

Odonatos

29



Olalla Lorenzo Carballa y Adolfo Cordero Rivera

Resumen: Los odonatos (libélulas y caballitos del diablo) agrupan en la actualidad unas 30 familias y unas 6000 especies, distribuidas por todos los continentes excepto en la Antártida. Las relaciones de parentesco entre las familias basadas en datos moleculares han resultado ser, en la mayoría de los casos, incongruentes con las clasificaciones previas basadas en caracteres morfológicos. Los resultados de los análisis filogenéticos más recientes, basados en secuencias nucleotídicas y caracteres morfológicos, han servido para clarificar algunas de estas relaciones, si bien sigue habiendo controversia acerca de la posición de algunos grupos, como los Epiophlebiptera. Los fósiles indican la aparición de los odonatos en el carbonífero superior, con una amplia diversificación en el pérmico y finalmente la evolución de los grupos actuales en el jurásico y el cretácico. Su plan corporal parece haber cambiado poco desde entonces, así como ciertos modos de vida que se observan aún en las especies actuales. Presentan características morfológicas únicas entre los insectos, de las cuales la más notable es la presencia de la genitalia masculina secundaria separada de los testículos, lo que determina un comportamiento reproductor único, con un doble contacto entre macho y hembra durante la cópula, y los convierte en un grupo muy apropiado para probar las nuevas teorías sobre conflicto sexual. Una cuestión debatida es si los polichromatismos que se observan en muchas especies constituyen un carácter ancestral, lo que se resolverá con el desarrollo de filogenias robustas. Entre los mecanismos de especiación más exitosos en este grupo se encuentran los relacionados con las presiones de selección por actinopterigios depredadores, con ejemplos muy notables en algunos géneros.

Summary: *The extant Odonates are a group with 30 families and with about 6000 species described in all the continents, except in the Antarctica. The relationships among different odonate groups based on molecular data have turned out to be in most of the cases incongruent with previous classifications based on morphological data. Results of the most recent phylogenetic analyses, based on DNA sequences as well as morphological characters have been useful to clarify some of these relationships, although there is still controversy about the position of some groups, like the Epiophlebiptera. Fossils indicate the origin of these insects in the Upper Carboniferous, with a wide diversification in the Permian and finally the evolution of current odonate groups in the Jurassic and the Cretaceous. Morphologically odonates have changed slightly since then, and they maintain similar life styles. They have unique morphological features among the insects, of which the most remarkable is the presence of the male secondary genitalia separated from the testes. This feature determines a unique reproductive behaviour, which makes them the target group to test the new theories about sexual conflict. A debated question is if the polychromatisms that are observed in many species constitute an ancestral character, a question that will be solved with the development of robust phylogenies. Among the most successful mechanisms of speciation in this group are those related to the presence of actynopterygian predators, with very remarkable examples in some groups.*

El orden Odonata incluye actualmente un número cercano a las 6000 especies, una cifra pequeña si se compara con otros grupos de insectos, pero ligeramente superior al número de mamíferos o anfibios conocidos. Los adultos son insectívoros, con un vuelo muy potente y habitualmente presentan una coloración conspicua. En general se encuentran en hábitats de agua dulce. Las larvas son en su inmensa mayoría acuáticas y depredadoras, y se desarrollan en todo tipo de masas de agua. A excepción de su posible capacidad para controlar las poblaciones de mosquitos, así como de servir de indicadores de la calidad de las aguas en que residen, se trata de insectos con un escaso interés económico.

El orden está constituido por tres subórdenes: los Zygoptera (del griego ‘alas plegadas’; antiguamente denominados Isoptera, es decir, ‘alas iguales’), los Anisoptera (‘alas desiguales’) y los Epiophlebiptera. Más de la mitad de las especies son tropicales, pero se encuentran en cualquier región faunística, excepto en la Antártida. Los caballitos del diablo (Zygoptera) agrupan unas 3000 especies y son fácilmente reconocibles por tener las alas anteriores y posteriores muy similares, que normalmente se mantienen plegadas (a excepción de la familia Lestidae), y ojos que ocupan los extremos de una cabeza más ancha que el cuerpo. Los Anisoptera o verdaderas libélulas (aproximadamente 3000 especies) se caracterizan por

¿Qué es un odonato?

Los odonatos (del griego *odontos*, 'diente') son un orden de insectos con unas 6000 especies descritas que incluye formas tan conocidas como las libélulas y los caballitos del diablo. Un odonato adulto es depredador y posee grandes ojos compuestos, patas fuertes y espinosas que utiliza para capturar insectos al vuelo y alas membranosas, largas y estrechas, con una nerviación compleja y reticulada, y una mancha característica cerca del ápice (pterostigma). En los machos el órgano copulador se encuentra en el segundo segmento abdominal, característica que los diferencia del resto de los insectos y que determina un comportamiento reproductor único, en el que el macho tiene que doblar el abdomen durante el apareamiento para poder alcanzar el orificio genital de la hembra. Los odonatos se encuentran asociados a ambientes acuáticos, necesarios para el desarrollo de su etapa larvaria (denominadas ninfas o larvas). No presentan fase de pupa y por tanto son insectos con metamorfosis incompleta ("hemimetábolos"). Junto con los efemerópteros formaban el grupo (ahora parafilético) de los "paleópteros" (del griego *palaeos*, 'antiguo', y *pteron*, 'ala'), insectos alados más primitivos, que se caracterizan por no poder plegar las alas sobre el abdomen, característica exclusiva de los neópteros (resto de insectos alados).

Recuadro 1. Caracteres morfológicos únicos de los odonatos.

1. Genitalia masculina secundaria en el segundo segmento abdominal.
2. Alas con nodo y pterostigma (éste último falta en unas pocas especies).
3. Patas situadas en la parte anterior del tórax, muy poco aptas para caminar, cuya utilidad es servir de aparato de captura de las presas.
4. Larvas con labio modificado para la captura de las presas (máscara).

su cabeza esferoidal, grandes ojos que a menudo se tocan cubriendo toda la parte dorsal, y dos pares de alas desiguales, que no se pliegan cuando el animal está en reposo. Epiophlebiptera que está representado en la actualidad por 2-3 especies asiáticas del género *Epiophlebia*, que morfológicamente son una mezcla de los dos órdenes anteriores y cuya posición filogenética ha sido objeto de continuo debate. Las clasificaciones más recientes, que incluyen estudios morfológicos y moleculares, dividen al orden Odonata en dos subórdenes: los Zygoptera y los Epiprocta (Anisoptera + Epiophlebiptera). Tradicionalmente, los Epiophlebiptera habían sido agrupados con varios linajes extintos dentro de los "Anisozygoptera", grupo que ha resultado ser parafilético.

Los Odonata son un grupo muy primitivo, con fósiles de especies odonatoides de gran tamaño que datan del carbonífero superior y del pérmico (Protodonata, 360 a 295 millones de años). El más grande de estos gigantes, *Meganeuropsis permiana*, alcanzaba alrededor de 70 cm de envergadura alar. El registro fósil para la mayoría de las familias actuales data del jurásico o del cretácico. Las especies fósiles que no se pueden asignar a alguno de los tres subórdenes actuales se incluyen convencionalmente en uno de los cuatro subórdenes fósiles: Protozygoptera, Archizygoptera, Protanisoptera y Triadophlebiomorpha.

Recuadro 2. Los odonatos en cifras.

- Número de especies: aproximadamente 6000.
- Número de géneros: aproximadamente 600.
- Géneros con mayor número de especies: *Pseudagrion* (141 especies, Coenagrionidae), *Argia* (111 especies, Coenagrionidae), *Drepanosticta* (92 especies, Platystictidae), *Gynacantha* (88 especies, Aeshnidae), *Lestes* (82 especies, Lestidae), *Macromia* (76 especies, Macromiidae).
- Número de familias: 30-33.
- Familias con mayor número de especies: Coenagrionidae (1070 especies), Libellulidae (966 especies), Gomphidae (951 especies).
- Origen: carbonífero, al menos 325 millones de años (Protodonata).
- Fósil más antiguo (Odonata): pérmico inferior, 250 millones de años.
- Odonato más grande: actualmente *Megaloprepus coerulatus*, un zigóptero de la familia Pseudostigmatidae con envergadura de 19 cm. Un fósil de la especie *Meganeuropsis permiana* tenía una envergadura de más de 70 cm.
- Odonato más pequeño: *Nannophya pygmaea* (Libellulidae), de 2 cm de envergadura.
- Odonato con más amplia distribución: *Pantala flavescens* (Libellulidae), en los cinco continentes y en numerosas islas oceánicas.
- Odonatos con distribución más restringida: especies endémicas de islas oceánicas, como *Rhinocypha ogasawarensis*, de las islas Ogasawara (Japón).

Características de sus genomas

El número haploide de cromosomas de los odonatos varía entre 3 y 15. A pesar de este amplio rango hay poca variación: los números haploides 12, 13 y 14 son los más habituales (representados en un 94% de las 371 especies analizadas), y un número $n = 13$ se puede considerar el típico del orden (número de base), dado que se ha encontrado en

el 56% de las especies estudiadas citológicamente. Las familias Protoneuridae y Coenagrionidae (Zygoptera), así como Aeshnidae (Anisoptera) tienen típicamente $n = 14$ cromosomas, mientras que Platystictidae, Platycnemididae, Megapodagrionidae, Lestidae, Calopterygidae (Zygoptera), Cordulegastridae, Corduliidae, Libellulidae (Anisoptera) y Epiophlebiidae (Epiophlebioptera) presentan $n = 13$ cromosomas. Sólo Petaluridae, con $n = 9$ cromosomas, y Polythoridae y Gomphidae con $n = 12$, poseen un menor número de cromosomas, si bien se observan excepciones en todos los grupos.

Una particularidad de la citotaxonomía de los odonatos es la existencia de **microcromosomas**, cuya presencia es variable dependiendo del grupo: pueden estar totalmente ausentes en determinados grupos o, por el contrario, aparecer en todas las especies de un género determinado. Su distribución, al contrario que el número de cromosomas, no refleja ninguna afinidad taxonómica. Geográficamente pueden aparecer en una población y sin embargo estar ausentes en otra población de la misma especie, lo que se ha observado en *Lestes dryas*, *Anax junius* y *Cordulegaster boltonii*, entre otras. El tamaño de estos elementos también puede ser variable en diferentes poblaciones o en diferentes formas intraespecie, como sucede por ejemplo en *Calopteryx virgo* y *Libellula quadrimaculata*.

El método original de determinación sexual en Odonata es X0/XX, y el macho es el sexo heterogamético (X0). Esto es lo que se observa en todos los complementos primarios independientemente del número de cromosomas y del grado de especialización del grupo. En complementos secundarios existen casos de aparición de un sistema XY/XX, cuando el cromosoma X original se ha visto envuelto en la fusión con un autosoma. Este sistema no está relacionado con ningún grupo taxonómico ni con la filogenia del grupo, si bien en algunas familias (como Aeshnidae) es más frecuente que en otras.

El genoma de los Odonata es poco conocido. Sólo existen datos de dos especies en la base www.genomesize.com, que indican un tamaño de genoma de 1,50-2,16 pg, muy cercano a la media para los insectos ($1,53\text{pg} \pm 0,13$, $n = 453$ especies). Para los estudios filogenéticos se han utilizado principalmente los genes que codifican el RNA ribosómico, situados tanto en la mitocondria como en el núcleo. El gen 28S evoluciona mucho más lentamente que el 16S en Odonata, por lo que el primero ha sido el más útil para resolver las ramas básicas de la filogenia.

Resultados filogenéticos contrastados con clasificaciones previas

La filogenia de los odonatos ha sido un puzzle difícil de encajar. Su posición entre los insectos alados (Pterygota) está bien establecida, pero los estudios basados en caracteres morfológicos y moleculares indican que los “Palaeoptera” (Odonata + Ephemeroptera) son un grupo parafilético.

Dentro del orden Odonata, el debate se centra en si:

Términos básicos

Conflicto sexual: Divergencia entre los intereses reproductores de machos y hembras, que se manifiesta a menudo de forma conspicua, pero que también puede ser muy sutil. Se trata de un mecanismo de selección sexual.

Elección femenina críptica: Mecanismo de selección sexual postcópula, según el cual las hembras alterarían la proporción de descendencia producida con cada macho, lo que determina que la paternidad de diferentes machos no sea directamente proporcional a su éxito copulador ni a los mecanismos de competencia espermiática.

Microcromosomas: Cromosomas con un comportamiento diferente a los autosomas y los cromosomas sexuales durante la meiosis.

Nodo: Punto de inflexión en el borde anterior de las alas de los odonatos, situado hacia la mitad de su longitud. Tiene importantes consecuencias aerodinámicas.

Partenogénesis accidental: Se observa en poblaciones sexuales en las cuales, de forma excepcional, alguna hembra puede presentar reproducción partenogenética.

Pruinosidad: Presencia de ceras con aspecto pulverulento sobre la superficie corporal, que cambian la apariencia y el color de los odonatos cuando maduran sexualmente, especialmente cuando envejecen. Existen datos que indican que estas ceras reflejan la luz UV.

Pteroestigmas: Celdas del extremo distal anterior de las alas de los odonatos, que se encuentran engrosadas y habitualmente vivamente coloreadas. Su función es poco conocida.

Selección sexual poscópula: Tipo de selección intersexual, que incluye todos los mecanismos fisiológicos-conductuales que tienen lugar desde el inicio del apareamiento, y que determinan qué individuos son exitosos a la hora de tener descendencia.

- Los Zygoptera son grupo hermano de los Epiophlebioptera y los Anisoptera (Epirocta), o bien los Zygoptera y los Anisoptera lo son del suborden Epiophlebioptera.

No obstante, hay un consenso general en los siguientes puntos:

- Los Odonata son un grupo monofilético, que se separó del linaje principal de Pterygota en el carbonífero superior.
- Los tres subórdenes son monofiléticos.

Las primeras hipótesis acerca de las principales relaciones filogenéticas de los odonatos se basan principalmente en la estructura alar, debido a que estas estructuras fosilizan muy bien. Todos estos estudios han dado lugar a interpretaciones muy diversas de las relaciones entre los grandes grupos (familias) de odonatos. Un estudio más reciente, basado también en el análisis de los caracteres morfológicos, incluyendo no sólo la venación alar sino también caracteres del exoesqueleto o algunos caracteres larvarios, divide el orden Odonata en dos sub-

órdenes: Zygoptera y Epiprocta (Anisoptera + Epiophlebioptera).

Los primeros análisis moleculares de las relaciones de los Anisoptera sustentaron la monofilia de la mayoría de las familias de este grupo reconocidas tradicionalmente, y mostraron que *Epiophlebia superstes*, una de las 2-3 únicas especies de Epiophlebioptera vivas, es grupo hermano de los Anisoptera. Un estudio preliminar del orden utilizando el gen *rrnS* (mitocondrial) sugirió la agrupación de los Lestidae (una familia tradicionalmente incluida en el suborden Zygoptera) con los Anisoptera. Los Zygoptera serían, según este trabajo, un grupo parafilético. Sin embargo, dadas las limitaciones del estudio, en el cual se analizaron únicamente 24 especies de 16 géneros en siete familias, todas ellas de Norteamérica, estas conclusiones deben considerarse preliminares.

En un trabajo más reciente que analiza el gen *rrnL* (mitocondrial) y el rADN 28S (nuclear) se concluye de nuevo que los Zygoptera son parafiléticos (al estar las familias Lestidae y Calopterygidae formando clados dentro de los Anisoptera), y los Epiophlebioptera formarían un grupo monofilético junto con los Anisoptera (suborden Epiprocta), si bien no se resuelve la posición de *Epiophlebia*, que se sitúa como un grupo intermedio entre Zygoptera y Anisoptera si se usa la información del gen 28S, pero con la información derivada del gen *rrnL* aparece como el grupo hermano de *Tanypteryx* (un anisóptero), aunque con un apoyo bajo.

Esta falta de congruencia entre los estudios morfológicos, o entre diferentes estudios moleculares, indica claramente la necesidad de combinar ambos tipos de datos para obtener una buena resolución y clarificar las relaciones filogenéticas existentes dentro del orden (Fig. 1). En este sentido, el estudio más completo hasta la fecha se ha llevado a cabo mediante el análisis de 29 familias y 108 especies de otros tantos géneros, basándose en la secuenciación de seis genes: *rrnS*, *rrnL* y la subunidad II de la citocromo oxidasa (*cox2*), todos ellos mitocondriales, y los genes nucleares Histona 3, rADN 18S y rADN 28S. Además, se analizaron datos morfológicos de grupos extintos y actuales. Los resultados obtenidos confirman que el suborden Zygoptera es monofilético y corroboran la existencia del suborden Epiprocta (Anisoptera + Epiophlebioptera), que había sido reconocido anteriormente (véase Árbol de Odonatos). La inclusión de los fósiles no fue crucial para obtener una filogenia robusta, pero sí para resolver la evolución de algunos caracteres asociados con el vuelo. Las conclusiones principales de este trabajo serían:

- Se apoya la propuesta de la creación del suborden Epiprocta (Anisoptera + Epiophlebioptera).
- Las familias de Anisoptera tradicionalmente reconocidas en la literatura y representadas por múltiples táxones, excepto la familia Corduliidae, serían monofiléticas (Aeshnidae, Petaluridae, Gomphidae, Synthemistidae y Libellulidae). De las familias Austropetaliidae, Chlorogomphidae, Cordulegastridae, Macromiidae y Epiophlebiidae se analizó un único taxon, por lo que no se ha podido probar si son monofiléticas o no.

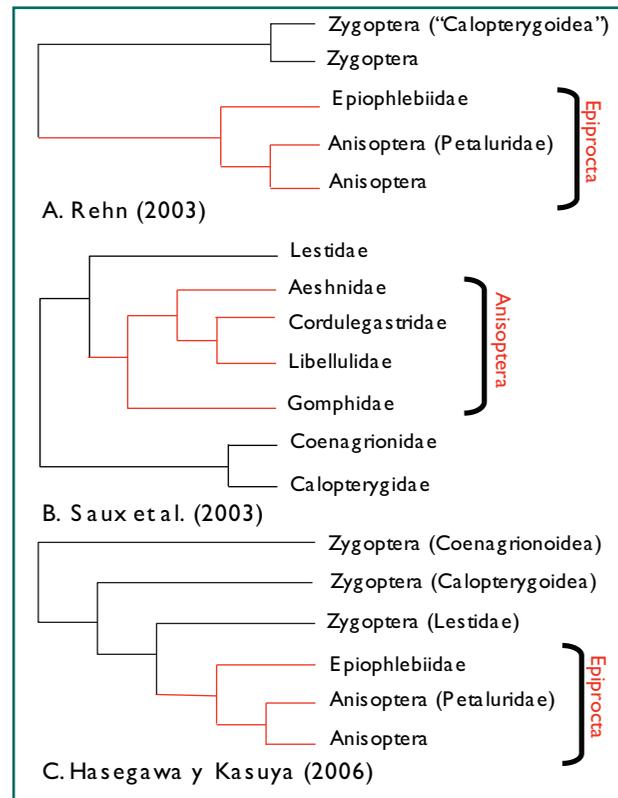


Figura 1. Esquema de las diferentes hipótesis acerca de las relaciones entre familias de Odonatos basadas en estudios morfológicos (A) y moleculares (B y C).

- El suborden Zygoptera, al contrario de lo obtenido en trabajos previos, sería monofilético, con las familias de Lestidae (Perilestidae, Synlestidae, Chorismagrionidae y Lestidae) formando un grupo hermano del resto de los Zygoptera, mientras que las filogenias anteriores basadas únicamente en uno o dos marcadores moleculares los habían situado más próximos a los Epiprocta.

El número de familias reconocidas actualmente es aproximadamente 30. La única obra que revisa la fauna mundial de odonatos cita 29 familias, la revisión taxonómica de Rehn reconoce 28 familias, y la lista de odonatos del mundo, mantenida por Schorr, Lindeboom y Paulson (<http://www.ups.edu/x6140.xml>), agrupa las especies en 33 familias. En la Tabla 1 se indican las diferentes clasificaciones tradicionalmente aceptadas, así como las recomendaciones para la clasificación de los odonatos según las filogenias más recientes.

Evolución de los caracteres

La inmensa mayoría de los odonatos actuales poseen un ciclo vital complejo, con estados larvarios acuáticos, de vida relativamente larga (de unos meses a 4 o 5 años), y estados adultos voladores. No se sabe si los Protodonata poseían también estados larvarios acuáticos, pero existen numerosos fósiles de larvas de odonatos que indican que esta característica acompaña al grupo desde sus orígenes. La evolución hacia un modo de vida secundariamente te-

Tabla 1. Clasificaciones comúnmente aceptadas y modificaciones propuestas basadas en los análisis filogenéticos. La clasificación de Bybee y colaboradores reúne varias de las familias anteriores.

Clasificación de Schorr, Lindeboom y Paulson (caracteres morfológicos) (http://www.ups.edu/x6140.xml)	Clasificación de Silsby (caracteres morfológicos)	Clasificación de Bybee y colaboradores (caracteres morfológicos + secuencias de DNA)
<i>Suborden Zygoptera</i>	<i>Suborden Zygoptera</i>	<i>Suborden Zygoptera</i>
• Superfamilia Calopterygoidea	• Superfamilia Calopterygoidea	• Superfamilia Calopterygoidea
- Amphipterygidae	- Amphipterygidae	- Amphipterygidae
- Calopterygidae	- Calopterygidae	- Calopterygidae
- Chlorocyphidae	- Chlorocyphidae	- Chlorocyphidae
- Dicteriadidae	- Dicteriadidae	- Dicteriadidae
- Euphaeidae	- Euphaeidae	- Euphaeidae
- Polythoridae	- Polythoridae	- Polythoridae
• Superfamilia Lestoidea	• Superfamilia Lestoidea	• Superfamilia Lestoidea
- Lestoideidae	- Lestoideidae	- Lestoideidae
- Synlestidae	- Synlestidae	- Synlestidae
- Lestidae	- Lestidae	- Lestidae
- Perilestidae	- Perilestidae	- Perilestidae
- Megapodagrionidae	- Megapodagrionidae	- Megapodagrionidae
- Chorismagrionidae	- Synlestidae	- Synlestidae
- Diphlebiidae	- Lestodeidae	- Lestodeidae
- Thaumatoneuridae	- Megapodagrionidae	- Megapodagrionidae
• Superfamilia Hemiphlebioidea	• Superfamilia Hemiphlebioidea	• Superfamilia Hemiphlebioidea
- Hemiphlebiidae	- Hemiphlebiidae	- Hemiphlebiidae
• Superfamilia Coenagrionoidea	• Superfamilia Coenagrionoidea	• Superfamilia Coenagrionoidea
- Coenagrionidae	- Coenagrionidae	- Coenagrionidae
- Isostictidae	- Isostictidae	- Isostictidae
- Platycnemididae	- Platycnemididae	- Platycnemididae
- Platystictidae	- Platystictidae	- Platystictidae
- Protoneuridae	- Protoneuridae	- Protoneuridae
- Pseudostigmatidae	- Pseudostigmatidae	- Pseudostigmatidae
<i>Suborden "Anisozygoptera"</i>	<i>Suborden "Anisozygoptera"</i>	<i>Suborden Epiprocta</i>
• Superfamilia Epiophlebioidea	• Superfamilia Epiophlebioidea	• Superfamilia Epiophlebioidea
- Epiophlebiidae	- Epiophlebiidae	- Epiophlebiidae
<i>Suborden Anisoptera</i>	<i>Suborden Anisoptera</i>	• Superfamilia Aeshnoidea
• Superfamilia Aeshnoidea	• Superfamilia Aeshnoidea	- Aeshnidae
- Aeshnidae	- Aeshnidae	- Neopetaliidae
- Neopetaliidae	- Neopetaliidae	- Petaluridae
- Petaluridae	- Petaluridae	- Neopetaliidae
- Austropetaliidae	- Neopetaliidae	• Superfamilia Gomphoidea
- Gomphidae	- Gomphidae	- Gomphidae
• Superfamilia Cordulegastroidea	• Superfamilia Cordulegastroidea	• Superfamilia Cordulegastroidea
- Cordulegastridae	- Cordulegastridae	- Cordulegastridae
• Superfamilia Libelluloidea	• Superfamilia Libelluloidea	• Superfamilia Libelluloidea
- Chlorogomphidae	- Chlorogomphidae	- Chlorogomphidae
- Corduliidae	- Corduliidae	- Corduliidae
- Libellulidae	- Libellulidae	- Libellulidae
- Macromiidae	- Macromiidae	- Corduliidae
- Synthemistidae	- Synthemistidae	- Corduliidae

rrestre en los estados larvarios sólo se conoce en unas pocas especies de zigópteros de Nueva Zelanda y de anisópteros de Australia. No obstante, la mayoría de las larvas de odonatos pueden sobrevivir largos periodos fuera del agua, siempre que puedan refugiarse en la hojarasca o bajo piedras (Fig. 2). En zonas tropicales, algunas especies se han adaptado a completar su ciclo larvario en el agua acumulada en las plantas (notablemente las bromeliáceas) o en huecos en los árboles (Phytotelmata), por lo que se han independizado de los ecosistemas acuáticos. Entre estas es-

pecies se encuentra el mayor odonato conocido, el caballito del diablo *Megaloprepus coerulatus* (Pseudostigmatidae). Este modo de vida y el gigantismo se han descrito también en una especie de caballito del diablo africano (*Coryphagrion grandis*), durante mucho tiempo de clasificación incierta. Un reciente estudio filogenético ha demostrado que no se trata de una evolución convergente, y por ello se ha sugerido que esta especie es también un pseudostigmátido, y un relicto de Gondwana, cuando Sudamérica y la costa oeste africana se encontraban unidas.



Figura 2. La inmensa mayoría de las larvas de odonatos son acuáticas, pero existen algunos ejemplos de larvas terrestres en Oceanía. No obstante, muchas especies son capaces de soportar largos periodos (meses) fuera del agua, refugándose bajo piedras u hojarasca, como esta larva de *Boyeria irene* (Aeshnidae), fotografiada en el lecho seco de un arroyo en Portugal en el mes de septiembre.

La genitalia masculina secundaria en el segundo segmento abdominal no aparece en ningún otro grupo de insectos. El órgano copulador (edeago) no se encuentra unido a los testículos, por lo que los machos de odonatos deben transferir el esperma desde la apertura genital a la vesícula situada en la parte ventral del tercer segmento abdominal, algo que habitualmente realizan antes de cada cópula, plegando el abdomen de manera característica (Fig. 3). Esta particularidad anatómica determina la curiosa postura de cópula de los odonatos, con un doble contacto entre macho y hembra (Fig. 4): el macho agarra por el protórax (zigópteros) o la cabeza (anisópteros) a la hembra con sus apéndices anales, y ésta curva su abdomen para hacer coincidir su apertura genital, situada en el extremo abdominal, con la genitalia secundaria masculina. No existe evidencia fósil que permita saber en qué momento se originó este modo de reproducción.



Figura 3. Transferencia de esperma en *Calopteryx haemorrhoidalis* (Calopterygidae). Este comportamiento es exclusivo de los odonatos, y se debe a que los testículos no tienen comunicación interna con el edeago, que se encuentra en el segundo segmento abdominal, lo que obliga a los machos a plegarse para transferir el esperma antes de cada cópula.

A pesar de la antigüedad del orden, el comportamiento de los odonatos no es en absoluto arcaico y presenta muchos caracteres únicos. El más sobresaliente es sin duda la doble función del edeago, utilizado para extraer del interior de la genitalia femenina el esperma almacenado de apareamientos previos, y para la inseminación, que tiene lugar en los últimos instantes de la cópula. Muchas especies de odonatos son territoriales y muestran complejos comportamientos de cortejo, que en algunos casos llegan a verdaderas acrobacias aéreas, como en los Calopterygidae (Fig. 5). Se han encontrado pruebas de que la evolución del comportamiento reproductor de este orden, y de algunas características de su genitalia, se debe a la **selección sexual poscópula**, por lo que son un grupo modelo muy apropiado para probar las nuevas teorías sobre **conflicto sexual** y **elección femenina críptica**.

Otro aspecto recurrente en la historia evolutiva del grupo es la aparición de policromatismos, en especial los ligados al sexo femenino. En muchas especies, notablemente en la familia Coenagrionidae, las hembras pueden pertenecer a dos o más fenotipos de coloración, y una de las formas es muy parecida al macho (androcroma), por lo que se considera un caso de mimetismo intraespecie. En algunas especies, la frecuencia de apareamiento de estas hembras androcromas es significativamente menor que la poblacional, por lo que el mantenimiento de este carácter a largo plazo es un enigma. No existen estudios detallados de la incidencia de este fenómeno en todo el orden, pero se trata de una característica muy difundida en las especies holárticas (al menos 134 especies son polimórficas), y está presente en todas las regiones biogeográficas. Los estudios genéticos demuestran que tras este polimorfismo se encuentra un gen autosómico con expresión ligada al sexo. La disponibilidad de filogenias robustas para los géneros *Ischnura* y *Enallagma* permitirá, en un futuro, determinar si el polimorfismo es un carácter ancestral, cuestión todavía muy debatida.



Figura 4. Cópula de *Ischnura graellsii* (Coenagrionidae), con el doble contacto entre macho y hembra (protórax y genitalia).

Partenogénesis en *Ischnura hastata* (Zygoptera, Coenagrionidae) en las islas Azores

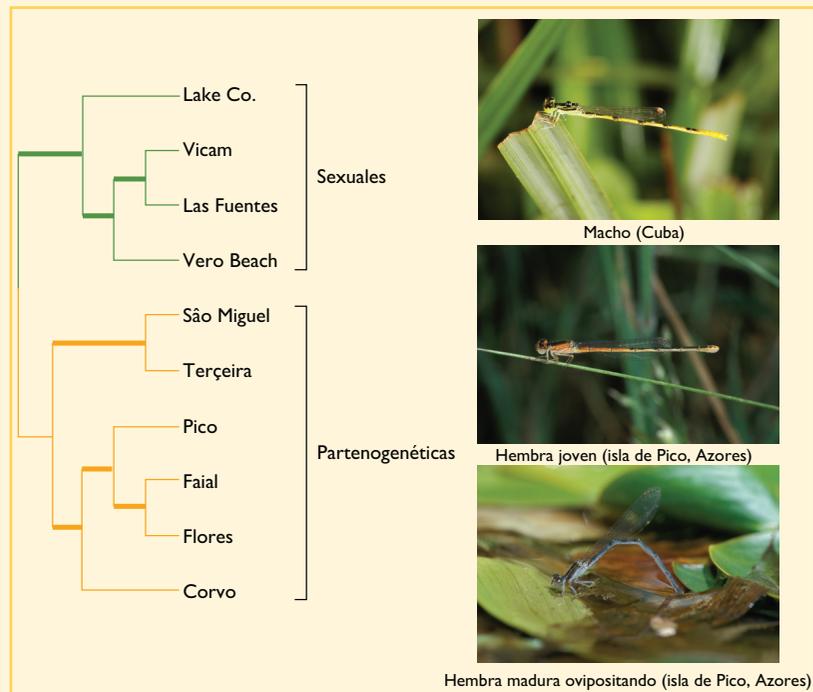
Ischnura hastata es una especie de odonato perteneciente a la fauna americana. Los machos se distinguen por su pequeño tamaño (20,5 a 25 mm) y por el color amarillo brillante de su abdomen. Las hembras son de mayor tamaño que los machos (21 a 27 mm) y, a diferencia de lo que se observa en otras especies de este género, no existe polimorfismo de coloración: únicamente existe una forma ginocroma (de coloración diferente al macho). Las hembras jóvenes son de color naranja y en la edad adulta desarrollan una **pruinosis** de color azulado en el tórax y el abdomen. Esta especie ha sido hallada también en las islas Azores, donde todas las poblaciones encontradas están formadas exclusivamente por hembras. La cría en el laboratorio ha demostrado que *I. hastata* es partenogenética en el archipiélago, lo que constituye el primer caso de partenogénesis descrito en este orden de insectos.

El origen de las poblaciones partenogenéticas de *I. hastata* se desconoce. En Norteamérica se trata de una especie muy común, principalmente distribuida a lo largo de la costa Este de Estados Unidos, pero también se encuentra en México y Sudamérica, el Caribe y las islas Galápagos, lo que demuestra su habilidad para colonizar islas relativamente alejadas del continente. Su capacidad de dispersión se ha demostrado al capturarlas con redes montadas en aeroplanos a 300 m de altitud. Todo ello sugiere que esta especie ha podido colonizar las Azores de forma espontánea, si bien otra posibilidad es que haya sido introducida accidentalmente junto con animales o plantas exóticas, o incluso que haya sido transportada en tanques de agua por los antiguos balleneros.

El análisis de la estructura genética de las poblaciones de Azores y de México y Florida mediante microsatélites ha revelado que la diferenciación genética entre poblaciones sexuales y partenogenéticas es significativa, como demuestra el árbol que separa a ambas poblaciones. La escasa diferenciación genética hallada en las poblaciones sexuales sugiere la existencia de flujo génico entre ellas, lo que es congruente con la elevada capacidad de dispersión que posee la especie. Por otra parte, los microsatélites han revelado la estructura clonal de las poblaciones partenogenéticas, lo que sugiere la existencia de un solo evento de colonización.

No existen evidencias de reproducción partenogenética en las poblaciones americanas, por lo que la partenogénesis puede haber sido secundaria a la colonización de las islas. Otra posibilidad es que exista **partenogénesis accidental** en las poblaciones sexuales, que se vería favorecida en ambientes donde encontrar una pareja sea difícil o imposible, como puede ser el caso de una hembra de *I. hastata* que colonizase fortuitamente las islas Azores.

Estas poblaciones partenogenéticas son una rara excepción dentro los odonatos, y poseen un gran valor intrínseco en cuanto a conservación. La aparición de una línea asexual a partir de las poblaciones sexuales conduce inmediatamente a la independencia evolutiva. Si a ello se une el hecho de la existencia de aislamiento geográfico, se estaría ante un caso de especiación dentro de este grupo de insectos



Árbol elaborado a partir de las distancias genéticas entre cuatro poblaciones sexuales (línea verde) y cinco poblaciones partenogenéticas (naranja) de *Ischnura hastata* basado en nueve loci microsatélites.

Tendencias evolutivas

Desde su aparición en el carbonífero, los odonatos han manifestado una tendencia a la reducción del tamaño corporal medio, principalmente debido a la extinción de los grupos gigantes y no tanto a una reducción del tamaño

mínimo, que se ha mantenido constante desde entonces. De hecho, las especies de menor tamaño que existen actualmente, con envergadura alar de unos 2 cm, son de las mismas dimensiones que los fósiles más pequeños. No parece posible, pues, que el modelo corporal de los odonatos pueda miniaturizarse.



Figura 5. Cortejo precópula en *Calypteryx haemorrhoidalis*. El macho se exhibe volando lentamente sólo con el primer par de alas, dejando el segundo par inmóvil.

En cuanto a la citogenética, existe una clara tendencia hacia un número menor de cromosomas en las familias más antiguas, mientras que en los linajes más recientes este número suele ser mayor. Por tanto, el número de cromosomas parece reflejar, hasta cierto punto, las afinidades taxonómicas de algunos grupos. En las especies con un número elevado de cromosomas, el tamaño de éstos es aproximadamente la mitad del de las especies con un número de cromosomas más bajo. Parece existir cierto paralelismo entre el grado de especialización y el incremento en el número de cromosomas. Se pueden encontrar especies con un número bajo de cromosomas en cualquier grupo, pero en muchos casos se ha demostrado que este bajo número de cromosomas aparece por la fusión de algunos o todos los elementos del complemento original, dando lugar a los denominados ‘complementos secundarios’. Además de las fusiones, en varias especies se ha producido la fragmentación de uno o más elementos del conjunto original, lo que resulta en un incremento, también secundario, del número original de cromosomas. Esto puede suceder en una única especie de un grupo taxonómico.

Otra tendencia que se observa en las familias actuales es hacia un aumento de la complejidad del comportamiento reproductor, con la aparición de cortejos precópula muy elaborados, territorialidad y mantenimiento de una vigilancia de la hembra por parte del macho después de terminada la cópula. El comportamiento de cortejo es común en los Calopterygidae y los Libellulidae, dos de las familias consideradas más recientes, pero es muy raro en familias primitivas como los Gomphidae y los Aeshnidae.

Biogeografía y biodiversidad

Los odonatos son un grupo de insectos muy antiguo. Los fósiles de mayor antigüedad se agrupan dentro del orden Protodonata y proceden de sedimentos del carbonífero superior de Europa, formados hace aproximadamente 325 millones de años. Éstos eran insectos de gran tamaño

(70 cm de envergadura alar) y, al igual que los odonatos actuales, grandes voladores, con patas largas que utilizaban para capturar sus presas. La estructura característica del ala de los verdaderos odonatos (con **nodo** y **pteroestigma**) no aparece desarrollada en este grupo, que se extinguió en el jurásico. Sólo se conocen unas pocas familias y géneros, por lo que podría tratarse de un grupo pequeño, o bien que frecuentase áreas donde no podían fosilizar fácilmente.

Los registros más antiguos del orden Odonata proceden del pérmico de Norteamérica y Rusia (alrededor de 250 millones de años). Estos fósiles son de menor tamaño que los Protodonata y se agrupan en dos subórdenes: Protanisoptera y Protozygoptera. Éstos últimos parecen haber cambiado poco en apariencia desde su origen.

Los odonatos son un grupo eminentemente tropical. Por ejemplo, en África, la mayor diversidad se encuentra en los países del oeste y del centro, con más de 200 especies por país, mientras que las zonas más áridas del norte del continente tienen normalmente menos de 100 especies. La antigüedad del orden impide un análisis biogeográfico detallado, teniendo en cuenta los enormes cambios que la superficie terrestre ha experimentado desde el carbonífero. A pesar de ello, las distribuciones actuales de algunas familias de odonatos reflejan antiguos sucesos, como la rotura del sur del continente de Gondwana. El gigantismo en los zigópteros, antes mencionado, demuestra que la distribución geográfica y el modo de vida se han mantenido durante millones de años.

En la Tabla 2 se presenta una estimación de la riqueza de especies en algunos países y regiones de todo el mundo. Las pautas latitudinales, tan comunes en la mayoría de los grupos, son evidentes cuando se analizan los datos para África o Asia, destacando el caso de Hong Kong, un pequeñísimo territorio con una diversidad de odonatos asombrosa. La fauna de las islas suele ser muy pobre, especialmente cuando se encuentran en latitudes muy alejadas del ecuador (por ejemplo Irlanda o Nueva Zelanda) o son islas oceánicas de origen volcánico muy alejadas de los continentes, como es el caso de las Azores, que sólo tiene cuatro especies. Otras faunas insulares son increíblemente ricas, destacando la radiación del género *Megalagrion* (Coenagrionidae) en Hawaii y del género *Nesobasis* (Coenagrionidae) en las islas Fiji, ambos con más de 20 especies.

Diferenciación y especiación

A juzgar por el número de especies actualmente vivas, los grupos más exitosos son los Coenagrionidae, los Libellulidae y los Gomphidae. Es interesante que las dos primeras familias están especializadas en aguas lénticas, mientras que los gónfidos son básicamente habitantes de los ríos, aunque hay excepciones en todos los casos. Geológicamente hablando, las masas lénticas son mucho más efímeras que los ríos, por lo que a priori se podría esperar mayor capacidad de especiación en las primeras. Existen ejemplos muy bien

Tabla 2. Distribución de la riqueza de odonatos en diferentes regiones.

País o región	Número de especies	Especies/ 10 000 km ²
África	880	0,3
Mesoamérica-Caribe	500	1,9
Estados Unidos de Norteamérica	511	0,5
Europa	120	0,1
Canadá-Alaska	51	0,04
Louisiana	128	9,5
Arkansas	136	9,9
Oklahoma	135	7,5
California	108	2,6
Florida	130	7,6
Texas	223	3,2
Nuevo México	124	3,9
Georgia (EE.UU.)	150	9,7
Costa Rica	300	58,7
Suecia	55	1,2
Dinamarca	53	12,3
Irlanda	32	3,8
Gran Bretaña	38	1,6
Holanda	70	16,9
Francia	100	1,5
España	76	1,5
Marruecos	58	1,3
Palestina-Israel	82	37,0
Congo	323	1,2
Namibia	130	1,6
Sudán	103	0,4
Sudáfrica	161	1,3
Madagascar	174	3,0
Japón	128	3,4
Sri Lanka	117	17,8
Malasia-Singapur	230	7,0
Borneo	300	4,0
Thailandia	300	5,8
Hong Kong	112	1025,6
Taiwan	139	38,9
Australia	300	0,4
Nueva Zelanda	17	0,6

estudiados en los cuales se ha comprobado que la especiación ha ido ligada a la presencia de larvas de anisópteros o peces, que son los principales depredadores de las larvas de zigópteros. Así, el género *Enallagma*, que cuenta actualmente con 46 especies, muestra su mayor diversidad (centro de diversificación) en Norteamérica, pero también está representado en el Paleártico. En ambos linajes, las especies han evolucionado hacia formas larvarias y comportamientos antipredatorios muy similares, en aguas donde los anisópteros son los depredadores más importantes (“peces” ausentes). En el Neártico existen dos clados, y uno de ellos ha radiado muy recientemente, parece que en concomitancia con las glaciaciones del pleistoceno, para originar 18 es-

pecies a partir de las tres originales, en su mayor parte mediante la especialización en lagos con actinopterigios. También se dan casos de especies que se han originado por la colonización de hábitats sin peces actinopterigios, pero donde las larvas de anisópteros son abundantes. El otro clado sólo ha conseguido adaptarse a las aguas donde los peces actinopterigios son los depredadores principales, y ha evolucionado mucho más lentamente.

La formación de nuevas especies no siempre se acompaña de un buen aislamiento reproductor. Tradicionalmente se ha creído que el doble mecanismo de contacto durante la cópula asegura un buen aislamiento mecánico, ya que las hembras aparentemente sólo aceptan aparearse si los machos estimulan zonas apropiadas de su protórax o cabeza con sus apéndices anales. Sin embargo, incluso aunque los apéndices anales divergen mucho entre especies similares, los apareamientos interespecíficos son relativamente frecuentes, incluso entre especies de diferentes géneros. En el norte de España se está produciendo actualmente un fenómeno de hibridación unidireccional entre los machos de *Ischnura elegans* y las hembras de *Ischnura graellsii*, que parece producir la sustitución de esta última especie, absorbida genéticamente por la primera. Este fenómeno tiene lugar incluso aunque ambas especies muestran un aislamiento mecánico evidente (de hecho, los apareamientos en la dirección opuesta no parecen ocurrir prácticamente nunca).

Principales cuestiones pendientes

- ¿Cuándo se originó el sistema de apareamiento ‘anómalo’ de los odonatos, con la genitalia secundaria masculina al principio del abdomen?
- ¿Por qué los protoodonatos eran gigantes en comparación con las formas actuales?
- ¿Son los Epiophlebioptera un grupo monofilético, de la misma entidad que los Zygoptera y los Anisoptera?
- ¿Cuáles son los mecanismos que originan y mantienen los polimorfismos de color restringidos a un solo sexo?

Bibliografía básica

- Corbet PS. 1999. Dragonflies. Behaviour and ecology of Odonata. Essex, UK: Harley Books.
- Cordero Rivera A, editor. 2006. Forests and dragonflies. Sofia-Moscow: Pensoft.
- Córdoba-Aguilar A, editor. 2008. Dragonflies and Damselflies, model organisms for ecological and evolutionary research. Oxford: Oxford University Press.
- Garrison RW, Von Ellenrieder N, Louton J. 2006 y 2010. Dragonfly genera of the New World y Damselfly genera of the New World. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Silsby J. 2001. Dragonflies of the world. London: The Natural History Museum.