

## Los Roedores, un Registro de Diversidad y Formas Gigantes

**Inés Horovitz**

Los roedores son uno de los grupos más diversos de la fauna de mamíferos vivientes de Venezuela. El roedor más conocido es la rata que fue introducida por los colonizadores europeos y tiene una distribución muy amplia. Otro roedor es el chigüire, tan característico de los Llanos venezolanos.

Los roedores más antiguos de América del Sur datan del Eoceno medio de Perú, hace unos 41 millones de años atrás. Éste fue el comienzo del registro de roedores de América del Sur y de las Antillas llamados caviomorfos. No se sabe cuándo ni cómo llegaron allí los primeros roedores, puesto que en esa época y durante la mayor parte la Era Cenozoica, América del Sur estaba aislada de las otras masas continentales. Se especula que pudieron llegar en “islas flotantes” desde África, donde viven los roedores más cercanamente emparentados con los caviomorfos, aunque también se ha propuesto su llegada directamente desde Asia donde se habría originado el grupo de los roedores que incluye a los caviomorfos. La diversificación inicial de los roedores en América del Sur ocurrió durante el Mioceno tardío y una segunda radiación evolutiva importante ocurrió entre el Mioceno medio y tardío, con la aparición de formas que representan la mayoría de las familias vivientes.

El aislamiento geográfico de América del Sur durante el Cenozoico tuvo gran influencia en la evolución de su fauna y con pocas excepciones (incluyendo los roedores y primates), no hubo intercambio con otros continentes hasta la elevación definitiva del

Istmo de Panamá. Los caviomorfos tuvieron a su disposición en este subcontinente una gama de nichos ecológicos distinta de la que tuvieron otros roedores en otras masas continentales. Algunos de estos nichos ecológicos estaban ocupados por otros mamíferos en otras partes del planeta y en parte por ello, los roedores sudamericanos se diversificaron en tamaño y forma resultando en especies exclusivas de América del Sur que a menudo se parecen a miembros de otros grupos de mamíferos de otros continentes. Este tipo de similitud que no involucra parentesco es un fenómeno que se conoce como “convergencia evolutiva”. Por ejemplo, el chigüire, también conocido como carpincho o capibara, tiene un parecido general con el hipopótamo pigmeo en tamaño corporal, en la forma casi cilíndrica del cuerpo y en la posición de las orejas, ojos y aperturas nasales en la parte superior de la cabeza, de manera que cuando el animal nada, puede mantener esas partes afuera del agua.

### **Los roedores, mamíferos exitosos**

Con alrededor de 2.280 especies, los roedores del mundo representan casi la mitad de todas las especies actuales de mamíferos. Son muy exitosos probablemente por tratarse de buenos oportunistas: tienen una gran capacidad de reproducirse y sus dietas son muy variadas. Las distintas especies se han adaptado para vivir en casi todos los ecosistemas de nuestro planeta, desde la tundra ártica hasta los desiertos más calurosos y secos. Varias especies se han especializado para distintos estilos de vida: además de haber especies corredoras, saltadoras y trepadores, hay casos notables como las ardillas voladoras que pueden planear de un árbol a otro y casi nunca bajan al suelo, los tucos-tucos que excavan sistemas de túneles complejos y viven la mayor parte de su vida bajo tierra y los coipos y los castores que son animales semiacuáticos y por ello muy buenos nadadores. Hay gran variedad de tamaños: las es-

pecies más grandes que viven actualmente son los chigüires, con individuos que pesan en promedio unos 50 kg (aunque pueden llegar a los 105 kg) y la cabeza y el cuerpo miden 100 a 130 cm de longitud. Los más pequeños son posiblemente las jerboas pigmeas asiáticas, que posiblemente no pesen más que unos pocos gramos y cuya cabeza y cuerpo miden sólo alrededor de 4 cm de longitud.

Las características morfológicas principales de los roedores que los distinguen de otros mamíferos son justamente sus herramientas principales para roer: poseen un par de dientes incisivos largos y curvos en el premaxilar (incisivos superiores) y otro par en la mandíbula (incisivos inferiores). Los incisivos crecen durante toda la vida del animal y están cubiertos de esmalte sólo en su cara anterior. La acción de roer tiene como consecuencia el desgaste de las puntas de estos dientes, las cuales tienen forma de cincel porque el esmalte de la cara anterior se desgasta más lentamente que el resto del diente. Al no poseer caninos, existe un espacio sin dientes o diastema que separa los incisivos de los dientes molares. Los labios de algunas especies de roedores se pueden cerrar detrás de los incisivos (gracias a la existencia del diastema) para impedir que las partes roídas de descarte entren en la boca. Algunos roedores usan los incisivos para abrir frutas y nueces, otros para roer árboles (como los castores y algunas especies de puercoespines del Nuevo Mundo), otros para cortar los brotes tiernos de las tacuaras (como la rata de las tacuaras de América del Sur), otros para excavar sus túneles (como las ratas topo africanas) y otros para cortar raíces cuando excavan sus túneles con las patas (como los tuco-tucos de América del Sur).

Se conocen por lo menos 160 especies de caviomorfos actuales y fósiles. El Mioceno tardío representa el climax de los caviomorfos gigantes. Los especímenes más completos y mejor conservados han sido hallados en Venezuela, pero los roedores gigantes fueron diversos a lo largo del Neotrópico desde el centro de Argentina hasta el norte de América del Sur y las Antillas. Las fami-

lias de roedores caviomorfos donde se desarrolló gigantismo son Neopiblemidae, Dinomyidae, Hydrochoeridae y Heptaxodontidae. La especie de roedor más grande que se conoce es un dinómido fósil, *Josephoratigasia monesi*, de fines del Plioceno y/o principios del Pleistoceno de Uruguay, que posiblemente pesó alrededor de 1.000 kg. Otros ejemplos de gigantismo incluyen especies del Mioceno Tardío de Urumaco, Venezuela, como el neopiblemido *Phoberomys pattersoni*. Otra especie en particular bastante conocida es el heptaxoodóntido *Amblyrrhiza inundata*, que vivió durante el Cuaternario (a partir de unos 1,6 millones de años) en dos de las Antillas Menores, Anguilla y San Martín, y llegó a tener un peso corporal estimado entre 50 y 200 kg. No se sabe cómo o cuándo llegó *Amblyrrhiza* a estas islas, pero otros miembros de la misma familia vivieron en la mayoría de las Antillas Mayores (Jamaica, La Española y Puerto Rico).

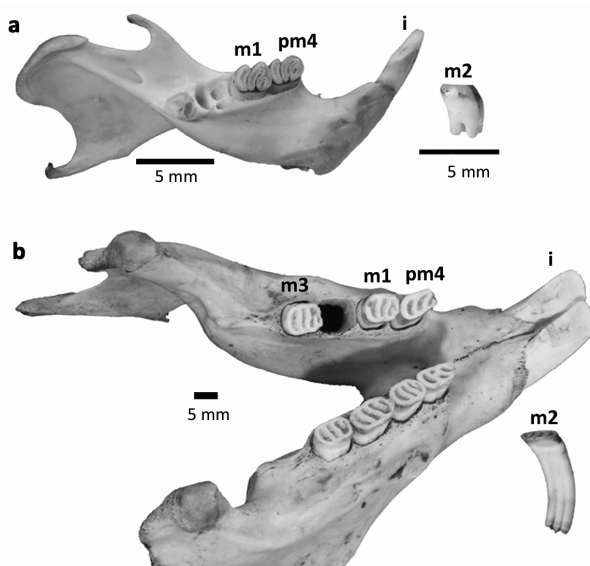
Los grupos de roedores que están mejor representados en la historia geológica de Venezuela son los Neopiblemidae e Hydrochoeridae, aunque también se han encontrado restos de otras formas más pequeñas en los últimos años.

### **La dentición molariforme de los roedores caviomorfos**

Los roedores en general tienen un número reducido de dientes en comparación con la mayoría de los otros mamíferos. Además del número reducido de incisivos que se mencionó anteriormente para todos los roedores, los caviomorfos tienen cuatro dientes “molariformes” a cada lado del cráneo y la mandíbula: un premolar y tres molares.

Los dientes molariformes varían en su período de crecimiento según la especie. En algunas especies los molariformes son de crecimiento limitado o braquiodontes, como por ejemplo en *Proechimys*, en otras especies son de crecimiento prologando o hipsodontes, por ejemplo en *Dinomys*. En el primer caso, los

dientes salen completamente formados y sus raíces tienen canales angostos. Su crecimiento se ha detenido antes de la salida del diente. La corona en este caso es relativamente baja. Los dientes hipsodontes se han clasificado a su vez en protohipsodontes, en que el crecimiento continúa después de la salida del diente pero se detiene eventualmente, y euhipsodontes, en que el crecimiento continúa durante toda la vida del animal y por lo tanto las raíces permanecen abiertas. En los dientes hipsodontes, la corona de los dientes es más alta que en el caso de los dientes braquiodontes



**Figura 16.1.** (a) Vista medio-oclusal de la mandíbula de *Proechimys sp.*, ejemplar del Museo de Historia Natural del Condado de Los Angeles LACM 62953 y vista lateral del tercer molariforme faltante en esa mandíbula, como ejemplo de diente braquiodonte (diente que termina de crecer antes de salir) y coronas relativamente bajas. (b) Vista medio-oclusal de la mandíbula de *Dinomys branickii* LACM 74118 y vista lateral del tercer molariforme faltante en esa mandíbula, como ejemplo de diente hipsodonte (diente que continúa creciendo después de salir), de corona alta. Abreviaciones: i: incisivo, pm4: cuarto premolar, m1: primer molar, m2: segundo molar (alvéolo), m3: tercer molar.

El aspecto oclusal de un molariforme inferior, por ejemplo, es la superficie que hace contacto con los dientes superiores y es por ello muy importante en la masticación. La configuración de la superficie oclusal de los roedores es variable y la misma es muy útil para identificar especies. Es además una de las fuentes de información que se usa para reconstruir la historia evolutiva de los roedores. En muchos roedores la superficie oclusal está compuesta por una serie de crestas transversales o diagonales también llamadas láminas (como en *Dinomys*). Alternativamente pueden tener pliegues o invaginaciones de la pared externa del diente que al gastarse forman islas o viceversa (como en *Proechimys*).

## Roedores fósiles de Venezuela

### *Neoeplemidae*: *Phoberomys pattersoni* y parientes

La familia Neoeplemidae incluye roedores extintos de tamaño mediano a gigantesco. Además de haber vivido en lo que es hoy Venezuela, los neoeplemidos vivieron en Argentina y Brasil en el Mioceno medio y tardío. Tenían dientes molariformes de crecimiento continuo con láminas múltiples y una capa gruesa de cemento interlaminar. Los parientes vivientes más cercanos de la familia Neoeplemidae son las pacaranas (género *Dinomys*), roedores del tamaño de un zorro que se distribuyen desde Colombia y Venezuela hasta el norte de Bolivia. Las pacaranas tienen el aspecto general de un conejillo de Indias y viven en zonas montañosas bajas y se alimentan de frutas, hojas y tallos tiernos. Uno de los neoeplemidos más conocidos es *Phoberomys pattersoni*.

*Phoberomys pattersoni* vivió durante el Mioceno tardío, es decir hace unos 9 a 6 millones de años. La misma ha atraído la curiosidad mundial por tratarse de un roedor de un tamaño extraordinario, cercano a la media tonelada. El paleontólogo uruguayo Álvaro Mones describió la especie *Phoberomys pattersoni* en 1980

basándose en dientes molares aislados que no estaban asociados con otros restos esqueléticos. Estos dientes provenían de la región de Urumaco, en el noroeste de Venezuela. La forma y el número de láminas de los molares son características diagnósticas importantes para reconocer las especies del grupo al que pertenece *Phoberomys*.

En el año 2000 se descubrió un esqueleto de *Phoberomys pattersoni*. Al igual que los primeros dientes descubiertos de esta especie, el esqueleto fue hallado en Urumaco. En el 2003 se publicaron los primeros resultados del estudio y actualmente el ejemplar se encuentra en las colecciones de la Universidad Francisco de Miranda en Coro. Este esqueleto es el ejemplar más completo que se conoce para su género.

La geología de la localidad donde se encontró el esqueleto de *P. pattersoni* indica que se trataba de un ambiente costero con lagunas. La fauna fósil del lugar era acuática, de manera que *P. pattersoni* era seguramente de hábitos semiacuáticos o por lo menos pasaba parte del día en el agua, posiblemente buscando alimento y/o protegiéndose de ciertos depredadores. La estructura de sus dientes indica que su dieta incluía alimentos abrasivos, seguramente gramíneas acuáticas con una superficie parecida al papel de lija.

En la época en que evolucionaron los animales de Urumaco, la fauna de América del Sur era muy distinta de la que conocemos hoy en día. Cuando América del Sur se unió con América del Norte a través del Istmo de Panamá a fines del Plioceno, alrededor de 2.8 millones de años atrás, hubo un gran intercambio de mamíferos entre ambos subcontinentes. No sabemos si *P. pattersoni* aun existía a fines del Plioceno ni las causas de su extinción. Se especula que la llegada de las especies boreales pudo haber sido la causa de la extinción de muchos mamíferos sudamericanos que vivían en esa época. La fauna invasora incluía especies herbívoras y si *Phoberomys pattersoni* todavía existía en la época de la llegada

de las mismas, algunas de esas especies pudieron haber sido sus competidores por el mismo alimento. También llegaron algunos grandes depredadores como los felinos, que de haber convivido con *Phoberomys pattersoni*, habrían podido contribuir a la reducción de su población.

Se conocen otras especies del género fósil *Phoberomys* en Argentina y Brasil, todas las cuales eran de gran tamaño. La más grande, *Phoberomys insolita*, de Argentina tenía un tercer molar inferior de unos 4,7 cm de largo mientras que el de *Phoberomys pattersoni* medía unos 0,6 cm menos. A pesar de ser un poco más chica, *P. pattersoni* ganó popularidad por ser la única especie que se conoce por su esqueleto casi completo.

El parámetro más común que usan los biólogos y paleontólogos cuando se refieren al tamaño de los mamíferos es el peso corporal. En el caso de los fósiles, el mismo debe ser estimado basándose en comparaciones con el tamaño de los huesos de ani-



**Figura 16.2.** Reconstrucción artística de *Phoberomys pattersoni*, del Mioceno tardío de la Formación Urumaco, Estado Falcón. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

males vivientes de peso corporal conocido. Se han desarrollado ecuaciones teniendo en cuenta las dimensiones de distintos elementos del esqueleto como el cráneo, los dientes y los huesos de los miembros. En animales pequeños el tamaño de un diente puede ser suficiente para llegar a una estimación bastante acertada de su peso, mientras que en animales más grandes, se necesitan datos más íntimamente relacionados con el peso, como el grosor de los huesos de los miembros. La disponibilidad del esqueleto de *Phoberomys pattersoni* permitió estimar el peso corporal de esta especie a partir del grosor de los huesos de sus extremidades.

Otro aspecto peculiar del esqueleto de *P. pattersoni*, además de su tamaño extraordinario, es que los miembros posteriores eran mucho más robustos que los anteriores. Es por ello que se cree que los posteriores jugaban un papel más importante en la locomoción, mientras que los anteriores probablemente cumplían un papel importante en la manipulación del alimento.

No hay evidencia directa de quiénes pudieron ser los depredadores de *Phoberomys pattersoni* pero entre las especies fósiles encontradas en Urumaco y/u otras localidades, hay varias del tamaño adecuado para haber incluido semejante roedor en su dieta. Por lo pronto había varios tipos de cocodrilos muy grandes como algunas especies de *Purussaurus* que alcanzaron una longitud máxima de aproximadamente 11,5 metros. Otros depredadores que posiblemente habrían atacado individuos más bien jóvenes (y por ende de menor tamaño) incluyen marsupiales carnívoros y aves forusrácidas aunque no se han encontrado fósiles de estos grupos en Urumaco. Las aves forusrácidas eran depredadoras no voladoras que alcanzaron estaturas de hasta 3 metros. En la mayor parte del Cenozoico de América del Sur no hubo miembros del grupo de mamíferos placentarios Carnivora (como los pumas y zorros), de manera que se supone que los forusrácidos exclusivamente llenaron el nicho ecológico de carnívoros corredores hasta fines del Cenozoico.

*Hydrochoeridae*

Esta familia incluye los roedores vivientes más grandes, los chigüres. El registro fósil de la familia se extiende hasta el Plioceno de América del Sur y el grupo se dispersó también en el Plioceno a América del Norte y las Antillas. Existen dos subespecies vivientes, *Hydrochoerus hydrochaeris hydrochaeris* e *H. hydrochaeris isthmius*, aunque algunos autores las consideran especies diferentes. La segunda, conocida como cacó, es de menor tamaño corporal que la primera. Existen restos de hidrocoéridos de Urumaco que posiblemente pertenecieron al género *Cardiatherium*.

*Otros restos postcraneanos de roedores*

Se conocen otros restos esqueléticos aislados de roedores indeterminados de gran tamaño, incluyendo huesos largos y del tarso. La variabilidad morfológica entre estos restos y aquellos que pertenecen a *Phoberomys pattersoni* es mayor que la que uno esperaría encontrar dentro de una especie, si uno toma como criterio la variabilidad entre los individuos que pertenecen a una misma especie de roedores vivientes. Uno de los fémures es sustancialmente más grande que el de *Phoberomys pattersoni*: mide 445 mm de largo, mientras que el del *P. pattersoni* mide 402 mm y ambos difieren además en algunos rasgos de su forma. De hecho, se han estudiado varios ejemplares del fémur de la pata de roedores gigantes de Urumaco, y se ha concluido luego de estudios métricos y anatómicos que aparte de *Phoberomys pattersoni* debieron existir en el Mioceno de Falcón otras tres especies del mismo género o de formas muy emparentadas. En los muchos años de exploraciones de la Universidad Francisco de Miranda, la Alcaldía de Urumaco y la Universidad de Zürich, se fueron acumulando ejemplares de fémures, un hueso más preservado que otros seguramente debido a su robusticidad. De esta manera, la acumulación de materiales

en las colecciones ha servido para conocer mejor la diversidad de estos roedores fósiles de Falcón.

### **Limitaciones en la interpretación del registro fósil**

Los dientes son los restos más comunes en el registro fósil de los vertebrados porque están protegidos por una capa de esmalte, el tejido más resistente que tienen los vertebrados. En la mayoría de los mamíferos y vertebrados en general, los dientes no cambian de tamaño o forma una vez que salen, salvo por los cambios que sufren en cierto grado el relieve de la superficie oclusal causada por el desgaste. Esto significa que el tamaño de los dientes y la configuración oclusal pueden proveer fuentes confiables de información para la identificación de las especies de la mayoría de los mamíferos. Como se mencionó anteriormente, sin embargo, los dientes hipsodontes continúan creciendo después de haber salido. En los mismos, los cambios en tamaño y forma oclusal pueden ser significativos. Por ejemplo, los dientes molariformes de los chigüires son muy variables en su aspecto oclusal, especialmente en el caso de los molariformes inferiores y del tercer molar superior. Esta variabilidad se debe en parte a cambios que ocurren durante el crecimiento. Los chigüires nacen con todos sus dientes molariformes, incluso con desgaste oclusal. Como en otros mamíferos euhipsodontes, sus dientes siguen creciendo en sus tres dimensiones siempre que el cráneo y la mandíbula sigan creciendo. Pero en contraste con otros grupos de mamíferos euhipsodontes, la morfología oclusal en los chigüires sigue cambiando a medida que el diente crece, lo cual implica que la base del diente sigue plegándose durante toda o casi toda la vida del animal. La morfología de la superficie oclusal se torna más compleja con la edad. Es posible que algunos fósiles de Urumaco que han sido interpretados como varias especies distintas representen en realidad distintos estadios en el crecimiento de los individuos de una especie.

Por otra parte, existe una variación significativa en la morfología de los restos esqueléticos que se han hallado en Urumaco y un fémur en Trinidad: es posible que hayan coexistido dos o más especies de roedores de gran tamaño al norte de Venezuela y la isla mencionada. Son pocos los casos en que se han hallado restos dentales y postcraneos en asociación y la incertidumbre asociada con la taxonomía de dientes multilaminares euhipsodontes no permite por el momento apreciar con mayor precisión la diversidad de roedores en la región.

Otro aspecto del registro fósil del Mioceno venezolano es que se conocen sobre todo especies de tamaño mediano y grande. Varias especies vivientes pequeñas de roedores (las ratas espinosas, por ejemplo) son abundantes y diversas en las faunas tropicales actuales de América del Sur. Salvo por la ausencia de vertebrados pequeños, estas faunas actuales son similares en composición a la que existió en Urumaco durante el Mioceno tardío. Esto sugiere que hay un sesgo en el tamaño de organismos que se preservaron en Urumaco. El descubrimiento reciente en rocas del Plioceno de la Formación San Gregorio, Falcón, de dientes fósiles de algunas especies de roedores mucho más pequeñas que las especies de mamíferos fósiles venezolanas que se conocían hasta entonces permite apreciar una mayor diversidad faunística en el pasado de Venezuela. En 2010 se ha descrito el nuevo género y especie *Marisela gregoriana* de esa misma localidad, cuyo nombre genérico hace referencia a una de las figuras de "Doña Bárbara" de Rómulo Gallegos. Este ejemplar se conoce sólo por dientes. Su segundo molar inferior tenía solo unos 0,7 cm de largo.

También se han recolectado 277 restos de unas 10 especies de roedores pequeños y medianos del Pleistoceno de la localidad de Mene de Inciarte, en la Sierra de Perijá, Zulia. Éstos incluyen tanto caviomorphos como miomorfos, un grupo que, a diferencia de los caviomorfos, se originó en el viejo mundo e inmigró más recientemente en América del Sur. Los miomorfos incluyen

algunas de las especies más conocidas de roedores, como las ratas y los ratones. Algunas de las especies fósiles de Mene de Inciarte incluyen parientes del ratón del algodón viviente (*Sigmodon*) y de la rata arrocera (*Holochilus sciureus*) entre los miomorfos, y del agutí (*Dasyprocta*), ratas espinosas (*Echimys* y *Proechimys*), y del chigüire (*Neochoerus*) representando a los caviomorfos. Esta fauna sugiere la existencia de una sabana abierta hace unos 25.500 años en la zona del lago de Maracaibo.

