrógeno bajo la forma de proteínas de bajo peso molecular, péptidos y aminoácidos libres, no es infrecuente (ROGERS, 1969; ROTHSTEIN, 1970; WRIGTH, 1975). HANSKINS & WEINSTEIN (1975 a,b) y WEINSTEIN & HANSKINS (1955) observaron la excreción de aminos en nematodos zooparásitos. Habida cuenta de la amplia nematodofauna que albergan las tortugas, parece posible que estos reptiles sean capaces de absorber en la última porción de su aparato digestivo, estos productos nitrogenados que excretan los nematodos y que resultarían útiles para el hospedador. ROCA *et al.* (1988b) sugieren que el gran número de nematodos en las tortugas terrestres no tiene por qué tener relación directa con el régimen herbívoro de estos reptiles aunque sí que existe una relación indirecta que se concreta en un microhábitat muy apropiado para la vida de estos helmintos.

En el otro extremo del continuo, tenemos los geos endémicos de las islas Canarias, específicamente *T. b. boettgeri* y *T. b. hierrensis*, cuya alimentación es exclusivamente carnívora. Encontramos, en estos hospedadores, bajos valores de intensidad (Tablas 2-6) y de riqueza y abundancia de especies (Tabla 10). Se aprecia también mayor heterogeneidad en el

taxon familia; en cuanto a nematodos encontramos dos de ellas (Pharyngodonidae y Seuratidae), y en cuanto a cestodos adultos, Nematotaeniidae, a la que pertenece *Nematotaenia tarentolae*.

El herbivorismo particular de las lagartijas endémicas baleares *P. pityusensis* y *P. lilfordi*, no se ve reflejado tampoco en su helmintofauna que denota, por el contrario, que se trata de reptiles primariamente carnívoros. Así, encontramos helmintos con ciclos vitales indirectos (los cestodos *Oochoristica gallica* y *Nematotaenia tarentolae*, el digénido *Paradistomum mutabile*, o el nematodo *Skrjabinelazia hoffmanni*). Existen varias familias de parásitos representadas en su helmintofauna y los valores de los parámetros de infestación son bajos (Tabla 10). Los resultados del análisis parasitológico global en relación con la alimentación, plasmados en la inexistencia de correlación entre la diversidad helmintiana y el consumo de materia vegetal (ver resultados), confirman las ideas de PÉREZ-MELLADO *et al.* (1991b) y PÉREZ-MELLADO & CORTI (1993) en el sentido de catalogar ambas especies hospedadoras como primariamente insectívoras y considerar el herbivorismo parcial en ellas observado, como un mecanismo adaptativo relacionado directamente con la disponibilidad trófica de artrópodos, la escasa o nula presión de depredación y la edad evolutiva de la población de lagartijas en cada isla.

La diversidad helmintiana detectada en *G. caesaris* no evidencia la supuesta tendencia hacia la diversidad helmintiana que exhibe la tortuga mora; más bien al contrario, lo sitúa entre las especies de *Tarentola* estudiadas. De cualquier modo, aunque la diversidad helmintiana media de los *G. caesaris* estudiados fue baja ($\bar{x}H = 0.15$), hay que señalar que en el único lagarto en el que se encontraron nematodos Pharyngodonidae de la línea de reptiles herbívoros (ver siguiente subapartado), el valor del índice de diversidad fue mucho más alto ($\bar{x}H = 1.35$); un valor similar al detectado en las tortugas. Parece que la presencia de una

determinada fauna de nematodos Pharyngodonidae (la correspondiente a la línea de reptiles herbívoros) lleva aparejada una mayor diversidad en la infracomunidad helmintiana del hospedador individual. La existencia en una determinada población de *G. caesaris* de una amplia proporción de hospedadores con este tipo de fauna de nematodos, haría subir la media de la diversidad helmintiana de la comunidad componente de la población, y la situaría en cotas bastante mayores que las detectadas tanto en las *Tarentola* spp canarias, como en las lagartijas baleares.

De acuerdo con los datos reflejados en la figura 2 y la tabla 10 puede establecerse una cierta relación entre el consumo de materia vegetal y la diversidad helmintiana (riqueza y abundancia de especies). Salvo *T. delalandii*, el resto de gecónidos canarios presenta un valor de diversidad por debajo de 0.2. Estos saurios se agrupan cerca del extremo derecho en el continuo del tipo de alimentación ya que son carnívoros estrictos. Las lagartijas baleares conforman un grupo con una riqueza y abundancia de especies helmintianas superiores a las encontradas en los gecos canarios (excepción hecha de *T. delalandii*). Por su consumo de materia vegetal, quedan situadas en el continuo, más a la izquierda que aquellos. Los resultados de diversidad helmintiana y consumo de materia vegetal en *G. caesaris* no son coincidentes con lo esperado. De hecho este lagarto se sitúa, en principio, entre las especies de *Tarentola* por lo que a valores de diversidad helmintiana se refiere; sin embargo muestra un consumo de materia vegetal superior al detectado en las lagartijas baleares, por lo que en el continuo del tipo de alimentación queda desplazado más a la izquierda que aquellas. Como hemos indicado anteriormente, es de esperar que una mayor cantidad de lagartos de la población con faunas de nematodos Pharyngodonidae propias de reptiles herbívoros, contribuya a elevar la media del índice de diversidad helmintiana de la población, situándolo en una posición intermedia entre las lagar-

tijas baleares y las tortugas terrestres. Por último, *T. graeca*, reptil herbívoro, cae en el extremo izquierdo del continuo y exhibe una diversidad helmintiana mucho mayor que cualquiera de las demás especies estudiadas.

Aún cuando ROCA *et al.* (1988b) señalan que no existe una relación directa entre el número de nematodos encontrados en la tortuga mora y su régimen alimenticio herbívoro, y tampoco se ha encontrado correlación alguna entre ambos parámetros en las lagartijas endémicas baleares ni en el lagarto endémico de la isla de El Hierro *G. caesaris*, no deja de parecer evidente que en ciertos casos (al menos si consideramos los extremos del continuo herbívoro-omnívoro-carnívoro), la diversidad helmintiana de un hospedador aumenta conforme su alimentación se hace más herbívora. En nuestro caso, y si sustituyésemos *G. caesaris* por *G. stehlini* (datos no publicados), muy probablemente encontraríamos cuatro grupos bien definidos de reptiles: los gecónidos carnívoros, con muy bajos valores de diversidad helmintiana (la excepción la constituye *T. delalandii* cuyo estudio más profundo revelará posiblemente las causas por las que alcanza mayores valores de riqueza y abundancia de especies); las lagartijas endémicas baleares, con un cierto consumo de materia vegetal y valores de diversidad helmintiana superiores a los encontrados en los gecónidos; los lagartos herbívoros canarios (bien representados seguramente por *G. stehlini*, pero no por otras especies con mayor tendencia hacia el carnivorismo, como la aquí estudiada, *G. caesaris*), con un régimen herbívoro muy importante y valores de diversidad helmintiana posiblemente intermedios entre los más bajos (gecónidos) y los mayores (tortugas); y por último, la tortuga mora, herbívoro estricto o casi estricto cuyos valores de riqueza y abundancia de especies helmintianas se sitúa muy por encima de todos los demás (Tabla 10).

Las previsiones de AHO (1990) en el sentido de considerar que los reptiles estrategas del sit-and-wait presentan comunidades de hel-

mintos más simples y depauperadas que los estrategas del widely foraging, se ven cumplidas tras el estudio de nuestros hospedadores, sobre todo si consideramos, de nuevo, ambos extremos del continuo. En efecto, los gecónidos carnívoros (estrategas de sentarse y esperar) exhiben unas comunidades helmintianas caracterizadas por la pobreza y escasa abundancia de especies, mientras que la tortuga mora (estratega de la búsqueda activa) alberga una comunidad de helmintos amplia y diversa, considerada como rica en el espectro de los hospedadores reptiles. *P. pityusensis* y *P. lilfordi* apoyan también la aseveración de AHO (1990). Se trata de buscadores activos desplazados hacia la derecha en el continuo, respecto de *T. graeca*, por los motivos ya comentados anteriormente, y cuyo valor de la diversidad helmintiana se sitúa (exceptuando a *T. delalandii*) inmediatamente por detrás del de *T. graeca*, aunque a mucha distancia de éste (Tabla 10). *G. caesaris* vuelve a ser discordante con lo esperado ya que hay que considerarlo como un buscador activo (captura de presas muy diversas; consumo de materia vegetal) aunque con alguna tendencia hacia la parte derecha del continuo, y sin embargo presenta una diversidad helmintiana muy baja.

Nematodos Pharyngodonidae y alimentación

Nuestras investigaciones han puesto de manifiesto que la tortuga mora, *T. graeca*, de régimen alimenticio herbívoro, presenta una fauna de nematodos Pharyngodonidae característica de la línea filogenética que se establece en reptiles herbívoros. Géneros como *Alaauris*, *Thaparia*, *Tachygonetria* o *Mehdiella*, forman parte de la línea filética antedicha y han sido encontrados en las tortugas objeto de estudio. Cabe señalar que el género *Thelandros*, señalado por PETTER (1966) como perteneciente a una y otra líneas filogenéticas (en reptiles carnívoros y herbívoros), no ha sido encontrado nunca en nuestras investigaciones sobre *T. graeca* (ver también ROCA *et al.*, 1988a,b).

En los gecónidos del archipiélago canario solo tres especies de Pharyngodonidae han sido encontradas (ver resultados), las tres pertenecientes a la línea de los Pharyngodonidae de reptiles carnívoros, lo cual resulta coherente con el regimen alimenticio, carnívoro, de estos saurios.

La particular herbivoría exhibida por las lagartijas endémicas baleares no se ve reflejada en absoluto en su fauna de nematodos Pharyngodonidae. Cinco especies distintas de este grupo de nematodos, han sido señaladas en *P. pityusensis* y *P. lilfordi*, y todas ellas corresponden a la línea filogenética propia de reptiles carnívoros. Es una evidencia más que nos lleva a considerar el herbivorismo de estas lagartijas como una adaptación secundaria, carente de implicaciones filogenéticas.

El hecho de encontrar en *G. caesaris* especies de nematodos Pharyngodonidae pertenecientes a tres grupos diferentes, según su adscripción a la línea de reptiles herbívoros o carnívoros (ver resultados), sitúa a estos lagartos en una posición muy particular respecto de los otros grupos de reptiles estudiados. La presencia de nematodos como *P. micipsae* o *S. atlanticus* los situaría como lagartos carnívoros, pero la presencia de otras especies, como *Alaeuris numidica*, *Mehdiella* sp₁ y *Mehdiella* sp₂, propios de tortugas, los acercaría a éstas, con regimen herbívoro.

Por otra parte, no podemos considerar a *G. caesaris* como representante y ejemplo exclusivo del modo de alimentación de todos los lagartos canarios. En efecto, ya MACHADO (1985) puso de manifiesto el regimen eminentemente herbívoro de *G. simonyi*, cuestión que se ha visto confirmada en recientes estudios (PÉREZ-MELLADO *et al.*, 1999). Además, el propio MACHADO (1985) apunta la diferencia existente entre el regimen alimenticio de ambas especies, *G. simonyi* y *G. caesaris*, señalando a esta última como insectívora. Las primeras apreciaciones sobre *G. stehlini* (datos no publicados) apuntan hacia un regimen alimenticio con gran importancia de la fracción

vegetal. También en otras especies y subespecies, las observaciones iniciales no permiten descartar el componente vegetal como parte importante de la alimentación de algunas formas de lacértidos canarios.

Aunque todavía escasos, los datos de alimentación conocidos de los lagartos canarios, y nuestras observaciones iniciales sobre muchas de las especies y subespecies presentes en el archipiélago (datos no publicados), parecen sugerir un progresivo cambio de alimentación herbívora hacia el carnivorismo, que acompañaría la disminución de tamaño de las formas gigantes a las formas pequeñas o medianas actuales. Este cambio en la alimentación se vería también reflejado en la parasitofauna de los hospedadores que estaría sufriendo una evolución tendente a la sustitución de amplias faunas de nematodos Pharyngodonidae propios de reptiles herbívoros y cercanas cuantitativa y cualitativamente a las de las tortugas terrestres, por faunas propias de reptiles carnívoros en las que desaparecerían los nematodos Pharyngodonidae de reptiles herbívoros, aparecería una mayor diversidad de taxones parásitos a nivel familia y se instalarían especies parásitas con ciclos vitales indirectos. *G. caesaris* se muestra como una especie de transición, por cuanto mezcla en su helmintofauna elementos de una y otra tendencia.

Agradecimientos

El autor desea hacer patente su agradecimiento a todas aquellas personas que colaboraron en los muestreos de campo en las Islas Canarias: Dr. J.A. Mateo (A.H.E.), Marcos García-Márquez (A.H.E.), Daniel Cejudo (A.H.E.), Juan Martín (Universitat de València), Silvia Lope, Nuria Orrit, Dr. Albert Montori, Dr. Xavier Santos, Dr. Miguel Angel Carretero y Dr. Gustavo A. Llorente (Universitat de Barcelona). También a los Dres. Gustavo A. Llorente y M.A. Carretero por su inestimable ayuda en la obtención y análisis de los da-

tos de alimentación de los hospedadores canarios hasta ahora estudiados, así como por sus comentarios y opiniones acerca de todo tipo de cuestiones sobre la biología de los hospedadores, principalmente alimentación.

El Dr. Valentín Pérez-Mellado también ha discutido y comentado con el autor en múltiples ocasiones acerca de la relación parasitica y alimentación de los reptiles.

El estudio de los hospedadores de las islas Canarias fue llevado a cabo en el marco del Proyecto LIFE94/E/A222/E/01238/ICA, de la CEE., con la colaboración indispensable del Dr. Luis Felipe López-Jurado (Universidad de Las Palmas) y contó además con la financiación del Proyecto PB98-1450 de la DGICYT (España). El de los hospedadores de las islas Baleares se benefició de la financiación del Proyecto PB 87 - 0707 - C02 - 00, de la DGICYT (España).

La Viceconsejería de Medio Ambiente del Gobierno Canario proporcionó los pertinentes permisos de captura de referencias: 04/07JVJ/FDC; 04/07/TAB/FDC; 04/07/TAB/JLR; 04/07/JVJ/JLRL; 04/07/ECM/JLR. La Conselleria d'Agricultura i Pesca de les Illes Balears proporcionó los permisos de referencias: 6399; 7027; 3990; 30/05/89.

REFERENCIAS

- AHO, J.M. (1990): Helminth communities of amphibians and reptiles: comparative approaches to understanding patterns and processes, pp. 157-195, in: Esch, G.W., Bush, A.O. & Aho, J.M. (eds.), *Parasite communities: patterns and processes*. Chapman and Hall, London.
- ANDREU, A.C. (1987): *Ecología y dinámica poblacional de la tortuga mora, Testudo graeca, en Doñana*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. Sevilla.
- ANDREU, A.C., DÍAZ-PANIAGUA, C. & KELLER, C. (en prensa): La tortuga mora (*Testudo graeca* L.) en Doñana. *Monogr. Herp.*
- BARBADILLO, L.J. (1987): *La guía de Incafo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Incafo. Madrid. 694pp.
- BARBADILLO, L.J., LACOMBA, J.I., PÉREZ-MELLADO, V., SANCHO, V. & LÓPEZ-JURADO, L.F. (1999): *Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Baleares y Canarias*. GeoPlaneta. Barcelona. 419pp.
- BOWIE, L.A. (1974): *Comparative study of the gastrointestinal nematodes of two sceloporid lizards in Florida*. Master's Thesis. University of Florida. Gainesville (USA).
- BROWN, R.P. & PÉREZ-MELLADO, V. (1994): Ecological energetics and food acquisition in dense Menorcan islet populations of the lizard *Podarcis lilfordi*. *Functional Ecology*, 8: 427-434.
- BUSH, A.O., LAFERTY, K.D., LOTZ, J.M. & SHOSTAK, A.W. (1997): Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *J. Parasitol.*, 83: 575-583.
- DEARING, M.D. (1993): An alimentary specialization for herbivory in the tropical whiptail lizard *Cnemidophorus murinus*. *J. Herpetol.*, 27: 111-114.
- ECKHARDT, R.C. (1979): The adaptative syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains. *Ecological Monographs*, 49: 129-149.
- EISENTRAUT, M. (1949): Die Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln und ihre Rassenaufspaltung im Lichte der Evolution. *Mitt. Zool. Mus. Berl.*, 26: 1-225.
- ESCH, G.W., SHOSTAK, A.W., MARCOGLIESE, D.J. & GOATER, T.M. (1990): Patterns and processes in helminth parasite communities: an overview, pp: 1-19, in: Esch, G.W., Bush, A.O. & Aho, J.M. (eds.), *Parasite communities: patterns and processes*. Chapman and Hall. London (UK).
- FORSTNER, M.J. (1960): Ein Beitrag zur Kenntnis parasitischer Nematoden aus griechischen Landschildkröten. *Z. Parasitenkd.*, 38: 213-218.
- GOATER, T.M., ESCH, G.W. & BUSH, A.O. (1987): Helminth parasites of sympatric sa-

- lamanders: ecological concepts at infracommunity, component and compound community levels. *Am. Midl. Nat.*, 118: 289-300.
- HASKINS, W.T. & WEINSTEIN, P.P. (1957a): Nitrogenous excretory products of *Trichinella spiralis* larvae. *J. Parasitol.*, 43: 19-24.
- HASKINS, W.T. & WEINSTEIN, P.P. (1957b): The amine constituents from the excretory products of *Ascaris lumbricoides* and *Trichinella spiralis* larvae. *J. Parasitol.*, 43: 28-32.
- HOLMES, J.C. & PRICE, P.W. (1986): Communities of parasites, pp. 187-213, in Anderson D.J. & Kikkawa J. (eds.), *Community Ecology: patterns and processes*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- HORNERO, M.J. (1991): *Helminthofauna de los lacértidos endémicos de las islas Baleares (Mediterráneo occidental)*. Tesis Doctoral. Facultad de Biología. Universidad de Valencia. Valencia. 277pp.
- HUEY, R.B. & PIANKA, E.R. (1981): Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62: 991-999.
- IVERSON, J.B. (1982): Adaptations to herbivory in iguanine lizards, pp. 60-76, in Burhardt G.M. & Rand A.S. (eds.), *Iguanas of the world..* Noyes Publ. Park Ridge, New York.
- JOVER, L.I. (1989): *Nuevas aportaciones a la tipificación trófica poblacional: el caso de Rana perezi en el delta del Ebro*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. 438 pp.
- JOVER, L.I. & RUIZ, X. (en prensa): Homogeneidad, un nuevo criterio en el análisis de la dieta. *Misc. Zool.*
- KENNEDY, C.R., BUSH, A.O. & AHO, J.M. (1986): Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? *Parasitology*, 93: 205-215.
- KREBS, C.J. (1989): *Ecological methodology*. Harper and Row Publishers. New York. 654pp.
- LÓPEZ-JURADO, L.F., TALAVERA TORRALBA, P.A., IBÁÑEZ-GONZÁLEZ, J.M., MAC IVOR, J.A. & GARCÍA-ALCÁZAR, A. (1979): Las tortugas terrestres *Testudo graeca* y *Testudo hermanni* en España. *Naturalia Hispanica*, 17: 1-63.
- MACHADO, A. (1985): New data concerning the Hierro Giant lizard and the lizard of Salmor (Canary Islands) *Bonn. Zool. Beitr.*, 36: 429-470.
- MAGURRAN, A.E. (1988): *Ecological diversity and its measurement*. Crom. Helm. Ltd. London (UK). 179pp.
- MARTIN, J.E. (1996): *Parasitofauna de algunas especies de gekónidos de las islas Baleares y Canarias*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad de Valencia. Valencia. 128pp.
- NAGANUMA, K.H. & ROUGHGARDEN, J.D. (1990): Optimal body size in Lesser Antillean *Anolis* lizards. A mechanistic approach. *Ecol. Monogr*, 60: 239-256.
- OUBOTER, P.E. (1981): The ecology of the island lizard *Podarcis sicula salffi*: correlation of microdistribution with vegetation coverage, thermal environment and food size. *Amphibia-Reptilia*, 2: 243-257.
- PÉREZ-MELLADO, V. (1989): Estudio ecológico de la lagartija balear *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874) en Menorca. *Revista de Menorca*, 53: 455-511.
- PÉREZ-MELLADO, V. (1992): Ecology of lacertid lizards in a desert area of eastern Morocco. *J. Zool. Lond*, 226: 369-386.
- PÉREZ-MELLADO, V. & CORTI, C. (1993): Dietary adaptations and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia: Sauria). *Bonn. Zool. Beitr*, 44: 193-220.
- PÉREZ-MELLADO, V., CORTI, C. & VALAKOS, E.D. (1991b): Spatial herbivorism of the genus *Podarcis* (Sauria: Lacertidae) in the mediterranean region. *VI International Conference on Mediterranean Climate Ecosystems. Maleme (Crete), Greece*. Book of Abstracts: 61.
- PÉREZ-MELLADO, V., ROMERO-BEVIÁ, M., ORTEGA, F., MARTÍN-GARCÍA, S., PERERA, A., LÓPEZ-VICENTE, M. & GALACHE, C.

- (1999): El uso de los recursos tróficos en *Gallotia simonyi* (Sauria, Lacertidae) de la isla de El Hierro (islas Canarias), in: López-Jurado, L.F. & Mateo J.Z. (eds.), *El lagarto gigante de El Hierro: bases para su conservación*. A.H.E. Monogr. Herp., 4: 63-83.
- PETTER, A.J. (1966): Équilibre des espèces dans les populations de nématodes parasites du colon des tortues terrestres. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Sér. A Zool.*, 39: 1-252.
- PETTER, A.J. & QUENTIN, J.C. (1976): Keys to genera of the Oxyuroidea, pp: 1-30, in Anderson, R.C., Chabaud, A.G. & Willmott, S. (eds.), *C.I.H. Keys to the nematode parasites of vertebrates*. CAB International, Farnham Royal, Bucks, 4. London.
- PIANKA, E.R. (1966): Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology*, 47: 1055-1059.
- PIANKA, E.R. (1986): *Ecology and natural history of desert lizards*. Princeton University Press. Princeton. 208pp.
- POLLO, C. & PÉREZ-MELLADO, V. (1988): Trophic ecology of a taxocenosis of mediterranean Lacertidae. *Ecologia Mediterranea*, 14: 131-147.
- POLLO, C. & PÉREZ-MELLADO, V. (1991): An analysis of a mediterranean assemblage of three small lacertid lizards in Central Spain. *Acta Oecologica*, 12: 655-671.
- POUGH, F.H. (1973): Lizards energetics and diet. *Ecology*, 54: 837-844.
- QUAYLE, A. (1983): Notes on the diet of Erhard's wall lizard, *Podarcis erhardii*. *Brit. J. Herpet.*, 6: 309-310.
- ROCA, V. & CARBONELL, C. (1993): Los parásitos de anfibios y reptiles. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, 4: 30-34.
- ROCA, V., GALEANO, M. & GARCÍA-ADELL, G. (1988a): Nematodos parásitos de la tortuga mora, *Testudo graeca* Linnaeus, 1758 (Reptilia: Testudinidae) en España. *Rev. Ibér. Parasitol.*, 48: 269-274.
- ROCA, V., GALEANO, M., ANDREU, A.C. & GARCÍA-ADELL, G. (1988b): *Testudo graeca* Linnaeus, 1758 (Reptilia: Testudinidae) en Doñana: datos helmintofaunísticos y relaciones ecológicas parásito-hospedador. *Rev. Esp. Herp.*, 3: 75-82.
- ROCA, V. & HORNERO, M.J. (1991): Diet and helminthfauna in mediterranean reptiles. *Proc. Medecos VI*: 205-209.
- ROGERS, W.P. (1969): Nitrogenous components and their metabolism: Acanthocephala and Nematoda, pp. 379-428, in Florlin, M. & Scheer, B.T. (eds.), *Chemical Zoology*. Academic Press. New York.
- ROTHSTEIN, M. (1970): Nitrogen metabolism in the Aschelminthes, pp. 91-102, in Campbell, J.W. (ed.), *Comparative Biochemistry of nitrogen metabolism*. Academic Press. New York.
- SADEK, R.A. (1981): The diet of the Madeiran lizard *Lacerta dugesii*. *Zool. J. Linn. Soc.*, 73: 313-341.
- SALVADOR, A. (1976): *La alimentación de los reptiles de Cabrera*. Tesis Doctoral. Universidad de Madrid. Madrid (España).
- SALVADOR, A. (1986a): *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874) Balearen-Eidechse, pp. 83-110, in Böhme, W. (ed.), *Handbuch und Reptilien Europas 2/II Echsen III (Podarcis)*. Aula Verlag, Wiesbaden.
- SALVADOR, A. (1986b): *Podarcis pityusensis* (Boscá, 1883) Pityusen-Eidechse, pp. 231-253, in Böhme, W. (ed.), *Handbuch und Reptilien Europas 2/II Echsen III (Podarcis)*. Aula Verlag, Wiesbaden.
- SCHOENER, T.W. (1969): Optimal size specialization in constant and fluctuating environments: an energy-time approach. *Brookhaven Symposium in Biology*, 22: 103-114.
- SCHOENER, T.W. (1971): Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 369-404.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. (1981): *Biometry*, 2nd Ed. W.H. Freeman and Co. San Francisco. 859 pp.
- SOKOL, O.M. (1967): Herbivory in lizards. *Evolution*, 21: 192-194.
- SOKOL, O.M. (1971): Lithophagy and geophagy in reptiles. *J. Herpetol.*, 5: 69-70.

- STEPHENS, D.W. & KREBS, J.R. (1986): *Foraging theory*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- VALVERDE, J.A. (1967): *Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres*. Monografías de Ciencia Moderna (CSIC), Madrid. 217pp.
- WEINSTEIN, P.P. & HASKINS, W.T. (1955): Chemical evidence of an excretory function for the so-called excretory system of the filariform larva of *Nippostrongylus munis*. *Exp. Parasitol.*, 4: 226-243.
- WRIGHT, D.J. (1975): Elimination of nitrogenous compounds by *Panagrellus redivivus* Goodey 1945 (Nematoda: Cephalobidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, 52: 247-254.
- WRIGHT, D.J. & NEWALL, D.R. (1976): Nitrogen excretion, osmotic and ionic regulation in Nematodes. pp, 163-210, in Croll, N.A. (ed.), *The organization of nematodes*. Academic Press. London.

Recibido: 21/07/99

Aceptado: 23/12/99