

# Los cánidos de América del Sur: invasiones, fósiles y extinciones

Los cánidos son un componente conspicuo de los ecosistemas actuales de casi todos los continentes. En general, son especies de mediano porte (3-10kg), buenos corredores y depredadores de pequeños mamíferos (roedores principalmente), dieta que (en algunos casos) complementan con insectos y restos vegetales. Algunas especies (por ejemplo, el lobo gris, *Canis lupus*) tienen dietas fundamentalmente carnívoras, pesan más de 20kg y forman parte del grupo de los grandes depredadores terrestres junto a otros carnívoros como félidos y hienas. Unas pocas especies consumen una proporción mayor de frutas (por ejemplo, el aguará guazú, *Chrysocyon brachyurus*) y otras pocas están muy especializadas en el consumo de insectos (por ejemplo, el zorro orejudo de África, *Otocyon megalotis*). Por otro lado, los cánidos tienen un interés particular por su estrecha relación con los humanos, siendo el perro doméstico la primera especie domesticada por el hombre.

América del Sur tiene una importante diversidad de cánidos con al menos nueve especies pertenecientes a

cinco géneros. La mayoría son especies medianas y omnívoras, si bien faltan grandes cánidos depredadores como hay en otros continentes. Dos taxones escapan a esta generalización y son una rareza dentro de los cánidos. Por una parte, el aguará guazú es una especie de gran tamaño de hábitos omnívoros y patas muy largas. El otro caso es el zorro pitoco (*Speothos venaticus*), de talla mediana, patas proporcionalmente cortas y cráneo y dentición superespecializados a la dieta carnívora, el único cánido viviente sudamericano que consume fundamentalmente carne de otros mamíferos. La diversidad de especies, la disparidad morfológica y la variación ecológica son llamativas si tenemos en cuenta que los cánidos ingresaron a América del Sur desde América Central y del Norte hace relativamente poco tiempo (últimos 3 millones de años). Esta inmigración ocurrió en el marco del gran evento biogeográfico de las Américas (véase recuadro 'Gran Intercambio Biótico Americano'). Sin embargo, el registro fósil en nuestro continente nos muestra que este grupo poseía más especies y tipos ecológicos en el pasado.

## ¿DE QUÉ SE TRATA?

Los restos fósiles nos cuentan sobre el origen y la evolución de los cánidos de América del Sur.

## GRAN INTERCAMBIO BIÓTICO AMERICANO (GABI)

Los cambios tectónicos ocurridos en el norte de América del Sur y en América Central durante el Cenozoico (últimos 65Ma) causaron la elevación de América Central, formándose en el Plioceno (3-4Ma) un puente terrestre continuo entre ellas (aunque para algunos autores esto ocurrió ya en el Mioceno Tardío, hace más de 10Ma). Esta conexión generó un intercambio notable de vertebrados, entre otros grupos, donde muchos linajes de mamíferos de América del Norte invadieron América del Sur y viceversa. Algunos linajes norteños ya se registraron en América del Sur en el Mioceno Tardío (parientes de los coatíes, cerca de 7Ma) o en el Mioceno Tardío-Plioceno Temprano (ratones de campo, entre 7-5Ma), los cuales fueron denominados heraldos del Gran Intercambio Biótico. Luego aparecen los primeros pecaríes (hace casi 3Ma) y ya en la última parte del Plioceno ingresan los primeros camélidos (guanacos, vicuñas y llamas), siendo los zorros, hurones y caballos los últimos migrantes en llegar en ese período. Sin embargo, el mayor registro de linajes de América Central y del Norte se da posteriormente, en el Pleistoceno Temprano (1,8-1Ma), cuando se encuentran los primeros ciervos, félidos, osos, tapires, grandes cánidos, zorrinos, etcétera. Los descendientes de estos invasores hoy constituyen elementos distintivos de la fauna de mamíferos de América del Sur, como bien lo ejemplifican los guanacos, las llamas y las vicuñas.

Gran Intercambio Biótico Americano (Great American Biotic Interchange, GABI). La flecha roja indica el ingreso de distintos grupos de mamíferos a América del Sur (se ilustran algunos de ellos: mastodontes, caballos, ciervos, pecaríes, tapires, cánidos, félidos, osos, camélidos). La flecha azul indica la inmigración contraria, linajes de América del Sur que invaden América Central y del Norte (se ilustran alguna de ellos: toxodontes, armadillos, gliptodontes, perezosos terrestres gigantes, zarigüeyas, puercoespines, osos hormigueros). La extinción ocurrida en la transición entre el Pleistoceno y el Holoceno (aproximadamente 11.700 años antes del presente) causó la desaparición de algunos de estos mamíferos en alguno de estos continentes (por ejemplo, camélidos y osos hormigueros en América del Norte), en todas las Américas (por ejemplo, caballos) o en todo el mundo (por ejemplo, gliptodontes y mastodontes). Imágenes de Wikimedia Commons.



Representantes del grupo de los cánidos sudamericanos. **A.** Zorro de monte (*Cerdocyon thous*). **B.** Aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*). **C.** Zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*). **D.** Zorro pitoco (*Speothos venaticus*). **E.** Zorro de orejas cortas (*Atelocynus microtis*). Fotos Sebastián Navajas (A y C), Jorge La Grotteria (B), Wikimedia Commons (D y E).



Cánidos invasores más modernos. Zorro gris norteamericano (*Urocyon cinereoargenteus*). Don Owens, Wikimedia Commons.

## Origen de los cánidos sudamericanos

Los cánidos son un grupo de carnívoros placentarios (orden Carnivora) que se originaron hace 40 millones de años (Ma) en América del Norte. Durante gran parte de su historia estuvieron limitados a ese continente, donde experimentaron varias diversificaciones que dieron origen a dos grupos extinguidos ( $\dagger$ Hesperocyonidae y  $\dagger$ Borophaginae; la  $\dagger$  indica que está extinguido) y a los Caninae en el Oligoceno (34Ma), donde se agrupan todos los cánidos vivos. Recién en el Mioceno Tardío (aproximadamente 6Ma), los Caninae invaden el Viejo Mundo y más tardíamente, en el Plioceno Tardío (2,8Ma), América del Sur.

Los datos de ADN y morfológicos demuestran que —con la excepción de  $\dagger$ *Aenocyon dirus* y *Urocyon cinereoargenteus*, o zorro gris norteamericano— los cánidos fósiles y vivos de América del Sur son un grupo natural, es decir, comparten un ancestro en común más cercano que el resto de los cánidos. Estos resultados podrían indicar que en América del Sur los cánidos se habrían originado hace 3,5-3,9Ma, a partir de un solo evento migratorio desde América Central y del Norte. Sin embargo, el registro fósil muestra un escenario más complejo. Los fósiles más antiguos de cánidos en América del Sur fueron encontrados en yacimientos del Plioceno Tardío (2,8Ma) de la provincia de Buenos Aires y son similares al zorro gris pampeano, *Lycalopex gymnocercus*. En yacimientos más modernos de la provincia de Buenos Aires (Pleistoceno Temprano-Medio; 1,8-0,5Ma) se registró un aumento considerable de su diversidad, donde además de restos de cánidos vivos —como el zorro gris pampeano— también hay varias especies extinguidas de gran tamaño y hábitos alimentarios hipercarnívoros.

Posteriormente, ya en el Pleistoceno Tardío (125.000 a 11.700 años antes del presente) aparecen en distintas localidades de América del Sur los primeros restos de muchos de los cánidos vivos acompañados por otras especies que se extinguieron. Un caso interesante es la presencia de  $\dagger$ *Dusicyon avus* (pariente cercano del zorro de Malvinas, *Dusicyon australis*), que posee abundantes registros en el Pleistoceno Tardío y Holoceno de la región pampeana y Patagonia. En la última parte del



Zorros extinguidos. **A.** Cráneo en vista lateral de  $\dagger$ *Dusicyon avus* (escala: 3cm). Museo de La Plata. **B.** Reconstrucción en vida de  $\dagger$ *D. avus*. Ilustración Jorge Blanco. **C.** Dibujo del zorro de Malvinas ( $\dagger$ *Dusicyon australis*). Litografía de Mintern Brothers en RH Porter (1890), Wikimedia Commons.





Pleistoceno Tardío (30-11.700 años antes del presente) se registran los primeros restos de †*Aenocyon dirus* y del zorro gris norteamericano, en distintas localidades de América del Sur para la primera especie y, en congruencia con su distribución actual, en el oeste de Venezuela para la segunda. Por último, la supuesta presencia de grandes cánidos hipercarnívoros en el Plioceno Tardío de Venezuela no se ha corroborado dado que el yacimiento en cuestión (Orocual) no ha podido ser datado fehacientemente, con lo cual no puede descartarse una edad más moderna para estos restos (1,8Ma o menos).

El registro fósil de América del Sur parece indicar que los cánidos ingresaron en el marco del Gran Intercambio Biótico Americano en forma escalonada. Según esta interpretación, los cánidos originados en América del Sur habrían invadido América Central y del Norte durante el Pleistoceno Tardío o más recientemente para el caso del zorro pitoco y el zorro de monte, *Cerdocyon thous*. La distribución actual de estas dos especies vivientes llega al extremo suroeste de América Central. Por otro lado, la supuesta presencia de restos fósiles de cánidos de géneros sudamericanos (*Chrysocyon* y †*Theriodictis*) en el Plioceno de América del Norte podría indicar que los cánidos sudamericanos se diferenciaron en América del Norte y Central y posteriormente ingresaron a América del Sur a través de varias oleadas durante el Plioceno-Pleistoceno. Sin embargo, la asignación genérica de estos fósiles es aun discutida.

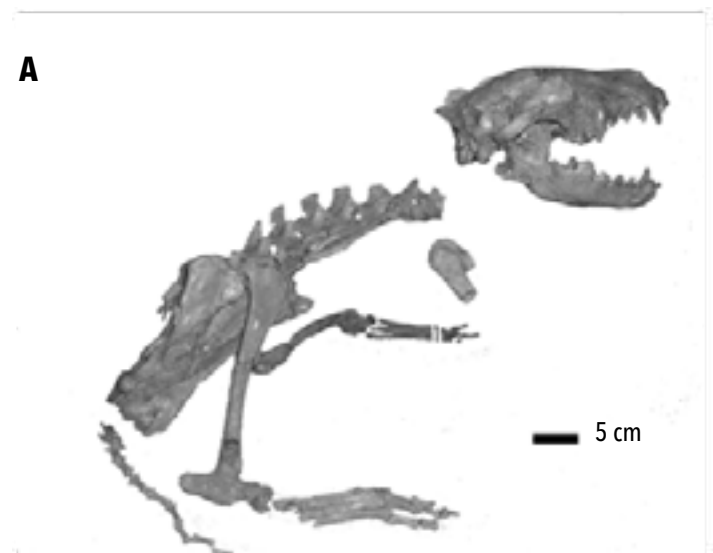
## Principales fósiles

Como se mencionó anteriormente, en América del Sur vivían varias especies de cánidos que se extinguieron, muchas de ellas de gran tamaño y con esqueleto y dentición especializados, lo que demuestra que eran depredadores activos con dietas hipercarnívoras. Estas especies eran similares a los lobos grises o al perro salvaje africano (*Lycan pictus*) actuales, incluso también podrían haber tenido estrategias de caza en grupo sobre mamíferos medianos y grandes (por ejemplo, caballos y ciervos, entre otros).

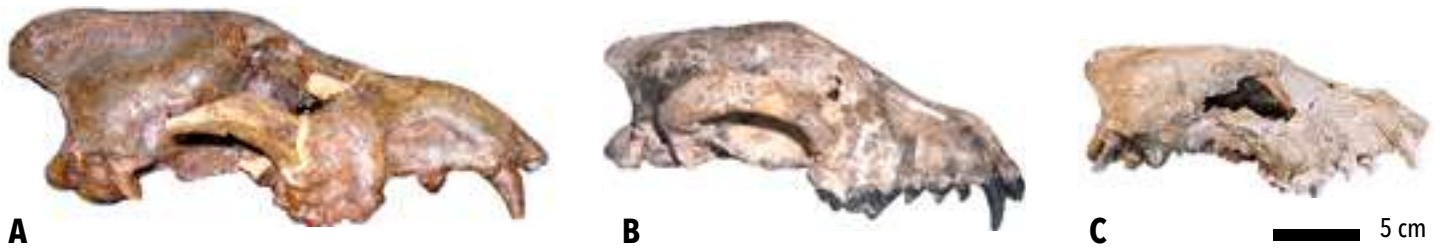
Entre estos grandes cánidos cazadores, †*Theriodictis platensis* habitó la región pampeana hace 1,8-0,5Ma. Poseía un cráneo robusto con paladar ancho y dentición especializada para el consumo de carne. Los dientes carnívoros (el cuarto premolar superior y el primer molar inferior que ocluyen entre sí a modo de tijeras para cortar) eran proporcionalmente grandes en comparación con los molares posteriores utilizados para machacar la comida. El esqueleto muestra que, a semejanza de los cánidos actuales como los lobos grises, eran corredores, por lo que podían perseguir a sus presas con carreras sostenidas. Esta especie pesaba alrededor de 40kg.

Otras tres especies de grandes cánidos del género †*Protocyon* vivieron durante el Pleistoceno Temprano y Tardío (1Ma a 11.700 años antes del presente). Eran similares a *Theriodictis platensis*, aunque algo más pequeños (20-35kg) y la anatomía del cráneo (rostró más corto) y dentición (cúspides dentarias utilizadas para machacar reducidas) indican mayor especialización para una dieta hipercarnívora. Una de estas especies, †*Protocyon troglodytes*, tenía una amplia distribución en América del Sur y hacia el final del Pleistoceno Tardío llegó hasta la península de Yucatán en México.

†*Dusicyon avus* tiene abundantes registros fósiles para el Pleistoceno-Holoceno del extremo sur de América del Sur y está filogenéticamente relacionado con el aguará guazú, el zorro pitoco y los grandes cánidos fósiles recién men-



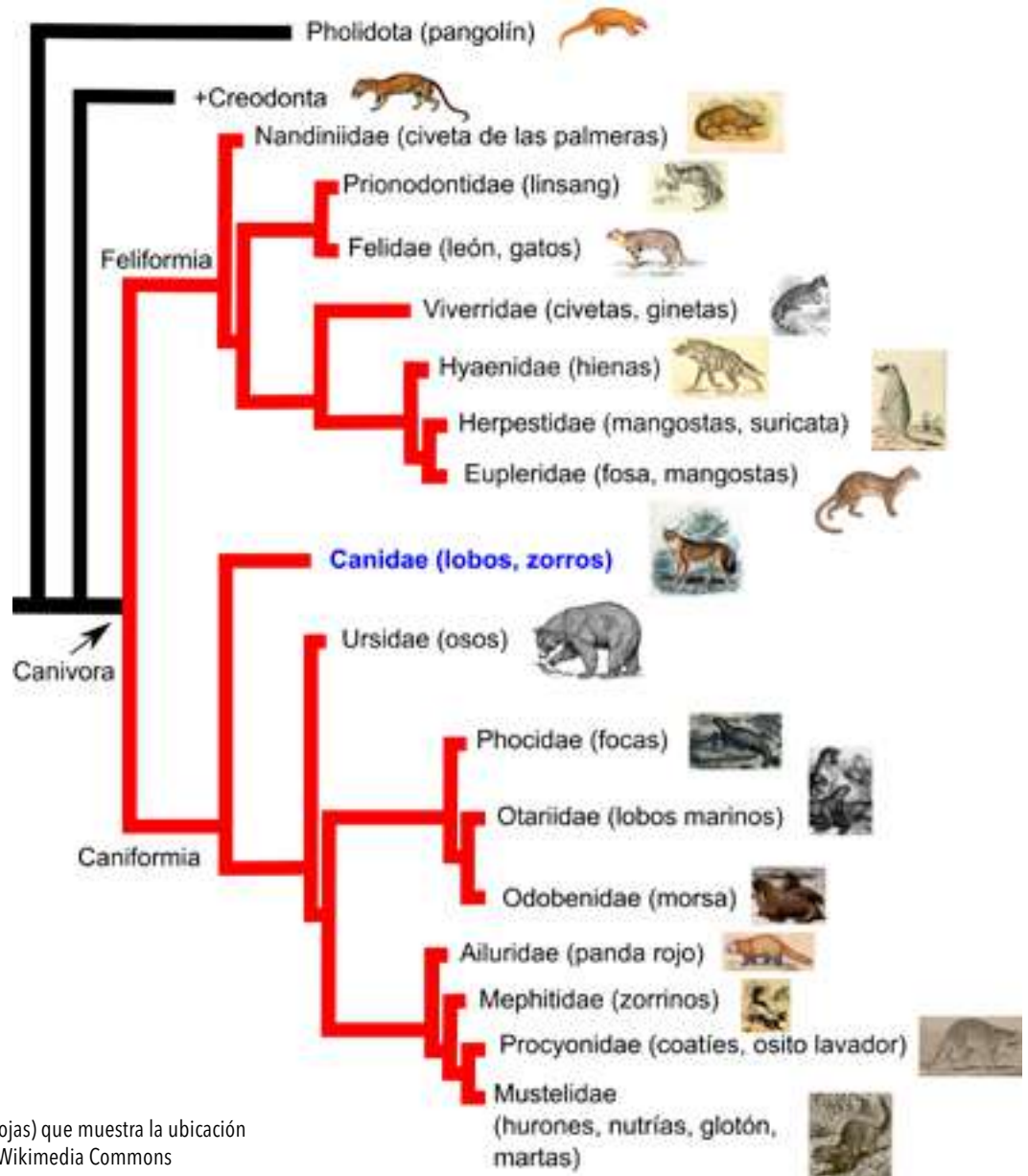
Gran cánido hipercarnívoro extinguido †*Theriodictis platensis*. **A.** Esqueleto incompleto. Museo Paleontológico Fray Manuel de Torres de San Pedro, provincia de Buenos Aires. **B.** Reconstrucción en vida durante el Pleistoceno. Ilustración Jorge Blanco



Cráneos en vista lateral de los principales grandes cánidos hipercarnívoros fósiles de América del Sur. **A.** †*Aenocyon dirus*. Museo Royo y Gómez de la Universidad Central de Venezuela. **B.** †*Theriodictis platensis*. Museo de La Plata. **C.** †*Procyon scagliarum*. Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata Lorenzo Scaglia.

## LUGAR DE LOS CÁNIDOS EN EL ÁRBOL FILOGENÉTICO DE LOS MAMÍFEROS

Los cánidos son miembros del orden Carnivora, un grupo de mamíferos placentarios que constituyen los principales depredadores continentales, que también incluye a félidos, hienas, osos y hurones, entre otros. El orden Carnivora también contiene a los pinnípedos, un importante grupo de depredadores marinos que abarca a focas, morsas y lobos marinos. Los Carnivora se originaron en el hemisferio norte hace más de 40Ma y están emparentados con otros linajes de mamíferos vivos como los pangolines, artiodáctilos (ciervos, camélidos, pecaríes, antílopes, entre otros) y perisodáctilos (caballos, rinocerontes, tapires). Los cánidos están más estrechamente vinculados a osos, hurones, nutrias, coatis, mapaches, focas y lobos marinos, con los que constituyen el suborden Caniformia. Los otros carnívoros vivos (félidos, hienas, mangostas, etcétera) constituyen el suborden Feliformia.



Filogenia del orden Carnivora (líneas rojas) que muestra la ubicación de los cánidos. Imágenes tomadas de Wikimedia Commons



**Izquierda.** Reconstrucción en vida de †*Protocyon*. Ilustración Jorge Blanco  
**Derecha.** Cánidos invasores modernos. **Arriba.** Perro pila (*Canis familiaris*), Monica S Cassels, Wikimedia Commons. **Abajo.** Perro doméstico derivado de los introducidos por la colonización europea de América.



cionados. Era un cánido mediano de hasta 15kg de masa corporal y su esqueleto era similar a la de zorros, coyotes y chacales vivos. Se habría alimentado principalmente de pequeños mamíferos (como roedores) y de carroña de carcasas de grandes mamíferos. El culpeo o zorro colorado de América del Sur (*Lycalopex culpaeus*), el coyote *Canis latrans* y los chacales vivos (por ejemplo, *Canis aureus*) pueden ser análogos ecológicos de este zorro extinguido.

El mayor cánido de las Américas en el último millón de años fue †*Aenocyon dirus*. Esta especie está relacionada con el grupo *Canis* (que incluye a lobos, coyotes y chacales, entre otros) y se originó en América del Norte hace 1Ma. De acuerdo con los pocos especímenes con datos cronológicos precisos, invadió América del Sur a fines del Pleistoceno Tardío. Morfológicamente es similar al lobo gris actual, aunque de mayor tamaño (alrededor de 60kg o más) y dentición más robusta. Fue un gran depredador que habría cazado mamíferos medianos y grandes (por ejemplo, caballos, ciervos y guanacos). También podía alimentarse de carroña aprovechando las carcasas de la megafauna con la que convivió.

## Extinciones

La diversa fauna de cánidos de América del Sur se originó a partir de tres o más migraciones desde América Central y del Norte, las cuales ocurrieron durante el Plioceno Tardío-Pleistoceno. El grupo de los cánidos de América del Sur en sentido estricto (sin contar a †*Aenocyon* y *Urocyon*) experimentaron una importante diversificación potenciada probablemente por la disponibilidad de diferentes ambientes y nichos ecológicos que no estaban ocupados por otros depredadores. En el Pleistoceno se registra una gran cantidad de grandes cánidos hipercarnívoros, que ha sido explicada por el escaso número de otros grandes depredadores terrestres (tigres dientes de sable y grandes osos) en comparación con lo que ocurrió en otros continentes.

Lo mencionado nos lleva a hacernos la siguiente pregunta: ¿por qué la fauna de cánidos de América del Sur no posee grandes depredadores? Aun con la limitada información que nos aporta el registro fósil, está claro que estos cánidos han sufrido varios eventos de extinción a lo largo del Pleistoceno. Primero, hace cerca de 0,5Ma,



se extinguieron varios grandes cánidos hipercarnívoros (por ejemplo, el †*Theriodictis*). Sin embargo, los grandes cánidos hipercarnívoros desaparecen completamente hace 20.000-11.700 años antes del presente (últimos registros de †*Procyon* y †*Aenocyon*). Este último evento de extinción estaría relacionado con la extinción masiva que sufrió la megafauna a fines del Pleistoceno. Aún está en discusión cuál fue la causa de esta extinción masiva: si fue por el ingreso del hombre a América del Sur, por cambios climáticos o por la combinación de los dos factores.



El caso de †*Dusicyon avus* es diferente. Probablemente por su menor tamaño y hábitos alimentarios menos especializados, escapó a la extinción de finales del Pleistoceno, y sus últimos restos son de hace 500 años antes del presente. Esta especie es muy frecuente en sitios arqueológicos del Holoceno (últimos 12.000 años aproximadamente), donde aparece formando parte de enterramientos humanos, y se encontraron signos del uso de sus dientes y esqueletos. Aparentemente, poseía un valor simbólico para estas sociedades humanas y, quizá, pudo haber sido amansado, aunque esto último es muy difícil de corroborar. Las causas de su extinción no son claras y podría haberse dado por cambios ambientales o la acción del hombre, incluyendo la introducción del perro doméstico *Canis familiaris* en el extremo sur de América del Sur hace algo más de 1000 años. Con la extinción de su especie hermana, el zorro de Malvinas, a fines del siglo XIX —que Charles Darwin había vaticinado al observar cómo estos zorros eran cazados por el hombre—, el género †*Dusicyon* desapareció de la faz de la tierra.

El ingreso del perro doméstico a América del Sur durante el Holoceno (al menos en los últimos 5000 años de acuerdo con lo que conocemos por el registro arqueológico) sería el último evento de inmigración de cánidos a este continente, aunque a partir de la conquista diferentes razas de perros fueron introducidas, las cuales habrían desplazado a las razas existentes previamente. Sin embargo, esta historia de invasiones caninas no necesariamente ha acabado. El coyote ha registrado un notable avance en América Central en las últimas décadas, llegando hasta Panamá, por lo que es probable que en el futuro también desembarque en América del Sur. **CH**

Biogeografía simplificada de los cánidos de América del Sur. 1. Ingreso de los 'cánidos sudamericanos'; este evento pudo haber ocurrido en más de una 'oleada' desde América Central y del Norte. 2. Ingreso de linajes de cánidos norteamericanos (*Urocyon*, †*Aenocyon*) registrado aproximadamente hace 30.000 años. 3. Ingreso del perro doméstico que, de acuerdo con el registro arqueológico, habría ocurrido hace aproximadamente 5000 años antes del presente. 4. Introducción de nuevas razas de perros domésticos ocurrido a partir de la colonización europea. La ubicación de los cánidos en el mapa no representa su distribución geográfica.

## LECTURAS SUGERIDAS

- BERÓN V, PRATES L y PREVOSTI EJ**, 2015, 'La historia de los perros: mitos y certezas sobre su origen y dispersión en América y Argentina', *Ciencia Hoy*, 25 (146): 38-45.
- FORASIEPI A, MARTINELLI A y BLANCO J**, 2007, 'Bestiario fósil', *Mamíferos del Pleistoceno de la Argentina*, Albatros, Buenos Aires.
- PREVOSTI EJ & FORASIEPI A**, 2018, *Evolution of South American Mammalian Predators during the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental contingencies*, Springer, Cham.
- PREVOSTI EJ, FORASIEPI AM y ZIMICZ N**, 2013, 'La peculiar historia de los mamíferos carnívoros terrestres en América del Sur: un experimento de aislamiento geográfico, conexiones continentales y millones de años', *Ciencia Hoy*, 22 (130): 7-15.
- WANG X & TEDFORD RH**, 2008, *Dogs. Their fossils relatives & evolutionary history*, Columbia University Press.



### Francisco Juan Prevosti

Doctor en ciencias naturales, FCNYM, UNLP.  
Investigador principal, Conicet.  
Profesor adjunto, UNLaR. Museo de Ciencias Antropológicas y Naturales.  
[protocyon@hotmail.com](mailto:protocyon@hotmail.com)