

COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA DE HEMBRAS INMADURAS COMO ESTRATEGIA REPRODUCTIVA EN MACHOS DE *AESHNA JUNCEA* (LINNAEUS, 1758) (ODONATA: AESHNIDAE)

Antonio Torralba Burrial¹ & Francisco J. Ocharan²

Departamento de Biología de Organismos y Sistemas. Universidad de Oviedo. E-33071 Oviedo (Spain)

¹ antoniob@hotmial.com – ² focharan@uniovi.es

Resumen: Se describe en una población pirenaica de *Aeshna juncea* el comportamiento de búsqueda, por parte de machos adultos, de hembras inmaduras recién emergidas y con la cutícula no endurecida. Los machos intentaban enganchar a las hembras que se hallaban en la vegetación antes de que éstas realizaran su primer vuelo, y en ocasiones lo conseguían. Se comentan las posibles consecuencias en cuanto al éxito reproductivo de los machos y a la capacidad de dispersión y colonización de nuevos medios. Se relaciona con datos previos de hembras inmaduras de ésnidos que mostraban signos de haber copulado.

Palabras clave: Odonata, Anisoptera, Aeshnidae, *Aeshna juncea*, comportamiento, reproducción.

Males searching for immature females as a mate-searching strategy in *Aeshna juncea* (Odonata: Aeshnidae)

Abstract: The behaviour of males searching for immature, teneral females is described from a Pyrenean population of *Aeshna juncea*. Males were seen to hover over aquatic vegetation and to try to grasp emergent females amid vegetation, before the females' maiden flight. This is interpreted as mate-searching behaviour. Usual mating behaviour was observed in nearby ponds when mature females were present. The consequences on male reproductive success and their dispersal and colonization capacity are commented upon. This occurrence is related to previous reports of immature aeshnid females showing signs of having mated.

Key words: Odonata, Anisoptera, Aeshnidae, *Aeshna juncea*, mating behaviour, reproduction.

Introducción

La mayoría de los odonatos presentan larvas acuáticas, lo que supone que los imagos deben encontrarse en las cercanías de los medios acuáticos donde viven aquellas, por lo menos al emerger y al reproducirse. Tras la emergencia, los imagos suelen alejarse del agua (mucho o poco) en su primer vuelo. El periodo pre-reproductor, de maduración, pueden pasarlo cerca o lejos de las masas de agua, pero todos volverán a estos medios para reproducirse (cópulas y ovoposición).

El comportamiento reproductor de los odonatos ha sido intensamente estudiado en las últimas décadas, siendo una muestra de ello el incremento de sólo 26 (10%) hasta 147 (18%) en las páginas dedicadas directamente a este tema en las dos monografías de Corbet (1962, 1999) sobre la biología del grupo. En los odonatos, las hembras tienen siempre un mayor éxito copulativo que los machos, puesto que la mayoría de las hembras que llega a la edad reproductora consigue aparearse, no siendo así en los machos (Cordero Rivera, 2002). Según esto, la búsqueda y formación de parejas debe recibir la mayor parte de la energía en los machos maduros sexualmente, y prácticamente todas las observaciones en el suborden Anisoptera son coherentes con esta predicción (May, 1984).

Especie y sitio de estudio

Aeshna juncea (Linnaeus, 1758) es un ésnido de gran talla, de distribución holártica, que se encuentra en Europa desde la Península Ibérica hasta el norte de Escandinavia (Askew, 1988). En Europa Central la única condición necesaria para la colonización de aguas estancadas someras por parte de esta especie parece ser la presencia de vegetación emergente

con estructuras verticales creciendo en una zona turbosa o similar (Wildermuth, 1992, 1993). En el sur de su área de distribución esta especie se describe como limitada a altitudes superiores a los 800-1000 m (Askew, 1988; Corbet, 1999), aunque se la puede encontrar a menores altitudes si están presentes hábitats propicios, por lo menos en la cornisa cantábrica (Ocharan & Torralba Burrial, 2004). En Aragón es una especie típica de los lagos y turberas de alta montaña pirenaicos, en los que, según nuestras observaciones, puede llegar a ser el odonato más abundante.

Los hechos fueron observados en el Ibón de Lapazuso, situado a 42° 45' 44'' N, 00° 25' 04'' W, 2078 m s. n. m., en el término municipal de Sallent de Gállego (Huesca, NE de España) (véase mapa de situación en la figura 1). Se trata de una laguna de alta montaña pirenaica de origen glaciar, de unos 70x10 m, y parcialmente colmatada (profundidad máxima en la fecha del muestreo inferior a 50 cm). Tiene una extensa zona turbosa y un porcentaje importante cubierto por vegetación emergente (figura 2). Se encuentra libre de peces y con una gran cantidad de larvas de anfibio a disposición de las larvas de libélula. Pese a su proximidad a las pistas de esquí y a picos muy visitados, la presión turística que recibe es inferior a la de otros ibones cercanos, ya que ni siquiera hay una senda evidente que lleve hasta él y no se observaron residuos antrópicos ni en sus orillas ni en su vaso.

El ibón de Lapazuso fue visitado el 18-VII-2003 entre las 12:00 y las 14:00 horas (tiempo solar) coincidiendo con el periodo de mayor radiación solar. Las condiciones meteorológicas fueron las de un día soleado, sin nubes ni viento, similares a las de los días anteriores.



Fig. 1. Situación del ibón de Lapazuso (Sallent de Gállego, Huesca) en la Península Ibérica. **Fig. 2.** Ibón de Lapazuso en la fecha del muestreo. En primer plano se observa la zona cubierta por la vegetación acuática emergente, de unos 40 – 50 cm de altura, donde se producían la mayoría de las emergencias y el comportamiento descrito



Resultados

Durante los muestreos se encontraron, además de *Aeshna juncea*, adultos de *Enallagma cyathigerum* (Charpentier, 1840), *Libellula depressa* Linnaeus, 1758 y *Libellula quadrimaculata* Linnaeus, 1758.

La población de *A. juncea* era relativamente grande para el tamaño de la laguna, ya que se observaron entre 50 y 100 ejemplares en distintas fases de la emergencia, todos ellos situados en la vegetación emergente del agua en las márgenes turbosas. Los individuos trepaban fuera del agua por los tallos vegetales hasta una altura de 3-25 cm. Allí se fijaban, rompían la cutícula, salían de la exuvia y extendían las alas. El primer vuelo se dirigía hacia arriba y alejándose del vaso del ibón. No se pudo valorar exactamente el tiempo que empleaban en completar el proceso, pero un individuo que comenzaba a romper la cutícula larvaria cuando llegamos al ibón presentaba las alas completamente extendidas a nuestra marcha (aproximadamente 120 minutos después), aunque todavía no había realizado su primer vuelo.

Numerosos machos adultos volaban en el ibón, aunque no más de cinco o seis estuvieron presentes al mismo tiempo sobre él. Todos los machos con la cutícula ya endurecida fueron observados en vuelo, ninguno posado. No mostraban un comportamiento territorial propiamente dicho, sino que patrullaban indistintamente por toda la superficie de la charca, especialmente sobre las zonas cercanas a las orillas con vegetación emergente. Sí que mostraban interacciones agresivas con otros machos coespecíficos, persiguiéndolos, con peleas breves en algunos casos, y generalmente intentando expulsarlos del ibón si los encontraban en su camino. En dos ocasiones fue observada una interacción agresiva interespecífica entre un macho de *Aeshna juncea* y otro de *Libellula quadrimaculata*, limitándose en ambas ocasiones a una corta persecución por parte del macho de *A. juncea* y al abandono del área por parte del de *L. quadrimaculata*, el cual se posó en un tallo de la vegetación emergen-

te a unos cuantos metros (dentro del vaso del ibón) y volvió a volar al poco rato.

Durante los vuelos de inspección, los machos frecuentemente se detenían, manteniendo la misma posición en el aire. Se cernían así sobre la vegetación emergente a una altura entre 75 cm y 2 m de la superficie del agua, en esa posición característica que ha ocasionado el nombre vulgar de “helicópteros” para los miembros del orden. El tiempo que permanecían en esa posición fue variable, y la abandonaban bien para continuar su vuelo normal de inspección, o bien para descender si veían a una hembra emergente entre la vegetación. En este último caso volvían a mantener una posición de vuelo estática sobre dicha hembra a menor altura, y desde allí realizaban varios intentos de agarrar a la hembra con sus desarrollados apéndices posteriores. Las hembras emergentes, y por tanto inmaduras, con la cutícula no endurecida aunque con las alas extendidas, intentaban asirse a la vegetación y se resistían a abandonarla. Tras los repetidos intentos del macho, la situación podía desembocar en: (1) que el macho desistiera y siguiera con su vuelo de inspección (caso más frecuente: 15 observaciones); (2) que la hembra se acabara soltando y cayera algo más abajo, enganchada de nuevo al mismo tallo de vegetación (cinco casos observados); (3) que la hembra se soltara y acabara en el agua (dos casos observados, en ambos la hembra pudo encaramarse a la vegetación de nuevo); o (4) que el macho consiguiera su objetivo y se marchara con la hembra en tándem (cuatro observaciones).

No se observaron hembras maduras (con su patrón de coloración típico), volando ni sobre el agua ni en sus cercanías, pese a que sí se encontraron (volando, en cópula y ovopositando) en otras charcas e ibones de la zona en la misma fecha. En estas otras zonas húmedas no se observaron ejemplares emergentes, aunque sí exuvias.

Discusión

La mayoría de los odonatos que pasan gran parte de su vida adulta activa volando (llamados por ello 'voladores') utilizan un sistema de reproducción de ovoposición postpuesta (el sistema tipo 2 *sensu* Corbet, 1999). Las características de este sistema son: (1) la identidad del sitio de encuentro con el de ovoposición; (2) el abandono del sitio por la pareja para copular (o para terminar la cópula), dejando de nuevo (o no) el macho a la hembra después en el sitio de ovoposición; y (3) hembras que ovopositan normalmente sin ser guardadas por el macho, algunas veces durante una visita posterior al agua. No se conocen zigópteros que presenten este sistema, típicamente usado por los anisópteros de las familias Aeshnidae, Cordulegastridae, Corduliidae, Epiophlebiidae, Gomphidae y Petaluridae.

Aunque en otras ocasiones hemos observado a *Aeshna juncea* siguiendo este sistema reproductivo típico (incluso en esta misma fecha), el comportamiento aquí descrito difiere marcadamente de él por el hecho de existir una búsqueda concreta por parte de los machos de hembras claramente inmaduras y una consecuente formación de tandems. Resultaría interesante valorar en qué medida se encuentra extendido este comportamiento en *Aeshna juncea*, comprobando si se da en otras poblaciones, qué porcentaje de machos recurren a este comportamiento y si se llegan a producir cópulas efectivas de estas hembras inmaduras que tengan como consecuencia la paternidad de los machos involucrados. La biología de esta especie dificulta encontrar respuestas a estas preguntas: esta estrategia sólo sería observable durante el periodo (previsiblemente breve) en el que se producen las emergencias de las hembras y ya existen machos maduros; la mayoría de las cópulas se producen fuera de la zona húmeda (que es la zona de encuentro y ovoposición); las hembras no pueden ovopositar hasta que no maduren sus óvulos, con lo que se produce una separación temporal entre ambos actos (el esperma sería almacenado en la espermateca mientras tanto) y posiblemente también una separación espacial entre ellos (las hembras podrían ovopositar en charcas o ibones distintos a donde han emergido y copulado); los procesos de competencia espermática, frecuentes en los odonatos (revisión en Corbet, 1999), tampoco permitirían asegurar que un macho observado en cópula con una hembra sea el padre de los huevos que ésta pone (salvo en condiciones controladas de laboratorio, sumamente difíciles en especies de gran tamaño y potencia de vuelo como la que nos ocupa). El hecho de haber observado, en otras zonas húmedas de montaña cercanas, el comportamiento reproductor normal de la especie cuando se hallaban presentes hembras maduras, sugiere que nos encontramos ante una estrategia reproductora alternativa que se daría cuando existen hembras emergentes en la zona húmeda. Por los condicionantes expuestos no podemos valorar cual es el porcentaje de éxito obtenido por los machos al seguir esta estrategia (en cuanto a eficacia biológica), pero sí discutir sus posibles ventajas. Aunque estas ventajas podrían verse afectadas si se diera una negativa de las hembras a copular (la resistencia inicial a dejarse llevar en tandem sólo fue vencida en un 15% de las observaciones), no cambia el hecho de que se da este comportamiento de búsqueda de hembras inmaduras para copular, por lo menos en la población estudiada de *Aeshna juncea*.

Este comportamiento puede verse facilitado por el hecho de que: (1) en el sitio de encuentro se produce una concentración mucho mayor de hembras en el momento de su emergencia que durante su vuelta a estos sitios de reproducción; (2) los anisópteros no juntan sus alas sobre el tórax, por lo que las hembras posadas son relativamente fáciles de enganchar por los machos (Fincke, 1997); y (3) porque las cópulas en los anisópteros pueden ser muy breves, durando tan sólo unos pocos segundos (Fincke *et al.*, 1997).

Las consecuencias de esta estrategia reproductiva pueden ser un incremento del éxito reproductivo de los machos (o por lo menos de su éxito copulador) y un incremento de la capacidad de dispersión y colonización de nuevos medios.

Para valorar la primera consecuencia hay que tener en cuenta que, en los odonatos: 1) la supervivencia (medida como longevidad en estado reproductivo) es un importante predictor del éxito reproductivo tanto para los machos como para las hembras, y 2) las condiciones meteorológicas (tales como el número de días soleados durante la vida del adulto) explican mucha de la varianza en el éxito reproductivo de los individuos (Fincke *et al.*, 1997). En lugares como la alta montaña, con unas condiciones meteorológicas que pueden ser relativamente duras para los odonatos (aunque la especie esté adaptada a ellas), la importancia de éstas se incrementa, siendo necesario aprovechar al máximo las oportunidades que existan. El hecho, previamente nombrado, de que la concentración de hembras en el momento de la emergencia sea muy superior a la de cualquier otro momento de la vida de los adultos (la proporción sexual operativa en las libélulas suele estar distintivamente sesgada hacia los machos) facilita su encuentro cuando están emergiendo, aunque sean hembras sexualmente inmaduras. Lempert (en Corbet, 1999) indica que algunas hembras de *Sympetrum flaveolum* (Linnaeus, 1758) copularon mientras su cuerpo estaba todavía blando, si bien es cierto que no las vio ovopositar más tarde (y véase, más abajo, Rowe, 1978). No parece pues que el desarrollo de los caracteres sexuales asociados a la madurez sexual sea una condición necesaria para la cópula en las hembras de odonatos (sí que lo es en los machos).

En cuanto al posible incremento en la capacidad de dispersión viene dado por la salida desde el sitio de emergencia de algunas hembras ya inseminadas, por lo que es suficiente la llegada de una de ellas a otro medio para su colonización, sin necesidad de machos. Dada la distribución discontinúa, en parches separados, de estos medios acuáticos en la alta montaña, una adaptación semejante representaría una clara ventaja evolutiva. De hecho, la cópula por parte de hembras recién emergidas es una característica distintiva del sistema de reproducción de 'migración de largo alcance' tipo 1 *sensu* Corbet (1999). El coenagrionido austral *Ischnura aurora* (Brauer, 1865) es hasta el momento el único odonato conocido que utiliza este sistema. En esta especie, las hembras copulan, con la cutícula aún no endurecida, para dispersarse a continuación, madurar y ovopositar posteriormente (Rowe, 1978). Ciertos individuos de otras especies cogenéricas, como la paleártica *Ischnura pumilio* (Charpentier, 1825) podrían usar este sistema también (Corbet, 1999).

El comportamiento aquí descrito no es exclusivo de *Aeshna juncea*, y podría ser más frecuente de lo que parece.

En ciertos anisópteros (incluyendo a los ésnidos), durante la cópula o el vuelo en tándem parte de los apéndices anales del macho presionan los ojos compuestos de las hembras, dejando unas cicatrices en los mismos. Dunkle (1979) encontró estas marcas oculares en hembras con una coloración propia de ejemplares inmaduros en tres ésnidos neárticos (*Coryphaeschna luteipennis* (Burmeister, 1839), *Epiaeschna heros* (Fabricius, 1798) y *Triacanthagyna trifida* (Rambur, 1842)), lo que sugiere que dichas hembras fueron tomadas en tándem cuando todavía eran inmaduras. Algunas hembras de *E. heros* presentaban dichas marcas cuando todavía no tenían su cutícula endurecida, con lo que el comportamiento de buscar hembras emergentes para copular podría ser una estrategia reproductiva presente también en otros ésnidos.

Agradecimiento

El primer autor disfruta de una beca de la Consejería de Educación y Cultura del Principado de Asturias (beca FICYT). Adolfo Cordero Rivera realizó interesantes comentarios sobre el manuscrito que contribuyeron a mejorar este trabajo. Chesus Ferrer y María José Urraca acompañaron a ATB durante los muestreos.

Bibliografía

- ASKEW, R. R. 1988. *The dragonflies of Europe*. Harley Books, Colchester. 291 pp.
- CORBET, P.S. 1962. *A biology of dragonflies*. Witherby, Londres, 247 pp.
- CORBET, P. S. 1999. *Dragonflies, Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester. 829 pp.
- CORDERO RIVERA, A. 2002. Influencia de la selección sexual sobre el comportamiento reproductor de los odonatos. En: M. Soler (ed.) *Evolución: la base de la biología*. Proyecto Sur de Ediciones, Granada. Pp. 497-508.
- DUNKLE, S. W. 1979. Ocular mating marks in female nearctic Aeshnidae (Anisoptera). *Odonatologica*, **8**: 123-127.
- FINCKE, O. M. 1997. Conflict resolution in the Odonata: implications for understanding female mating patterns and female choice. *Biol. J. Linn. Soc.*, **60**: 201-220.
- FINCKE, O. M., J. K. WAAGE & W. D. KOENING. 1997. Natural and sexual selection components of odonate mating patterns. En: J. C. Choe & B. J. Crespi (eds). *The evolution of mating systems in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Pp 58-74
- MAY, M. L. 1984. Energetics of adult Anisoptera, with special reference to feeding and reproductive behavior. *Adv. Odonatol.*, **2**: 95-116.
- OCHARAN, F. J. & A. TORRALBA BURRIAL. 2004. La relación entre los odonatos y la altitud: el caso de Asturias y la Península Ibérica. La relación entre los odonatos y la altitud: el caso de Asturias (Norte de España) y la Península Ibérica (Odonata). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **35**: 103-116.
- ROWE, R. J. 1978. *Ischnura aurora* (Brauer), a dragonfly with unusual mating behaviour (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, **7**: 375-383.
- WILDERMUTH, H. 1992. Das habitatspektrum von *Aeshna juncea* (L.) in der Schweiz (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica*, **21**: 219-233.
- WILDERMUTH, H. 1993. Habitat selection and oviposition site recognition by the dragonfly *Aeshna juncea* (L.): an experimental approach in natural habitats (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica*, **22**: 27-44.