

## CAPÍTULO 21

# Los Carnivora del Pleistoceno

**Edwin O. Chávez-Aponte y Jorge D. Carrillo-Briceño**

El orden Carnivora es un grupo de mamíferos placentarios con una dieta basada, en la mayoría de las especies, en la ingestión de carne de otros animales. La adaptación morfofuncional del esqueleto apendicular y el aparato digestivo, conjuntamente con un incremento de la cavidad craneana para alojar un cerebro más grande, fue crucial para que los Carnivora adquirieran un mayor grado de coordinación y destreza en la captura e ingestión del alimento. El término “Carnivora” hace alusión entonces a una entidad taxonómica de mamíferos pertenecientes a una misma línea evolutiva y que por ende no deben confundirse con otras especies que depredan ó carroñan a otros animales, como por ejemplo el diablo de Tasmania, que en cambio pertenecen al grupo de los marsupiales, aunque también se alimenta de carne. La característica más representativa de Carnivora es la presencia de dientes caninos bien desarrollados y de molares y premolares con bordes cortantes prominentes. Por lo general, los Carnivora poseen tres incisivos y un canino en cada maxilar, mostrando una especialización del cuarto premolar superior (Pm4) y el primer molar inferior (m1), conocidos como carnasiales ó dientes carniceros, los cuales son utilizados para cortar. Los carnasiales están más desarrollados en las especies más estrictamente depredadoras y reducidos en las más herbívoras y omnívoras (la ominivoría siendo una dieta generalizada, digamos que comen ‘de todo’, como es el caso en general de los osos).

En los Carnivora existe una gran diversidad de tamaños entre sus integrantes. Estos pueden ir desde una pequeña comadre-

ja, con menos de 1 metro de longitud y 70 gramos de peso, hasta un elefante marino con más de 6 metros de largo y 5.000 kilogramos de peso. En el caso de Venezuela, el representante de Carnívora más pequeño es la “comadreja común” (*Mustela frenata*) con un tamaño que no supera los 50 centímetros y un peso que oscila entre los 90 y 340 gramos; mientras que el representante con mayor tamaño es el “oso de anteojos ó frontino” (*Tremarctos ornatus*) del cual se han referenciado ejemplares de machos adultos con una longitud cercana a los 2 metros y con pesos de hasta 175 kilogramos. La mayoría de las especies de Carnívora poseen garras afiladas en todos los dígitos y un mínimo de cuatro dedos en cada extremidad, como es el caso del gato doméstico.

Los registros fósiles más antiguos del orden Carnívora se remontan al Paleoceno medio hace unos 58 millones de años. Entre ellos estaban los miácidos, pequeños animales arborícolas de largas colas, cuyo tamaño promedio era el de una comadreja común, como la que habita actualmente en el territorio venezolano (*Mustela frenata*). Durante el Eoceno temprano aproximadamente hace unos 55 millones de años, los miácidos se ramificaron en dos líneas principales que darían origen a todos los representantes del orden Carnívora conocidos en la actualidad. Una de esta rama es la de los Caniformes, conformada por los cánidos (perros, lobos), úrsidos (osos), pinnípedos (focas, lobos marinos), mustélidos (comadrejas, hurones, nutrias) y prociónidos (mapaches, coatíes, chicichichi). La otra rama evolutiva de Carnívora es la de los Feliformes, conformada por los félicos (tigres, leones), hiénidos (hienas), vivérridos (ginetas, civetas) y herpéstidos (mangostas, suricatos). Los Caniformes tuvieron su origen en América del Norte, y los Feliformes en el territorio conocido como el Viejo Mundo (África, Asia y Europa). Ambos grupos evolucionaron de forma independiente, hasta que hace unos 30 millones de años durante el Oligoceno temprano, surge una conexión terrestre entre América del

Norte y Asia, que permitió el ingreso de estas faunas en ambos territorios.

En la actualidad el orden Carnivora ha sido referenciado con un total de 11 familias y un poco más de 286 especies vivientes; de formas tanto terrestres como acuáticas, con una distribución geográfica muy amplia en los continentes y zonas marinas. En Venezuela los miembros actuales de Carnivora están representados por 6 familias, repartidos en 19 géneros y 21 especies, con una amplia distribución que abarca todo el territorio nacional. Estas familias son: Canidae (zorros y afines), Felidae (jaguar, puma, cunaguaro), Mephitidae (mapurites), Mustelidae (comadreja, hurones, nutrias), Procyonidae (coatíes, cuchicuchi) y Ursidae (oso frontino).

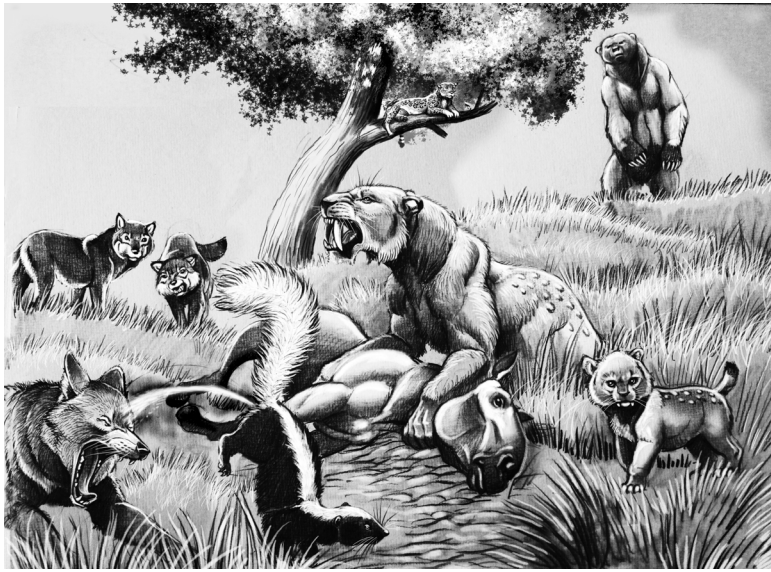
### **Un grupo inmigrante llega a América del Sur**

La conexión terrestre que surgió entre Eurasia y América del Norte a finales del Paleógeno (Oligoceno temprano), permitió que los Feliformes y Caniformes que habían evolucionado por separado en distintas regiones, ingresaran a territorios nuevos con una gran variedad de hábitats potencialmente aprovechables dentro del Hemisferio Norte, favoreciendo la radiación del orden Carnivora desde ese momento. Las principales familias de Carnivora actuales se originaron probablemente en el Eoceno tardío, generándose una variada diversificación del grupo en América del Norte, la cual continuó hasta finales del Neógeno tardío hace unos 5 millones de años, donde los representantes de este orden ocuparon todos los hábitats terrestres disponibles, convirtiéndose en los máximos depredadores de la cadena alimentaria.

En la primera parte de la Era Cenozoica, aproximadamente unos 50 millones de años atrás (Eoceno), América del Sur se encontraba separada del resto de las masas continentales que en algún momento conformaron el gran supercontinente sureño de

Gondwana. Este aislamiento de América del Sur en forma de una gran isla favoreció a que la fauna evolucionara tomando características particulares que las diferenciaron de las faunas de otros lugares. Sin embargo, algunas evidencias que datan de finales del Oligoceno infieren incursiones correspondientes a faunas foráneas como aquella de los monos (Primates), que posiblemente llegaron desde la costa africana por medio de balsas naturales o 'islas flotantes'.

El aislamiento de América del Sur terminó con la aparición del Istmo de Panamá durante el Plioceno, aproximadamente hace



*Figura 21.1. Reconstrucción artística de los representantes del orden Carnivora durante el Pleistoceno tardío del Estado Falcón. En primer plano una hembra de Smilodon popular y su cría, junto a su presa referible a un Equus (Amerhippus); en la parte inferior derecha un mapurite (Conepatus cf. semistriatus), se defiende ante el agresivo ataque del zorro gris (Urocyon cinereoargenteus); en la parte superior izquierda una pareja de lobos terribles (Canis dirus) esperan su oportunidad para arrebatar la presa; en la parte central, al fondo, posado sobre la rama del árbol, descansa un jaguar o tigre mariposa (Panthera onca); en el extremo superior derecho, atraído por el olor de una presa recién muerta, se acerca de forma imponente el gran oso de rostro corto (Arctotherium wingei). Dibujo Jorge González.*

unos 3 millones de años antes del presente. Este proceso geológico que permitió la unión entre América del Norte y del Sur, mediante una conexión terrestre, posibilitó que la fauna proveniente de Norteamérica ingresara al continente Suramericano y viceversa, ocasionando la ocupación de nuevos hábitats en ambos lugares por las especies inmigrantes; produciéndose la extinción de muchas especies endémicas como consecuencia de la competencia por los recursos disponibles y la posible transmisión de enfermedades. Este proceso biogeográfico es conocido como el *Gran intercambio biótico americano*. Entre los grupos sureños que ingresaron en América del Norte están los perezosos, osos hormigueros y armadillos (*Xenarthra*), así como los marsupiales (*Didelphimorphia*), conocidos comúnmente como rabipelados y zarigüeyas. Los grupos que ingresaron en América del Sur incluyen a los *Perissodactyla* (caballos y tapires), *Artiodactyla* (cerdos, pecaríes, venados y camélidos), *Proboscidea* (gofoterios) y *Carnivora*. Dentro de los *Carnivora*, las principales familias que ingresaron fueron: *Canidae* (lobo terrible, zorros y afines), *Felidae* (tigre dientes de sable, jaguar, puma, cunaguaro, onza, etc.), *Mustelidae* (mapurite, comadreja, hurón, nutria y perro de agua), *Procyonidae* (coatí, cuchicuchi, olingo, mapache) y *Ursidae* (oso de hocico corto y oso de anteojos o frontino).

## Los Carnivora del Pleistoceno de Venezuela

La diversidad del orden *Carnivora* reconocida para el Pleistoceno de Venezuela, hasta el momento está representada sólo por ocho especies repartidas en cuatro familias. Estos registros fósiles en su mayoría corresponden a elementos craneales y postcraneales desarticulados, aislados y en algunos casos fragmentados, que provienen de excavaciones puntuales realizadas en el Estado Falcón y en menes o pozos de asfalto en los estados Monagas y Zulia, como también en otros yacimientos referibles a cuevas, en los cuales y

gracias a los efectos erosivos a los que han sido sometidos estos lugares, se han podido coleccionar ejemplares fósiles que han quedado expuestos con el pasar de los años. A continuación se presenta una breve descripción de los registros principales.

### **Zorrillos ó mapurites (Mephitidae)**

Esta familia incluye representantes terrestres de mediano tamaño y hábitos nocturnos. Su cuerpo es delgado y alargado y su cuello grueso y corto. El cráneo es corto, algo deprimido y grueso. Los premolares superiores son muy pequeños, incluyendo el Pm4 el cual posee cúspides internas pequeñas y es más largo que el primer molar superior (M1). En contraste, el m1 es relativamente grande, ancho y muy tuberculoso, con las cúspides bien diferenciadas entre sí. Son animales plantígrados con las patas cortas terminadas en cinco dedos armados con garras medianas. Lo que más resalta de este grupo es su pelaje de color blanco y negro y la presencia de una glándula anal cuya secreción de fuerte olor fétido, es utilizada para marcar su territorio y como defensa ante depredadores.

En la actualidad en Venezuela habita una sola especie de mefítico, el *Conepatus semistriatus*, que se distribuye preferencialmente en zonas de sabana y bosques de la región de Los Llanos, la Cordillera oriental y Central, Los Andes, el Sistema Coriano y al lago de Maracaibo. El registro fósil de este género se conoce únicamente por un cráneo y una rama mandibular procedentes del Pleistoceno del Sitio de Muaco, en el Estado Falcón, y asignado a *Conepatus cf. semistriatus*

## Jaguar, tigres dientes de sable y afines (Felidae)

Esta familia de diversos carnívoros terrestres comprende también a los gatos, pumas y leones. Su dentadura consta de seis incisivos, dos caninos, cuatro u ocho premolares y dos molares en el maxilar superior y de seis incisivos, dos caninos, dos ó seis premolares y dos ó cuatro molares inferiores en la mandíbula. El cráneo tiende a ser redondeado y compacto, con el hocico corto. El cuerpo es musculoso y compacto y el cuello es corto. Las extremidades son fuertes y alargadas; las manos son pentadáctilas (5 dedos) y los pies son tetradáctilos (4 dedos), ambos digitígrados y con garras retráctiles. Pueden mostrar o no una coloración manchada y la cola es peluda, pudiendo ser muy larga o muy corta.

El registro fósil de los félidos en Venezuela comprende los restos craneales y dientes de grandes depredadores como el jaguar ó tigre mariposa (*Panthera onca*), el único representante de la subfamilia Pantherinae que habita el continente americano, extendiéndose desde las selvas y sabanas arboladas de Florida en América del Norte, hasta el norte de Argentina. Al igual que otras especies de panterinos, tales como el león (*Panthera leo*), el tigre (*Panthera tigris*) y el leopardo (*Panthera pardus*), el jaguar es un depredador activo de hábitos crepusculares y diurnos, que se caracteriza por presentar una complexión corporal robusta. Su cráneo es relativamente corto, siendo ancho a nivel de los arcos cigomáticos y estrechándose en el rostro. A nivel de la mandíbula, los caninos inferiores son relativamente largos, fuertes y arqueados, el pm3 es visiblemente más pequeño que el pm4 y el m1 es relativamente corto en comparación con el resto de los panterinos. Sus extremidades son musculosas y sus manos y pies son grandes y muy fuertes. La coloración del cuerpo es parda amarillenta con manchas irregulares negras con forma redondeada o de roseta que se extienden por todo el cuerpo. Se alimentan de mamíferos grandes como tapires, venados, báquiros, chigüires, perezas, aves,

reptiles e incluso peces. En Venezuela, esta especie está asociada principalmente a hábitats boscosos primarios de altitud baja y medianamente alta, entre 10 y 1250 m.s.n.m del Sur del Orinoco, Los Llanos, Lago de Maracaibo, la Cordillera Central y Oriental y el Sistema Coriano. Su presencia en el Pleistoceno tardío está restringida a las localidades de Muaco y Taima-Taima en el Estado Falcón.

Además de los panterinos actuales, los félicos del Pleistoceno también comprendieron grupos extintos como los grandes tigres dientes de sable, los cuales pertenecen a la subfamilia *Machairodontinae*. Sus integrantes presentan un cráneo más comprimido y alargado que los tigres verdaderos, con arcos cigomáticos más estrechos y un hocico más proyectado, caninos superiores hipertrofiados y comprimidos lateralmente, mandíbulas con procesos coronoideos reducidos, procesos mentonianos sobresalientes y procesos mastoideos muy desarrollados. Dentro de los macairodontinos, han sido reconocidos dos morfotipos: el grupo que poseen caninos “con forma de daga” (es decir, caninos muy largos y comprimidos lateralmente y con pequeños dentículos de esmalte en sus márgenes), tales como *Smilodon* y *Megantereon*, con miembros locomotores cortos y robustos, y aquellos con caninos “tipo cimitarra” (es decir, caninos más cortos y con dentículos marginales de esmalte más grandes y evidentes) tales como *Homotherium* y *Machairodus*, de miembros más largos y gráciles.

El primer registro de los macairodontinos en Venezuela es conocido a partir de un elemento de la pata (metacarpo) y varias piezas dentales encontradas en la Cueva del Zumbador del Estado Falcón y el pozo de asfalto de Inciarte del Estado Zulia, asignados por su forma y tamaño a la especie *Smilodon populator* del Pleistoceno medio y tardío de América del Sur (entre 1 y 0,1 millones de años). El género *Smilodon* ha sido asociado a ambientes de sabana arbolada con parches de arbustos y matorrales que habrían servido de escondite al momento de esperar la aproximación de

una presa potencial. Es probable que *Smilodon* asechara grandes mamíferos herbívoros como bisontes, caballos, mastodontes jóvenes y milodontes, que después persiguiera brevemente para desestabilizarlos, someterlos con sus cuartos delanteros y por último asestarles una mordida con sus caninos alargados (hipertrofiados). Esta dentición seguramente les permitió infligir heridas profundas y letales que sangrarían profusamente, utilizando los dientes carniceros para seccionar grandes trozos de carne y hueso.

Recientemente, la presencia de los dientes de sable en Venezuela se ha extendido hasta el Oriente de nuestro territorio. El nuevo material, procedente de los pozos de asfalto del Breal de Orocuál (ciudad de Maturín) en el Estado Monagas, data del Pleistoceno medio (entre 1 y 0,5 millones de años) e incluye el canino superior y un Pm4 de *Smilodon gracilis*, una especie más pequeña que *Smilodon populator*, y el cráneo y la hemimandíbula derecha de una nueva especie de macairodóntido, *Homotherium venezuelensis*. Este último hallazgo constituye el primer registro de los félidos con dientes de cimitarra para América del Sur, indicando que este género ya habría ingresado al continente a principios del período Cuaternario, hace más de 1 millón de años antes del presente.

### **Lobos, zorros y formas afines (Canidae)**

Los integrantes de este grupo se caracterizan por el notable desarrollo de la bóveda craneana y el alargamiento del hocico. La cabeza es relativamente alta y ancha, con el rostro elongado y aguzado. Los dientes son numerosos, contando en cada lado del maxilar y la mandíbula con tres incisivos, un canino bien desarrollado, cuatro premolares y dos o tres molares trituradores altos y amolados. Este rasgo en la dentición de los cánidos ha contribuido en gran medida a la versatilidad en la alimentación, siendo capaces de consumir carne y huesos, así como insectos e incluso frutos. El cuello es más o menos alargado y las extremidades suelen ser

largas ó cortas y terminan en manos y pies digitígrados de cuatro dedos con garras cortas que se apoyan en el suelo.

En general, los cánidos se caracterizan por su gran inteligencia y su capacidad de socializar y formar manadas para cazar de forma coordinada, lo cual incrementa las probabilidades de capturar presas y defenderse de otros depredadores, así como cuidar a sus crías y colonizar nuevos hábitats. Sin embargo, la mayoría de las especies suramericanas son solitarias. En la actualidad en Venezuela existen al menos tres especies identificables. El zorro común (*Cerdocyon thous*) y el zorro gris (*Urocyon cinereoargenteus*), los cuales están presentes en los hábitats de sabanas y matorrales en las distintas regiones del país, distinguiéndose por ser de tamaño mediano, de complexión esbelta y grácil y cazadores principalmente nocturnos consumidores de pequeños animales. El zorro perro ó perro de monte (*Spheotos venaticus*), es un cánido de hábitos diurnos y nocturnos de los bosques húmedos del Norte de la Cordillera de los Andes, la Cordillera Central y el norte de los Llanos, que se caracteriza por ser de cuello, patas y cola proporcionalmente cortas respecto al largo del cuerpo. Es la única especie gregaria en el país, alimentándose principalmente de aves corredoras y roedores pequeños y medianos.

En la actualidad, el género *Canis* se encuentran representado por los coyotes (*Canis latrans*), chacales (*Canis aureus* y *Canis adustus*), lobos y perros domésticos (*Canis lupus*). No obstante, en el Pleistoceno figuran otras formas fósiles, siendo una de ellas conocido como el "lobo terrible" (*Canis dirus*). En apariencia, el lobo terrible sería muy similar a las formas de lobos vivientes, aunque de complexión más corpulenta y robusta. Su cabeza era más larga y ancha que la del lobo actual, aunque la bóveda cerebral era mucho más reducida y una cresta sagital más desarrollada, lo que denota un amplio espacio para la inserción de poderosos músculos temporales. Sus dientes son gruesos y fuertes y de acuerdo a los patrones de desgaste se ha sugerido que estos animales habrían

podido triturar huesos además de consumir la carne de las presas, tal y como lo hacen las hienas actuales y otros carnívoros oportunistas. El registro del lobo terrible (*Canis dirus*), abarca desde Castleguard Icefield en Alberta, Canadá, hasta el Departamento de Tarija, en Bolivia, América del Sur.

En Venezuela, la presencia de *Canis dirus* se basa en un cráneo encontrado en el Sitio de Muaco (Estado Falcón) y de restos dentales procedentes de los pozos de asfalto en Inciarte (Sierra de Perijá, Estado Zulia) del Pleistoceno tardío. En esta última localidad, también se han identificado restos referibles al zorro gris (*Urocyon cinereoargenteus*) y a *Protocyon troglodites*, un cánido de talla intermedia entre un zorro y un lobo. Recientemente, la presencia del género *Protocyon* también ha sido determinada en el Pleistoceno temprano del Breal de Orocuál, en el Estado Monagas.

## Osos (Ursidae)

Los osos se caracterizan por ser animales terrestres muy corpulentos y de gran tamaño, con formas que pueden alcanzar una masa corporal de 800 kilogramos. La cabeza es grande y elevada, con el rostro ancho y relativamente alargado. Las extremidades son musculosas y potentes, las manos y pies terminan en garras cortas y son plantígradas, apoyándose completamente en el suelo; la cola es corta. El pelaje es muy denso y puede ser corto o largo. La dieta de los osos es omnívora ya que son capaces de subsistir a base de tejidos animales y vegetales, incluyendo pequeños mamíferos, insectos, peces, aves, plantas, frutos y tubérculos. Los dientes son numerosos, con incisivos poco desarrollados, los caninos largos, los premolares reducidos o inexistentes y los molares anchos y planos con cúspides redondeadas, en lugar de presentar la típica forma de cuchilla como en la mayoría de los carnívoros. Las especies existentes de osos en Europa, Asia y América del Norte, están incluidos dentro de la subfamilia Ursinae y pertenecen al

género *Ursus*. El oso pardo (*Ursus arctos*), el oso negro (*Ursus americanus*), el oso polar (*Ursus maritimus*) y el extinto oso cavernario (*Ursus spelaeus*) son algunos ejemplos de este linaje. Los únicos úrsidos que ingresaron a América del Sur pertenecen a la subfamilia Tremarctinae y son conocidos comúnmente como “osos de rostro corto”. En la actualidad están representados por el oso de anteojos u oso frontino (*Tremarctos ornatus*), el cual se distingue por ser relativamente pequeño, de hasta 175 kilogramos. Su complexión es gruesa y robusta, el pelaje es denso y negro en todo el cuerpo, a excepción de la cara que puede presentar líneas o manchas de grosor variable alrededor de los ojos y las mejillas. Su cabeza es muy ancha y su hocico es relativamente corto. Sus hábitos alimentarios son omnívoros con una marcada tendencia a la herbivoría, alimentándose de frutos, bayas, brotes de cañas, bromelias, nueces y pequeños animales, aunque ocasionalmente atacan al ganado vacuno y caprino.

El registro de los tremarctinos en el Pleistoceno americano comprende formas hipercarnívoras, como *Arctodus simus* en América del Norte, y las especies suramericanas del género *Arctotherium*, representadas por *Arctotherium angustidens*, *Arctotherium bonariense*, *Arctotherium vetustum*, *Arctotherium tarijense* y *Arctotherium wingei*. Algunos ejemplares de *Arctotherium* se caracterizan por su enorme tamaño: la masa estimada de algunos individuos de *A. angustidens* superaba los 1200 kilogramos, sobrepasando los valores más extremos de *U. maritimus* conocidos hasta ahora.

El registro fósil de los Tremarctinae en Venezuela comprende restos del maxilar y molares encontrados en Muaco, Taima Taima (Estado Falcón) y la Cueva del Guácharo del Estado Monagas. El material ha sido referido a la especie *Arctotherium wingei*, del Pleistoceno Tardío del Norte de América del Sur. Recientemente se han encontrado en el Breal de Orocuál, Estado Monagas, restos fósiles una especie de tamaño similar a *Tremarctos ornatus*.