

Pequeños pero feroces: mamíferos venenosos

Juan ROFES
Gloria CUENCA BESCÓS

Grupo Aragosaurus (<http://www.aragosaurus.com>). Área y Museo de Paleontología. Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza. E-50009 Zaragoza, España. C/e: jrofes@unizar.es, cuenca@unizar.es.

Introducción

La habilidad de producir saliva tóxica, ya sea para protegerse de los depredadores o como medio para capturar presas, ha sido desarrollada por un buen número de vertebrados, siendo los casos de las serpientes y algunos otros reptiles, los más conocidos. Dentro de los mamíferos, esta adaptación, al menos actualmente, está confinada al orden Eulipotyphla, al que pertenecen todas las especies del viejo orden Insectivora que tuvieron su origen en el antiguo continente de Laurasia durante el período Cretácico Tardío (ej.: musarañas, topos, erizos y solenodones). A pesar de su clasificación como «insectívoros», la dieta de estos animales no se circunscribe a los insectos y otros invertebrados, sino que también incluye pequeños vertebrados e incluso plantas. En general, los insectívoros son depredadores muy activos. Las musarañas (Soricidae), en particular, necesitan consumir una cantidad de nutrientes al día superior a su propio peso para cubrir sus requerimientos metabólicos.

A continuación haremos una revisión de los mamíferos venenosos actuales, con especial énfasis en aquellos que cuentan con saliva tóxica, y sus respectivos hábitos de cacería y mecanismos de inyección del veneno. Luego nos centraremos en la trayectoria evolutiva de los aparatos de inyección de saliva venenosa (AISV) anterior a los modernos solenodones, limitada a un par de especies del Paleoceno de Alberta (Canadá) y a dos grupos de musarañas del Pleistoceno de Atapuerca (España). Finalmente expondremos las principales hipótesis que dan cuenta de la aparición del veneno en los mamíferos.

Mamíferos venenosos

La evidencia más concluyente de la posesión de saliva venenosa entre los modernos Eulipotyphla se ha obtenido para la musaraña rabicorta americana (*Blarina brevicauda*), el musgaño patiblanco (*Neomys fodiens*), el musgaño de cabrera (*Neomys anomalus*) y el solenodon de Haití (*Solenodon paradoxus*). Estas cuatro especies poseen glándulas submandibulares alargadas y de carácter granular donde se produce la saliva tóxica, que es transportada por conductos a la parte anterior de la mandíbula (DUFTON, 1992). Esta estructura recuerda a la del monstruo de Gila (*Heloderma suspectum*), cuya saliva venenosa se origina en glándulas sublinguales, pero contrasta con la de las serpientes, en las que el veneno proviene de las glándulas parótidas, ubicadas en el maxilar.

Los solenodones o almiquís eran los carnívoros dominantes en las islas de Cuba y Haití antes de la llegada de los españoles. Son parecidos, hasta cierto punto, a musarañas muy desarrolladas de patas largas (fig. 1). De hecho, junto con los erizos, son los insectívoros de Laurasia más grandes que existen. El solenodon de Haití segrega saliva tóxica y probablemente



Figura 1. Solenodon de Haití (*Solenodon paradoxus*).

<http://es.wikipedia.org/wiki/Imagen:Solenodonte.jpg>

ocurre lo mismo con la especie cubana (*S. cubanus*). La mayor parte de la dieta de estos animales la componen invertebrados como escarabajos, grillos y larvas de diferentes insectos, así como milpiés, lombrices y termitas; pero los solenodones son suficientemente grandes para cazar pequeños vertebrados como anfibios, reptiles e incluso pequeños pájaros. Cuando cazan, se aproximan con movimientos rápidos para que la presa no escape y alargan la mandíbula para levantarla. Cuando la tienen atrapada, la presa queda inmovilizada por la saliva tóxica (MACDONALD, 2006). Los solenodones presentan un surco profundo en la cara interna de los segundos incisivos de la mandíbula (fig. 2), donde la saliva venenosa se acumularía copiosamente para favorecer su entrada en las heridas (RABB, 1959).

La musaraña rabicorta (*B. brevicauda*) habita la mayor parte de Norteamérica. Es una especie relativamente grande y robusta, que llega a alcanzar los 105 mm de longitud y los 30 g de peso (fig. 3). Estas musarañas son muy voraces y se estima que llegan a consumir y metabolizar hasta tres veces su peso en alimento al día (MACDONALD, 2006). Su dieta está compuesta fundamentalmente por insectos y otros invertebrados, pero también consumen pequeños vertebrados y plantas (DANNELID 1998). La saliva de *B. brevicauda*, una de las más tóxicas que existen (KITA *et al.* 2004), brinda al animal la posibilidad de capturar presas que le superan en tamaño, a las cuales inmoviliza y mantiene en estado comatoso (DANNELID 1998). Dicha capacidad le permite almacenar alimento durante períodos de escasez (MERRITT 1986).

Tanto el musgaño patiblanco (*N. fodiens*) como el de cabrera (*N. anomalus*), ambos de hábitos acuáticos, cazan peces y anfibios a la par que invertebrados. Al igual que *Blarina*, ambas especies tienen la costumbre de almacenar alimentos, generalmente

ocultos debajo de rocas (BLANCO, 1998).

Tanto *Blarina* como *Neomys* suelen atacar a las presas más grandes desde atrás, infligiendo mordeduras en el cuello, desde donde la neurotoxina llega con mayor facilidad al sistema nervioso central (CHURCHFIELD, 1990). Los extractos de esta toxina afectan a los sistemas nervioso, respiratorio y vascular, causando convulsiones, movimiento descoordinado, parálisis y eventualmente la muerte en pequeños vertebrados como ratones y sapos (DUFTON, 1992). Ni *Blarina* ni *Neomys* tienen incisivos inferiores



Foto: C. Arredondo

Figura 2. Detalle del surco en la cara interna del segundo incisivo inferior derecho de un ejemplar fósil de solenodon de Cuba (*Solenodon cubanus*).



Figura 3. Musaraña rabicorta de Norteamérica (*Blarina brevicauda*) comiendo un insecto.

<http://www.drugsandpoisons.com/2007/01/toxins-from-mammals.html>.

Foto: J. Trueba.



Figura 4. Mandíbula de un espécimen del soricino indeterminado procedente de los niveles correspondientes al Pleistoceno Inferior de la Gran Dolina (sierra de Atapuerca, Burgos, España).

con surcos del tipo descrito en los solenodones, pero los dientes correspondientes presentan superficies internas cóncavas que tendrían la misma finalidad (CHURCHFIELD, 1990).

De algunas otras especies, se supone que también tendrían saliva venenosa, pese a no contarse con estudios histológicos que avalen tales sospechas. Existen interesantes observaciones sobre la parálisis provocada por la mordedura de la musaraña canaria (*Crocidura canariensis*) en el lagarto atlántico (*Gallotia atlantica*; LÓPEZ-JURADO y MATEO, 1996) y por la mordedura de la musaraña acuática americana (*Sorex palustris*) en la salamandra gigante de california (*Dicamptodon ensatus*; NUSSBAUM y MASER, 1969). Del topo europeo (*Talpa europaea*) se dice que acumula gusanos bajo tierra en un estado de semiparálisis, al estilo de *B. brevicauda* (DUFTON, 1992).

Fuera del orden Eulipotyphla, sólo los quirópteros (murciélagos) y los monotremas (ornitorrincos y equidnas) muestran algún indicio de «veneno». El vampiro (*Desmoscus*) tiene un poderoso anticoagulante en su saliva, mientras que los ornitorrincos (*Ornithorhynchus*) presentan unas espuelas acanaladas en sus patas traseras, desde las que secretan un potente fluido tóxico (DUFTON, 1992).

Los más antiguos

Hallazgos recientes, publicados en la revista *Nature* por Richard C. FOX y Craig C. SCOTT (2005), muestran que el uso de saliva tóxica no estuvo restringido a los Eulipotyphla en el pasado y que los mamíferos bien pudieron haber desarrollado esta habilidad en varias ocasiones durante su historia evolutiva, como ha ocurrido con las serpientes (JACKSON, 2003). Prueba de esto son los restos fósiles de dos pequeños mamíferos del Paleoceno (ca. 60 Ma): *Bisonalveus browni* y otra especie indeterminada, procedentes de Alberta (Canadá). Ambos grupos presentan caninos, superiores en el primero e inferiores en el segundo, con largos y profundos surcos en la superficie labial. El hecho de estar recubiertos de esmalte y aparecer sistemáticamente en todos los individuos estudiados, descarta que sean producto de algún tipo de patología o proceso de alteración post-mortem.

Se trataría pues, en opinión de los autores, de auténticos aparatos especializados en la inyección de saliva venenosa, al estilo de las serpientes, cuyo referente actual más aproximado entre los mamíferos sería el incisivo acanalado de los solenodones. *B. browni*, en particular, pertenece al orden Cimolesta y su perfil es el de un peque-

ño depredador con molares y premolares apropiados para romper y aplastar los cuerpos de pequeños artrópodos e invertebrados, que serían previamente inmovilizados por el veneno inyectado por los caninos superiores del animal (FOX y SCOTT, 2005).

Cabe señalar que, aún más recientemente, la interpretación de Fox y Scott ha sido duramente cuestionada por FOLINSBEE *et al.* (2007) y ORR *et al.* (2007). Para estos dos equipos de investigadores, los surcos en los caninos de los mamíferos del Paleoceno corresponderían más propiamente a refuerzos estructurales que a mecanismos de inyección de saliva tóxica.

Pequeños «gigantes»: las musarañas venenosas de Atapuerca

Un descubrimiento inesperado y sorprendente, fruto del análisis minucioso de los insectívoros fósiles de Atapuerca, ha sido la identificación del primer aparato inyector de saliva venenosa (AISV) en musarañas, documentado en especímenes de *Beremendia fissidens* y de un soricino indeterminado (fig. 4), procedentes de los niveles correspondientes al Pleistoceno Inferior en los yacimientos de la Sima del Elefante (ca. 1,5-1,2 Ma) y la Gran Dolina (ca 0,9-0,78 Ma), respectivamente (CUENCA-BESCÓS y ROFES, 2007). Estos dos soricinos (subfamilia Soricinae o musarañas de dientes rojos), muy grandes para los estándares actuales (ca. 40-45 g de peso en *Beremendia* y 55-60 g en el soricino indeterminado), desarrollaron un AISV diferente al de

Bisonalveus y al del otro mamífero del Paleoceno descritos en la sección anterior, siendo más parecido al de los modernos solenodones.

Las musarañas de Atapuerca poseían un AISV altamente especializado: los incisivos inferiores de estos animales, extraordinariamente alargados, puntiagudos y vueltos hacia arriba en comparación con los de otros soricidos, presentan un surco medial largo y angosto, cubierto de esmalte y con forma de «C» en sección transversal (figs. 5 y 6a). Dicho canal serviría para conducir la saliva venenosa, generada en algún tipo de glándula submandibular, a lo largo de la corona hasta la punta del diente. Adicionalmente, estos animales contaban con mandíbulas robustas y una sínfisis modificada, con una amplia fosa que estaría llena de tejido conectivo en vida de los animales (figs. 5 y 6b). La sínfisis es el punto de unión entre las mitades derecha e izquierda de la mandíbula. Una sínfisis más fuerte e inamovible aumentaría la fuerza de mordida ejercida sobre las presas.

El gran tamaño alcanzado por las musarañas con AISV de Atapuerca podría responder a una adaptación para la cacería de presas cada vez más grandes (ej.: pequeños vertebrados). La necesidad de inmovilizarlas habría propiciado la selección y posterior desarrollo de un aparato inyector más sofisticado. El referente actual más aproximado para el comportamiento de estos animales sería, tal vez, la musaraña rabricorta norteamericana (*B. brevicauda*), cuya saliva tóxica, como ya dijimos, le permite capturar presas más grandes que ella misma. Las musarañas de Atapuerca, con una masa corporal tres o cuatro veces superior a la del actual musgaño pati-

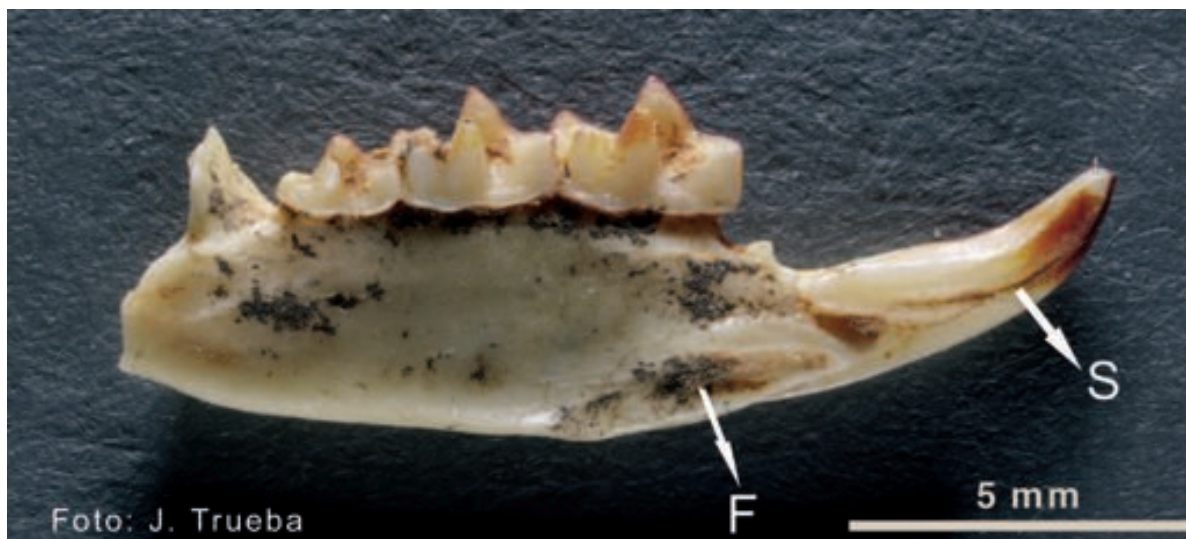


Figura 5. Mandíbula incompleta de soricino indeterminado (ejemplar MPZ 2005/590), en vista medial, mostrando el AISV. S = Surco, F = Fosa.

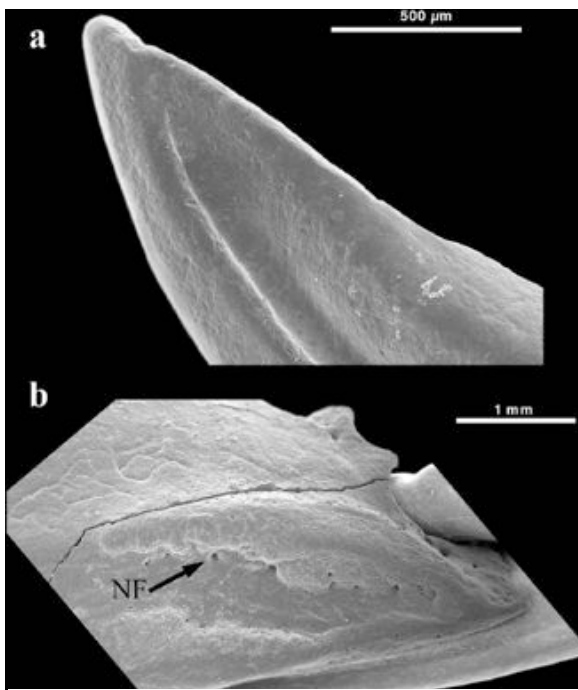


Figura 6. a. Detalle visto en SEM de la punta de un incisivo de *Beremendia fissidens* (ejemplar MPZ 2005/454), en vista medial, mostrando el surco en forma de «C» cubierto de esmalte. b. Detalle de la fosa simfisiaria del soricino indeterminado (ejemplar MPZ 2005/590). NF = Foramen nutricio.

blanco (*N. fodiens*), podrían haberse arriesgado con presas relativamente grandes y peligrosas, con la ayuda del potente veneno que su complejo AISV transmitiría de forma rápida y eficiente.

¿Por qué el veneno?

Hemos sugerido un motivo para el desarrollo de un AISV en las grandes musarañas fósiles de Atapuerca, motivo que puede hacerse extensivo a los modernos solenodones caribeños. Pero, ¿cuál es el motivo para el desarrollo de veneno en primer lugar? El profesor Mark Dufton, en su influyente trabajo del año 1992, *Venomous Mammals (Mamíferos Venenosos)*, plantea algunas posibilidades, como la de que la saliva tóxica haya surgido en conexión con la habilidad de algunos insectívoros de almacenar invertebrados (ej.: *Blarina*, *Neomys*, *Talpa*), vivos pero inmovilizados, como reserva de comida. Alternativamente, el veneno podría haber sido el resultado de la necesidad de un poderoso agente digestivo en la saliva, dados los altos requerimientos metabólicos de los insectívoros en general.

No obstante, para DUFTON (1992), una explicación más razonable, y que se enmarca en un

contexto evolutivo más amplio, podría deducirse del considerable porcentaje de vertebrados que forma parte de la dieta de los insectívoros y de su habilidad para enfrentar presas más grandes que ellos. Determinante en esta capacidad es la velocidad y sorpresa que caracteriza el ataque de estos animales y la posesión de veneno neurotóxico que, inyectado al primer asalto, paraliza a las presas, reduciendo el costo energético de la lucha. Esta característica bien podría ser el legado de hábitos ancestrales.

De acuerdo al registro fósil, es un hecho que algunos mamíferos placentados del Cretácico Tardío tenían dientes y esqueletos semejantes a los de los modernos erizos y musarañas y, en consecuencia, es posible que su dieta y hábitos fueran parecidos. Se podría pues también extender la analogía a la capacidad de producir saliva tóxica, que permitiría a éstos mamíferos primitivos capturar presas de hasta el doble de su tamaño. De la misma forma que hasta hace poco se creía que los insectívoros modernos subsistían únicamente a base de invertebrados, hasta ahora no se había considerado que los «insectívoros» del Cretácico pudieran haber consumido presas (ej.: otros mamíferos, dinosaurios) más grandes que ellos. Es posible que, en lugar de la imagen de criaturas tímidas y poco especializadas que se tenía de estos animales, debieran ser vistos como predadores eficaces y altamente competitivos, para quienes la producción de saliva tóxica no desempeñaría un rol menor.

Aunque no se trata de un placentado en cuanto tal, es especialmente ilustrativo, en este sentido, el caso de *Repenomamus giganticus*, un mamífero Mesozoico del tamaño de un gato, en cuyo contenido estomacal se hallaron restos de un pequeño dinosaurio herbívoro: un *Psittacosurus* juvenil (HU *et al.*, 2005). Los autores de este importante descubrimiento piensan que *Repenomamus* habría sido un activo depredador que, probablemente, competiría con los dinosaurios por comida y territorio.

En esta línea de pensamiento, sería plausible un escenario en que los primitivos mamíferos placentados no se hubieran limitado a heredar la mayoría de nichos ecológicos por accidente (ej.: extinción de los dinosaurios), sino que habrían competido activamente por ellos, dejando fuera del «nicho insectívoro» a otros vertebrados, como pudieron ser los mamíferos marsupiales, las proto-aves y los dinosaurios (ej.: pequeños terópodos y ornitópodos). Pero la relación predador-presa sólo se mantiene estable mientras la especie

predadora no sea capaz de capturar presas más grandes que ella. Si adquiere esta habilidad, gracias al desarrollo de saliva tóxica por ejemplo, el balance para ambas partes puede ser nefasto: la disponibilidad de presas podría menguar y el riesgo de extinción aumentar para el depredador. Es muy probable que éste sea el motivo primordial por el que la producción de veneno salivar no se extendió a otros grupos de mamíferos y se mantuvo circunscrita al ámbito de los «insectívoros».

Una muestra de que la producción de veneno ha desempeñado un papel importante en la historia evolutiva de los mamíferos, es el hecho de que actualmente tengamos especies con saliva tóxica en regiones tan diversas como Europa (*Neomys*), Norteamérica (*Blarina*) y el Caribe (*Solenodon*), cuya farmacología es similar en todos los casos. El reciente hallazgo de los mamíferos «insectívoros» del Paleoceno de Canadá y de las musarañas «gigantes» del Pleistoceno de Atapuerca, ambos con sendos AISVs, no sólo argumenta a favor del origen independiente de saliva tóxica en diferentes grupos de mamíferos, sino que contribuye a hacer verosímil el panorama evolutivo anteriormente expuesto.

Cabe mencionar, por último, que un estudio reciente (HURUM *et al.*, 2006) ha demostrado que el espolón venenoso de los monotremas (ej.: el ornitorrinco) tampoco es un carácter de aparición reciente, como hasta ahora se había creído, sino que algunos mamíferos Mesozoicos, más primitivos que los placentados (ej.: «gobiconodóntidos» y multituberculados), habrían desarrollado ya mecanismos defensivos homólogos. Por este motivo, Hurum y sus colegas se preguntan si no cabría la posibilidad de que los mamíferos hubieran sido originalmente venenosos, perdiendo la gran mayoría de ellos, con el tiempo, esta adaptación inicial.

Agradecimientos

Nos gustaría agradecer la colaboración de Javier Trueba y Carlos Arredondo con algunas de las fotos presentadas en el artículo y el apoyo económico de la Cátedra Atapuerca (Fundación Atapuerca y Fundación Duques de Soria).

Bibliografía citada en el texto

- BLANCO, J. C. 1998. *Mamíferos de España. Vol. I*. Planeta, Barcelona. 457 pp.
- CHURCHFIELD, S. 1990. *The natural history of shrews*. Cornell University Press, New York. 178 pp.

- CUENCA-BESCÓS, G. and ROFES, J. 2007. First evidence of poisonous shrews with an envenomation apparatus. *Naturwissenschaften*, **94**, pp. 113-116.
- DANNELID, E. 1998. Dental adaptations in shrews. In: WÓJCIK, J. M. and WOLSAN, M. (eds.) *Evolution of shrews*. Polish Academy of Sciences, Białowieża, pp. 157-174.
- DUFTON, M. J. 1992. Venomous mammals. *Pharmacol. Ther.*, **53**, pp. 199-215.
- FOLINSBEE, K. E., MÜLLER, J. and REISZ, R. R. 2007. Canine grooves: morphology, function, and relevance to venom. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27** (2), pp. 547-551.
- FOX, R. C. and SCOTT, C. S. 2005. First evidence of a venom delivery apparatus in extinct mammals. *Nature*, **435**, pp. 1091-1093.
- HU, Y., MENG, J., WANG, Y. and LI, Ch. 2005. Large Mesozoic mammals fed on young dinosaurs. *Nature*, **433**, pp. 149-152.
- HURUM, J. H., LUO, Z.-X. and KIELAN-JAWOROWSKA, Z. 2006. Were mammals originally venomous? *Acta Palaeontologica Polonica*, **51** (1), pp. 1-11.
- JACKSON, K. 2003. The evolution of venom-delivery systems in snakes. *Zool. J. Linn. Soc.*, **137**, pp. 337-354.
- KITA, M., NAKAMURA, Y., OKUMURA, Y., OHDAKI, S. D., OBA, Y., YOSHIKUNI, M., KIDO, H. and UEMURA, D. 2004. *Blarina* toxin, a mammalian lethal venom from the short-tailed shrew *Blarina brevicauda*: isolation and characterization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101** (20), pp. 7542-7547.
- MACDONALD, D. 2006. *La gran enciclopedia de los mamíferos*. LIBSA, Madrid. 928 pp.
- MERRIT, J. F. 1986. Winter survival adaptations of the short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*) in Appalachian montane forest. *J. Mammal.*, **67**, pp. 450-464.
- NUSSBAUM, R. A. and MASER, C. 1969. Observations of *Sorex palustris* preying on *Dicamptodon emsatus*. *Murrelet*, **50**, pp. 23-24.
- LÓPEZ-JURADO, L. F. and MATEO, J. A. 1996. Evidence of venom in the Canarian shrew (*Crocidura canariensis*): immobilizing effects on the Atlantic lizard (*Gallotia atlantica*). *Journal of Zoology*, **239**, pp. 394-395.
- ORR, C. M., DELEZENE, L. K., SCOTT, J. E., TOCHERI, M. W., and SCHWARTZ, G. T. 2007. The comparative method and the inference of venom-delivery systems in fossil mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27** (2), pp. 541-546.
- RABB, G. B. 1959. *Toxic salivary glands in the primitive insectivore Solenodon*. *Nat. Hist. Misc.*, **190**, pp. 1-3.