



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA

*Campus São Gabriel*

UM DIA DA CAÇA, OUTRO DO CAÇADOR: INTERAÇÕES

PRESA-PREDADOR PARA A FORMAÇÃO LUJÁN

(PLEISTOCENO DA ARGENTINA)

MATEUS ANILSON COSTA SANTOS

2019

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA

UM DIA DA CAÇA, OUTRO DO CAÇADOR: INTERAÇÕES PRESA-  
PREDADOR PARA A FORMAÇÃO LUJÁN (PLEISTOCENO DA  
ARGENTINA)

MATEUS ANILSON COSTA SANTOS

Monografia apresentada à Comissão de Trabalho de Conclusão do Curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pampa — UNIPAMPA, *Campus* São Gabriel, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Felipe Lima Pinheiro

Coorientador: José Ricardo Inacio Ribeiro

Rio Grande do Sul

Dezembro de 2019

UM DIA DA CAÇA, OUTRO DO CAÇADOR: INTERAÇÕES PRESA-PREDADOR PARA A  
FORMAÇÃO LUJÁN (PLEISTOCENO DA ARGENTINA)

MATEUS ANILSON COSTA SANTOS

ORIENTADOR: FELIPE LIMA PINHEIRO

Monografia submetida à Comissão de Trabalho de Conclusão do Curso de Ciências Biológicas,  
como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Aprovada por:

---

Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro (Orientador)  
(UNIPAMPA)

---

Dr. Tomaz Panceri Melo (membro da banca)  
(UFRGS)

---

Me. Daniel de Simão Oliveira (membro da banca)  
(UFSM)

São Gabriel, dezembro de 2019

S56237d Santos, Mateus Anilson Costa

Um dia da caça, outro do caçador: interações presa-predador para a Formação Luján (Pleistoceno da Argentina) / Mateus Anilson Costa Santos.

50 p.

Trabalho de Conclusão de Curso(Graduação)-- Universidade Federal do Pampa, BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, 2019.

"Orientação: Felipe Lima Pinheiro".

1. Paleontologia. 2. Megafauna. 3. Modelos Computacionais. 4. Predação. 5. Interações Ecológicas. I. Título.

## AGRADECIMENTOS

Dedico este trabalho à minha mãe Maria Soraia Costa, por no momento do parto, dizer que preferia a minha vida no lugar de sua própria. Também agradeço ao médico desconhecido, que salvou ambos naquele 16 de maio de 1998. À minha avó Noemia Costa, pois, jamais teria chegado até aqui se ela não assumisse a responsabilidade de me criar quando minha mãe faleceu em 2002, e também por ter me ensinado (talvez porque nunca teve tal oportunidade), o valor da educação e do conhecimento, e com sua história de vida, me ensinou a jamais desistir. Ao meu irmão, Leandro Moura, por apesar de todas as dificuldades nunca ter desistido e sempre ter lutado por mim de todas as maneiras, e mesmo que muitas vezes eu não demonstre, eu aprendi muito com você.

Agradeço ao Felipe Pinheiro, que talvez por insanidade, ter me aceitado como orientado e se tornado um dos meus melhores amigos e um incansável conselheiro, com toda a certeza, você me ensinou muito mais do que algumas disciplinas universitárias. À Maria Eduarda, por ter me acompanhado incansavelmente desde o primeiro dia do curso e ajudado a superar todas as minhas dificuldades. A Gianfrancis, Evandro, Fabrício e Pablo por todas as risadas entre uma e outra partida de algum jogo online, tudo isto seria impossível sem alguns momentos de lazer e risadas. À Jaqueline, Caroline, Vinícius, Maikon, Rodrigo, Thiago e Bruno por tornarem extremamente prazeroso ir trabalhar todos os dias, o laboratório jamais seria o mesmo sem cada um de vocês. À Karine, por ser uma das melhores amigas que alguém poderia ter. À Shay, por muitas vezes, mesmo sem saber, ter melhorado meu dia com algum elogio bobo e muitas vezes embaraçoso. À Gabriela, por ter me tranquilizado durante todo o processo de escrita deste trabalho e pela amizade construída ao longo dos anos. A Douglas Leal, por mais de 15 anos de amizade.

E a quem mais possa interessar.

## RESUMO

### UM DIA DA CAÇA, OUTRO DO CAÇADOR: INTERAÇÕES PRESA-PREDADOR PARA A FORMAÇÃO LUJÁN (PLEISTOCENO DA ARGENTINA)

Interações presa-predador possuem papel fundamental na estrutura de comunidades vivas e, apesar de consistirem em um tema pouco estudado, o mesmo é válido para faunas extintas. Aqui, utilizamos um modelo matemático de interações presa-predador baseado em massas corporais estimadas para a diversidade de mamíferos fósseis do Membro Guerrero da Formação Luján, Pleistoceno tardio da Argentina. Esta unidade possui diversa amostragem de mamíferos, tanto extintos, como ainda vivos. O modelo consiste em encontros aleatórios entre potenciais presas e predadores, e o sucesso da caça é determinado pela massa corporal dos animais envolvidos. Foram aplicadas diversas alterações nas restrições de nichos, além de simulações de formação de grupos de caça. Mensuramos, aqui, taxas de mortalidade de presas de acordo com amplitudes de nicho de predadores, utilizando 30 espécies de presas e 4 de carnívoros, estas divididas em 4 classes de tamanho. Nossos resultados demonstram que, para esta matriz de dados, predadores seriam generalistas quando solitários e dificilmente atacariam presas de grande porte, estas seriam atingidas apenas quando atacadas em bandos.

Palavras-chave: Megafauna; Modelos Computacionais; Predação; Interações Ecológicas

*ABSTRACT*

A DAY FOR THE PREY, ANOTHER FOR THE HUNTER: PREDATOR-PREY INTERACTIONS FOR THE LUJÁN FORMATION (PLEISTOCENE FROM ARGENTINA)

Predator-prey interactions have a key role in the structure of living communities, and despite being a poorly studied topic, the same is valid for extinct faunas. Here, we use a mathematical model of predator-prey interactions based on estimated body mass to the mammal fossil diversity from the Guerrero Member of the Luján Formation, Late Pleistocene from Argentina. This unit has a diverse sample of extinct and living mammal species. Our model consists in random encounters between potential prey and predator, and the hunt success rate is determined by the animal's body mass. Diverse alterations in niche restrictions were applied, as well as simulations of hunting grouping. Here we measure the mortality rates of prey according to the predator niche amplitude, utilizing 30 prey species and 4 predator species divided in four size classes. For this data matrix, our results show that predators would favour generalist habits when hunting alone and would rarely attack large-sized prey, the latter only being attacked by groups.

Key-words: Megafauna, Computational Models, Predation, Ecological Interactions

# SUMÁRIO

Resumo .....	vi
<i>Abstract</i> .....	vii
Sumário .....	viii
Sumário das figuras e tabelas.....	ix
1. INTRODUÇÃO .....	12
2. MATERIAIS E MÉTODOS .....	15
3. RESULTADOS.....	18
4. DISCUSSÃO .....	46
5. CONCLUSÃO .....	48
6. REFERÊNCIAS .....	49

## SUMÁRIO DAS FIGURAS E QUADROS

1. Quadro 1 lista de espécies com massa (Kg), categoria e $\log_2$ .....	17
2. Fig. 1 Reconstrução paleoartística de interação presa-predador.....	14
3. Fig. 2 Taxas de mortalidade de presas para caça solitária .....	20
4. Fig. 3 Mortalidades de presas em números absolutos para caça solitária .....	21
5. Fig. 4 Taxas de mortalidade de presas para caça com 5 indivíduos .....	23
6. Fig. 5 Mortalidade de presas em números absolutos para caça com grupos de 5 indivíduos.....	24
7. Fig. 6 Taxas de mortalidade de presas para caça com 10 indivíduos .....	26
8. Fig. 7 Mortalidades de presas em números absolutos para caça com grupos de 10 indivíduos.....	27
9. Fig.8 Amplitude de nicho de predadores solitários com razão entre 0.9 e 1.1 .....	28
10. Fig.9 Amplitude de nicho de predadores solitários com razão entre 0.5 e 1.1 .....	29
11. Fig. 10 Amplitude de nicho de predadores solitários com razão entre 1.1 e 2.0 ....	30
12. Fig. 11 Amplitude de nicho de predadores solitários com razão entre 0.5 e 1.1 ....	31
13. Fig.12 Amplitude de nicho de predadores solitários com razão entre 0 e 1.1 .....	32
14. Fig.13 Amplitude de nicho de predadores solitários com razão entre 0 e 2.0 .....	33
15. Fig.14 Amplitude de nicho de predadores em grupos de 5 com razão entre 0.9 e 1.1.....	34
16. Fig.15 Amplitude de nicho de predadores em grupos de 5 com razão entre 0.5 e 1.1.....	35
17. Fig.16 Amplitude de nicho de predadores em grupos de 5 com razão entre 1.1 e 2.0.....	36
18. Fig.17 Amplitude de nicho de predadores em grupos de 5 com razão entre 0.5 e 2.0.....	37

19. Fig.18 Amplitude de nicho de predadores em grupos de 5 com razão entre 0	
e 1.1.....	38
20. Fig.19 Amplitude de nicho de predadores em grupos de 5 com razão entre 0	
e 2.0.....	39
21. Fig.20 Amplitude de nicho de predadores em grupos de 10 com razão entre 0.9	
e 1.1.....	40
22. Fig.21 Amplitude de nicho de predadores em grupos de 10 com razão entre 0.5	
e 1.1.....	41
23. Fig.22 Amplitude de nicho de predadores em grupos de 10 com razão entre 1.1	
e 2.0.....	42
24. Fig.23 Amplitude de nicho de predadores em grupos de 10 com razão entre 0.5	
e 2.0.....	43
25. Fig.24 Amplitude de nicho de predadores em grupos de 10 com razão entre 0	
e 1.1.....	44
26. Fig.25 Amplitude de nicho de predadores em grupos de 10 com razão entre 0	
e 2.0.....	45

“Toda grande jornada começa com o primeiro passo,  
mas o caminho até chegar a sua conclusão,  
até estar completamente finalizado,  
é que detêm a verdadeira glória”

*Sir Francis Drake, 1587*

## INTRODUÇÃO

Interações presa-predador (Fig.1) são um importante parâmetro ecológico em comunidades bióticas, sendo um fator determinante para a manutenção do equilíbrio faunístico e uma das principais formas de interações ecológicas. Sabe-se que, quando vivos, organismos extintos possuíam dinâmicas que não diferiam significativamente dos padrões apresentados atualmente. Ainda assim, só recentemente têm-se dado tal enfoque dentro da área da paleontologia. (Codron *et al.*, 2017; Codron *et al.*, 2013).

O Pleistoceno é caracterizado por múltiplos episódios de glaciação, com variações de avanços e retrações das geleiras em intervalos de cerca de 100 mil anos, causando mudanças climáticas e eustáticas (Prothero, 2004). Muitas espécies de mamíferos prosperaram durante este período, destacando-se mamutes, preguiças gigantes e tigres-dente-de-sabre (Prothero, 2004). Tais animais são alguns dos representantes da chamada Megafauna Pleistocênica, termo que se refere aos animais com massa corporal acima de 44kg (Barnosky, 2008). As possíveis causas da extinção da Megafauna Pleistocênica foram temas de diversos debates durante os últimos dois séculos (Grayson, 2008). Uma das possibilidades apontava para causas relacionadas a mudanças climáticas, enquanto outra defende causas antrópicas. Recentemente, Araújo *et al.* (2015) indicou que a principal causa foi de fato, atividade humana, sendo as mudanças climáticas apenas um aditivo. Embora, em termos de composição taxonômica, as faunas pleistocênicas sejam razoavelmente semelhantes às atuais, tal similaridade não necessariamente se estenderia às interações ecológicas.

A Formação Luján na Argentina é dividida em três membros, sendo eles La Chumbiada, Guerrero e Río Salado (Dillon & Rabassa, 1985). Os dois primeiros, (La Chumbiada e Guerrero) compreendem a porção superior do Pleistoceno (1,8 Ma. ~ 12 mil anos) e contém os últimos registros de espécies com massas superiores a uma tonelada para a América do Sul, enquanto o membro Río Salado compreende o Holoceno (12 mil anos ~ presente) (Tonni, 2003). A megafauna de mamíferos da Formação Luján é comparável a faunas de dinossauros quanto ao tamanho corporal

de várias espécies, porém, nem mesmo estas possuem um número tão alto de espécies grandes em um intervalo de tempo tão pequeno (Fariña 1996).

Nos últimos anos, alguns trabalhos utilizaram modelos de interações interespecíficas na elucidação de relações entre os organismos (e.g. Cohen *et. al* 2003; Pettorelli, 2011). Mais recentemente, Codron *et al.* 2017 utilizou um modelo de interações presa-predador baseado em massa corporal de vertebrados terrestres do Permiano e Triássico da Bacia do Karoo (África do Sul) para definir alcances de nicho e, assim, melhor compreender como as faunas se comportaram após a extinção Permo-Triássica. Tendo em vista que, por natureza, o registro fóssil raramente preserva interações ecológicas, tais modelos permitem estipular tais informações que são inacessíveis por meios tradicionais.

Utilizamos, aqui, um modelo matemático/computacional aplicado à Formação Luján, de forma a simular possíveis interações entre predadores e presas dentro de critérios pré-estabelecidos. A partir deste modelo, é possível analisar os níveis de mortalidade de presas, verificando, assim, se os mesmos seriam suficientes para manter a população local estável e identificar quais presas seriam mais suscetíveis à predação. Simulamos, também, eventos de forrageio solitário e em grupos de cinco e dez indivíduos, o que permite definir para quais predadores seria viável a formação de grupos e quais presas estariam mais suscetíveis à ação destes, dependendo do tamanho dos agrupamentos. Definimos, também, os alcances de nicho de predadores com a variação das estratégias de caça.



Fig.1: Reconstrução paleoartística de interação presa-predador. Autor: Jorge Blanco

## MATERIAL E MÉTODOS

Dados relativos à massa corporal foram retirados de Fariña (1996) e aplicados à metodologia proposta por Codron et. al (2017). Tal modelo consiste em uma simulação baseada na razão entre a massa corporal predador/presa de dois indivíduos selecionados aleatoriamente. Todas as análises foram feitas no *software* RStudio, e os gráficos foram elaborados com os pacotes *ggplot2* e *ggthemes*. O número de indivíduos inicial da assembleia foi definido como 1000, distribuídos proporcionalmente em concordância com a representatividade taxonômica de espécies de mamíferos da fauna recuperada na Formação Luján (Fariña, 1996). Em cada teste foram feitas 1000 réplicas, com o fim de minimizar possíveis erros.

Duas situações são determinantes para o fim do ciclo de eventos de simulação: i) o fim de todas as presas na Assembleia e, ii) todos os predadores estão saciados. A condição de saciado para um predador foi dada por  $0,0332 \times BM^{-0.702}$  sendo BM a massa corporal em kg do predador. (Clauss et. al., 2007; Codron et al., 2016).

Inicialmente, os táxons foram separados a nível específico e divididos em suas respectivas classes de dieta (predador/presa). Posteriormente, foram formadas quatro classes crescentes de tamanho com base na massa corporal em  $\log_2$  de cada espécie dadas em Kgs, sendo elas Cl1 ( $\log_2$  entre 4 e 6), Cl2 ( $\log_2$  entre 6 e 8), Cl3 ( $\log_2$  entre 8 e 10) e Cl4 ( $\log_2$  entre 10 e 12). (Tabela 1)

Considerando-se que todos os animais na assembleia são endotérmicos, seis cenários foram estabelecidos. O primeiro simula um limite de nicho entre 0.9 e 1.1, tal como inicialmente proposto por Codron et al. (2013), com o objetivo de simular especialização em termos de tamanho; o segundo estipula limites de nicho entre 0.5 até 1.1, com o objetivo de simular um panorama onde os predadores são mais especializados em presas de pequeno porte; o terceiro estabelece limites de 1.1 e 2.0, uma especialização em presas de grande porte; um quarto de 0.5 a 2.0, simulando uma condição mais “generalista” para predadores. Além destes, simulamos predadores consumindo presas até pouco maiores que eles mesmos (valores menores ou iguais a 1.1) e, em um último cenário, predadores consomem

presas desde que a razão entre suas massas seja menor ou igual a 2. Cada um destes cenários foi testado em combinação com estratégias de caça solitária, grupos de caça compostos por cinco indivíduos e grupos de caça de dez indivíduos. Nos casos em que grupos de predadores são formados, a razão é dada pela soma da massa dos predadores dividido pela massa da presa.

Ao fim de cada rodada foram consideradas taxas de nascimento e morte para herbívoros, sendo as taxas de nascimento para estes animais dadas por:  $F = 2.8 BMh^{-0.12}$  (Hendriks & Mulder, 2008). Já as taxas de mortalidade são dadas por:  $N_{ia} / N_{ij} + F$ , onde  $N_{ia}$  se refere ao número de indivíduos sobreviventes na Assembleia;  $N_{ij}$  o número de sobreviventes após o fim da simulação,  $F$  as taxas de fertilidade e  $BMh$  a biomassa da presa.

Amplitude de nicho foi definida pelo índice de Levins (1968), ou seja, 1 dividido pelo somatório da proporção relativa do tipo de presas consumidas. Estes valores foram padronizados como sendo igual a amplitude de nicho - 1 dividido pelo número de espécies disponíveis na Assembleia -1. Um valor de 0 indica que não há diversidade de presas consumidas pelos predadores e 1 que todas as presas foram consumidas.

Quadro 1: Lista de espécies com massa (kg), categoria e  $\log_2$

Família	Espécie	Massa (kg)	Categoria	Classe (tamanho)	$\log_2$
Glyptodontidae	<i>Neothoracophorus depressus</i>	1100	presa	CI4	10.103.288
Glyptodontidae	<i>Neothoracophorus elevatus</i>	800	presa	CI3	9.643.856
Glyptodontidae	<i>Plaxhaplous canaliculatus</i>	130	presa	CI2	7.022.368
Glyptodontidae	<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	1300	presa	CI4	10.344.296
Glyptodontidae	<i>Panochthus tuberculatus</i>	110	presa	CI2	6.781.360
Glyptodontidae	<i>Glyptodon reticulatus</i>	1200	presa	CI4	10.228.819
Glyptodontidae	<i>Glyptodon perforatus</i>	1600	presa	CI4	10.643.856
Glyptodontidae	<i>Glyptodon rudimentarius</i>	800	presa	CI3	9.643.856
Glyptodontidae	<i>Glyptodon clavipes</i>	2000	presa	CI4	10.965.784
Pampatheriidae	<i>Pampatherium typum</i>	200	presa	CI2	7.643.856
Megatheriidae	<i>Megatherium americanum</i>	4000	presa	CI4	11.965.784
Mylodontidae	<i>Scelidotherium leptcephalum</i>	600	presa	CI3	9.228.819
Mylodontidae	<i>Glossotherium robustum</i>	1300	presa	CI4	10.344.296
Mylodontidae	<i>Glossotherium myloides</i>	1200	presa	CI4	10.228.819
Mylodontidae	<i>Lestodon trigonidens</i>	3000	presa	CI4	11.550.747
Mylodontidae	<i>Lestodon gaudryi</i>	1300	presa	CI4	10.344.296
Caviidae	<i>Neochoerus sulcidens</i>	150	presa	CI2	7.228.819
Toxodontidae	<i>Toxodon bilobidens</i>	1100	presa	CI4	10.103.288
Toxodontidae	<i>Toxodon burmeisteri</i>	1100	presa	CI4	10.103.288
Toxodontidae	<i>Toxodon platensis</i>	1100	presa	CI4	10.103.288
Toxodontidae	<i>Toxodon paradoxus</i>	1000	presa	CI3	9.965.784
Macraucheniidae	<i>Macrauchenia patachonica</i>	1100	presa	CI4	10.103.288
Equidae	<i>Equus curvidens</i>	300	presa	CI3	8.228.819
Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	25	presa	CI1	4.643.856
Camelidae	<i>Eulamaops parallelus</i>	150	presa	CI2	7.228.819
Camelidae	<i>Hemiauchenia paradoxa</i>	1000	presa	CI3	9.965.784
Camelidae	<i>Lama guanicoe</i>	90	presa	CI2	6.491.853
Cervidae	<i>Morenelaphus azpeitianus</i>	50	presa	CI1	5.643.856
Cervidae	<i>Morenelaphus lujanensis</i>	50	presa	CI1	5.643.856
Gomphotheriidae	<i>Stegomastodon superbus</i>	4000	presa	CI4	11.965.784
Ursidae	<i>Arctodus bonariensis</i>	500	predador	CI3	8.965.784
Felidae	<i>Smilodon populator</i>	300	predador	CI3	8.228.819
Felidae	<i>Panthera onca</i>	50	predador	CI1	5.643.856
Canidae	<i>Dusicyon avus</i>	30	predador	CI1	4.906.891

## RESULTADOS

### 1. Mortalidade de presas - caça solitária (Fig. 2):

#### 1.1. Cenário 1 (razão entre 0.9 e 1.1)

Neste cenário, presas de grande porte nunca são consumidas, enquanto as maiores mortalidades são registradas em presas pequenas (4% para *Lama guanicoe*), seguida por *Morenelaphus lujanensis* e *M. azpeitianus* com 2%; enquanto *Scelidotherium leptcephalum* pertencente a terceira classe registra valores próximos a 3%. Em números absolutos, a classe 3 apresenta maiores mortalidades, seguida pela classe 1. (Fig. 3)

#### 1.2. Cenário 2 (razão entre 0.5 e 1.1)

Em um cenário em que é permitido predadores consumirem presas com metade de seu tamanho, como esperado, as presas de menor tamanho possuem maiores taxas de mortalidade, atingindo por volta de 4%. Estas taxas, no geral, parecem decrescer com o tamanho da presa, chegando a valores que variam de 0 a 1% nas presas de maior tamanho. Quando se trata de números absolutos, a classe 2 apresenta as maiores mortalidades, seguida pela classe 4. (Fig.3)

#### 1.3. Cenário 3 (razão entre 1.1 e 2.0)

Neste caso, as presas pertencentes a classe 4 não são predadas, e apenas presas da terceira classe sofrem índices de mortalidade.

#### 1.4. Cenário 4 (razão entre 0.5 e 2.0)

Em uma situação mais ampla, as taxas de mortalidade parecem mais distribuídas entre as classes de presas, com taxas levemente maiores na classe 2 e com algumas presas da classe 4 sofrendo baixos índices de mortalidade. As maiores perdas em termos numéricos são dadas para a classe 1, seguida da classe 2. (Fig. 3)

#### 1.5. Cenário 5 (razão entre 0 e 1.1)

Em uma situação em que se permite predadores consumirem qualquer presa menor que eles (e levemente maiores), as taxas de mortalidade tendem a ser maiores para presas pequenas, e tendem a decrescer à medida que as presas ficam maiores, o que seria algo naturalmente esperado. Assim como no cenário anterior, a maior mortalidade em números absolutos é registrada na classe 2. (Fig. 3)

#### 1.6. Cenário 6 (razão entre 0 e 2)

Mesmo ao se permitir que predadores consumam presas de até o dobro do seu tamanho, as maiores taxas de mortalidade são registradas nas classes menores, com alguns registros de mortes nos grandes mamíferos da classe 4. Em números absolutos, as classes 1 e 2 lideram o número de perdas. (Fig. 3)

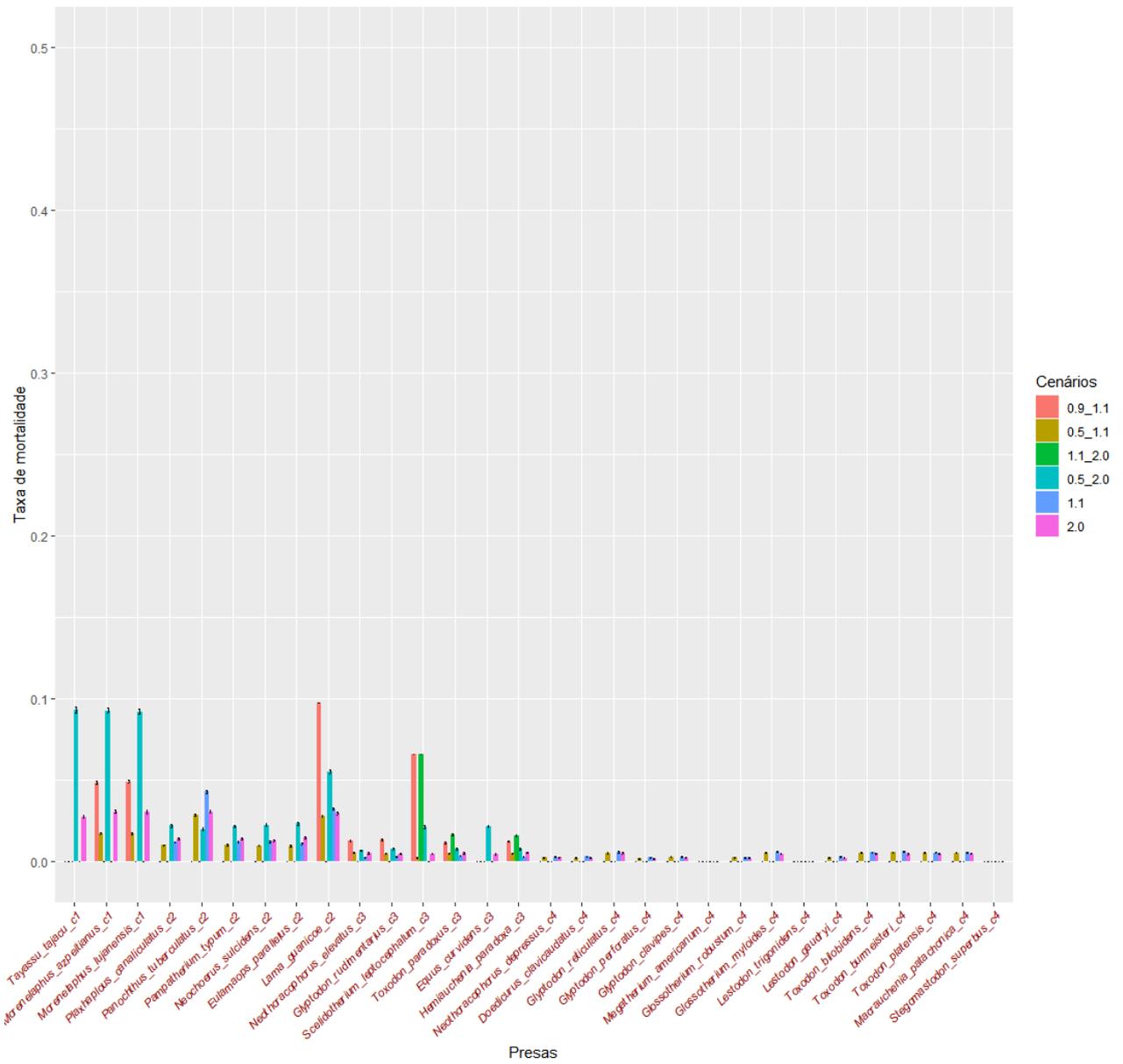


Fig.2: Taxas de mortalidade de presas para caça solitária

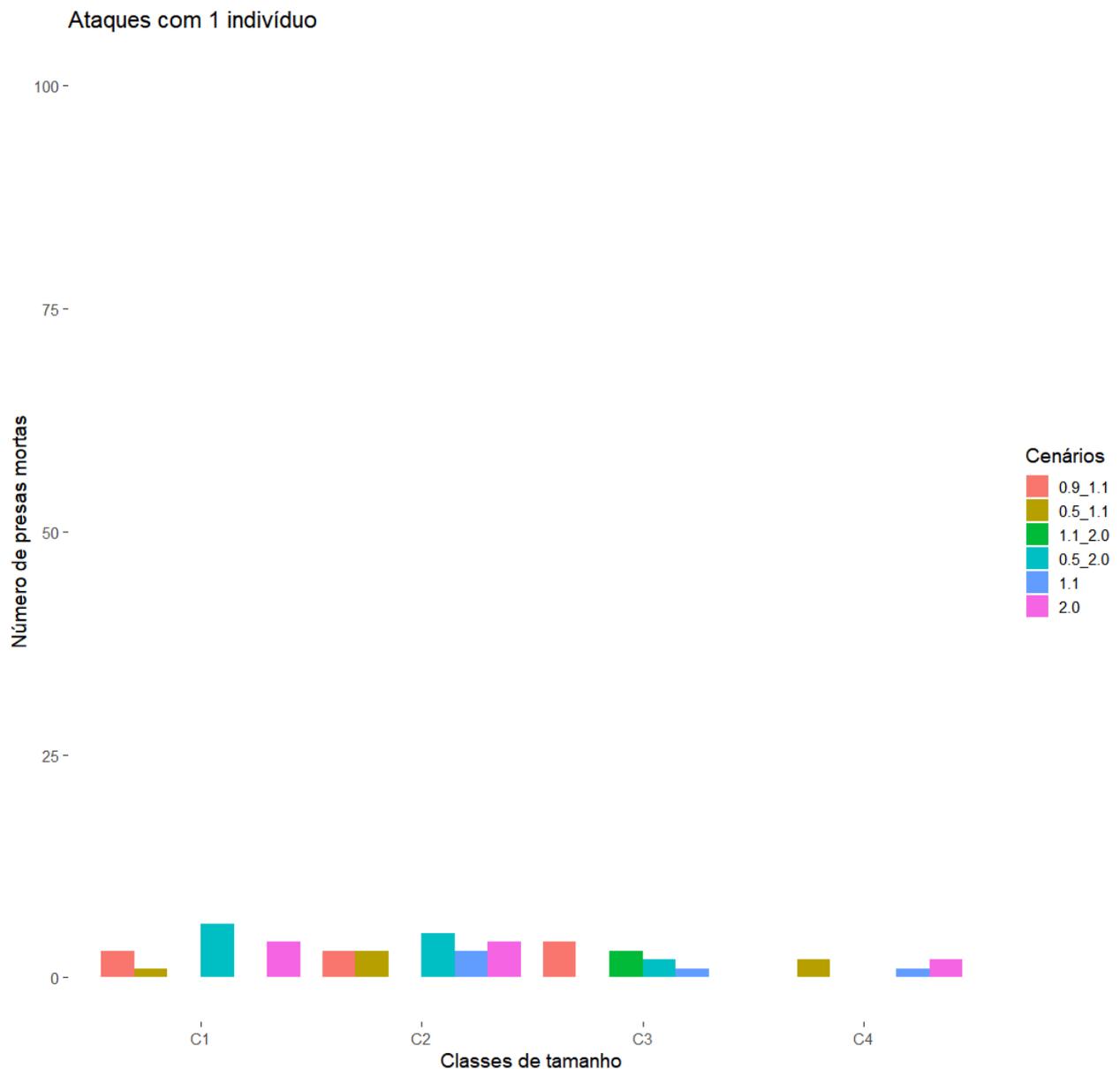


Fig.3: Mortalidades de presas em números absolutos para caça solitária

## 2. Mortalidade das presas - caça em grupo de 5 indivíduos (Fig. 4):

### 2.1. Cenário 1 (razão de 0.9 a 1.1)

Neste cenário, as presas maiores (Classe 4) são preferencialmente consumidas, com taxas de mortalidade atingindo cerca de 7%. Há, também, um registro para a terceira classe (*E. curvidens*) enquanto as classes 1 e 2 não sofrem taxas de mortalidade. Quando se trata de números absolutos, as maiores mortalidades são registradas para a classe 4. (Fig 4).

## 2.2. Cenário 2 (razão de 0.5 e 1.1)

Neste cenário, são apresentadas taxas de mortalidade que superam os 5% nas classes 3 e 4, porém, com maiores concentrações de espécie sendo predadas na terceira classe. Já as duas menores classes não são atacadas dentro desta situação. Já em números totais, as classes 3 e 4 apresentaram perdas semelhantes. (Fig.5)

## 2.3. Cenário 3 (razão entre 1.1 e 2.0)

Nesta situação, apenas duas espécies sofrem com predação, sendo elas: *Equus curvidens* (perdas de cerca de 40%), pertencente a classe 3 e *Lestodon trigonidens*, pertencente a quarta classe. Em números absolutos, a terceira classe sofreu com maiores perdas, seguida pela classe 4. (Fig. 5)

## 2.4. Cenário 4 (razão entre 0.5 e 2.0)

Nestas condições, as presas pertencentes a classe 1 e 2 apresentam taxas de mortalidade de 5%. Já as presas das classes 3 e 4 mantém um padrão cerca de 2.5% em suas taxas de mortalidade. Em números absolutos, a segunda classe de tamanho sofreu maiores perdas populacionais. (Fig. 5)

## 2.5. Cenário 5 (razão entre 0 e 1.1)

Neste cenário, apenas presas das classes 3 e 4 são consumidas, destaque para *L. leptcephalum*, que atinge taxas de mortalidade próximas a 25% e *M. americanum* (por volta de 10%). A classe 3, porém, apresentou maiores perdas em números absolutos nesta situação. (Fig. 5)

## 2.6. Cenário 6 (razão entre 0 e 2.0)

Neste cenário as mortalidades estão distribuídas por todas as classes. Porém, as duas menores classes sofreram com taxas maiores que em geral, o que tende a decrescer com o aumento do tamanho da presa. Em números absolutos, entretanto, as duas maiores classes perderam mais indivíduos. (Fig.5)

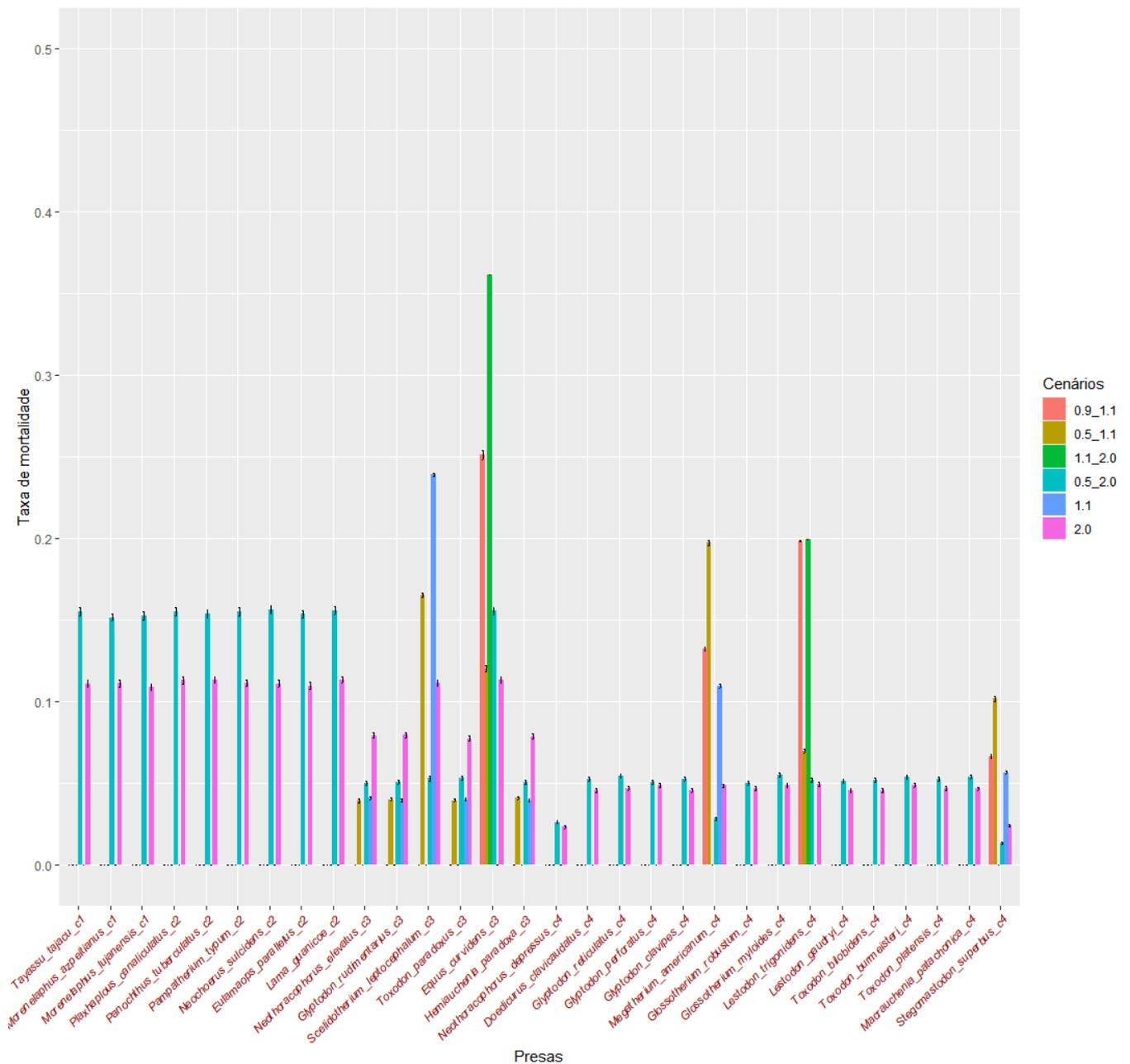


Fig. 4: Taxas de mortalidade de presas para caça com 5 indivíduos

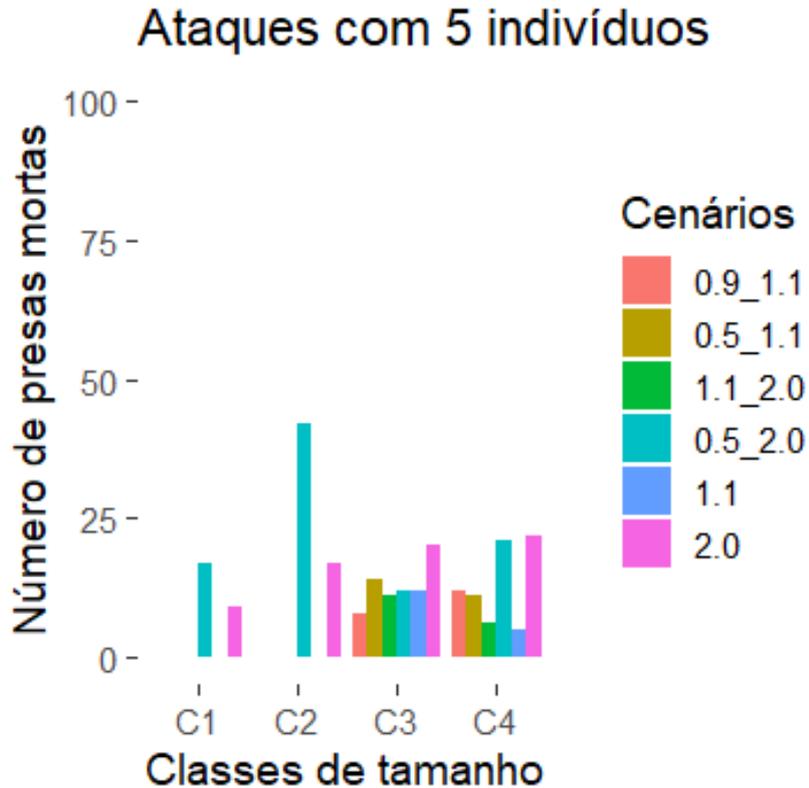


Fig. 5: Mortalidades de presas em números absolutos para caça com grupos de 5 indivíduos

### 3. Mortalidade das presas - caça em grupos de 10 indivíduos (Fig. 6)

#### 3.1. Cenário 1 (razão entre 0.9 e 1.1)

Em uma situação de nicho restrito, são registradas mortalidades apenas para a classe 3 de presas.

#### 3.2. Cenário 2 (razão entre 0.5 e 1.1)

Quando a razão é ampliada em seu limite inferior, permitindo que predadores consumam presas com metade de seu tamanho, as mortalidades se distribuem entre as classes 3 e 4, apresentando similaridades inclusive em números absolutos.

#### 3.3. Cenário 3 (razão entre 1.1 e 2.0)

Ao invertermos a lógica anterior e permitirmos que predadores consumam presas com o dobro de seu tamanho, mas não menores que eles, a classe 3 apresenta altas taxas de mortalidade, enquanto nenhuma outra classe sofre com predação.

#### 3.4. Cenário 4 (razão entre 0.5 e 2.0)

Quando as possibilidades para os predadores são ampliadas, as presas com o dobro e/ou metade de seu tamanho (classes 1 e 2) sofrem com maiores perdas, seguidas pela classe 3 e 4. Porém, em números totais, a mortalidade tende a crescer com o tamanho da presa. (Fig. 7)

#### 3.5. Cenário 5 (razão de 0 a 1.1)

Nesta situação, as mortalidades tendem a se distribuir dentro das classes de tamanho 3 e 4, enquanto as duas primeiras classes não apresentam mortalidade. Em números totais, a maior classe de tamanho apresenta maiores mortalidades. (Fig.7)

#### 3.6. Cenário 6 (razão entre 0 e 2.0)

Nesta situação, ao se permitir que grupos de predadores ataquem qualquer presa menor que eles e de até o dobro de seu tamanho, as mortalidades tendem a se distribuir de forma semelhante entre todas as classes de tamanho. Porém, em números totais, a classe 4 se destaca por totalizar quase 100 perdas. (Fig. 7)

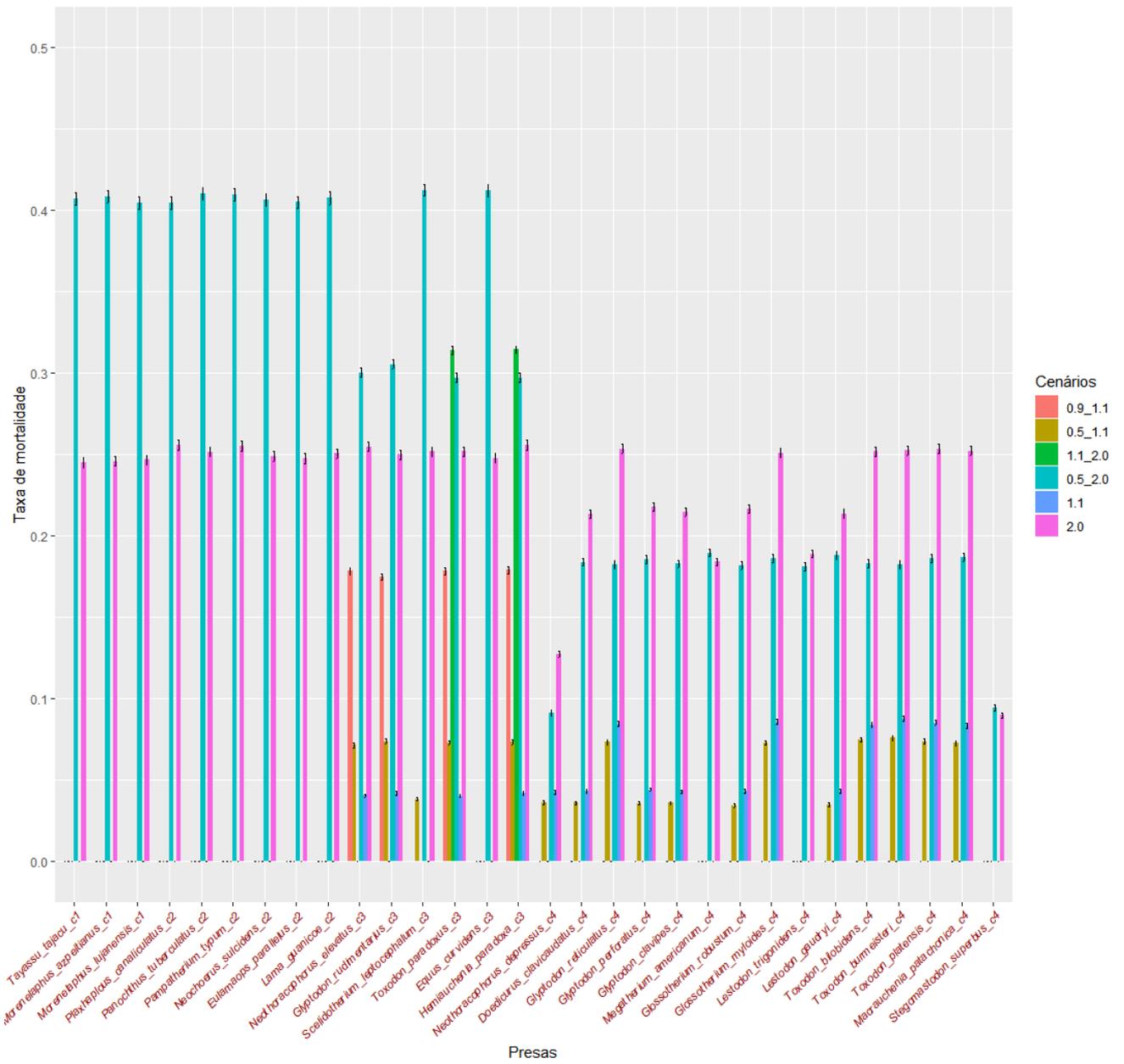


Fig. 6: Taxas de mortalidade de presas para caça com 10 indivíduos

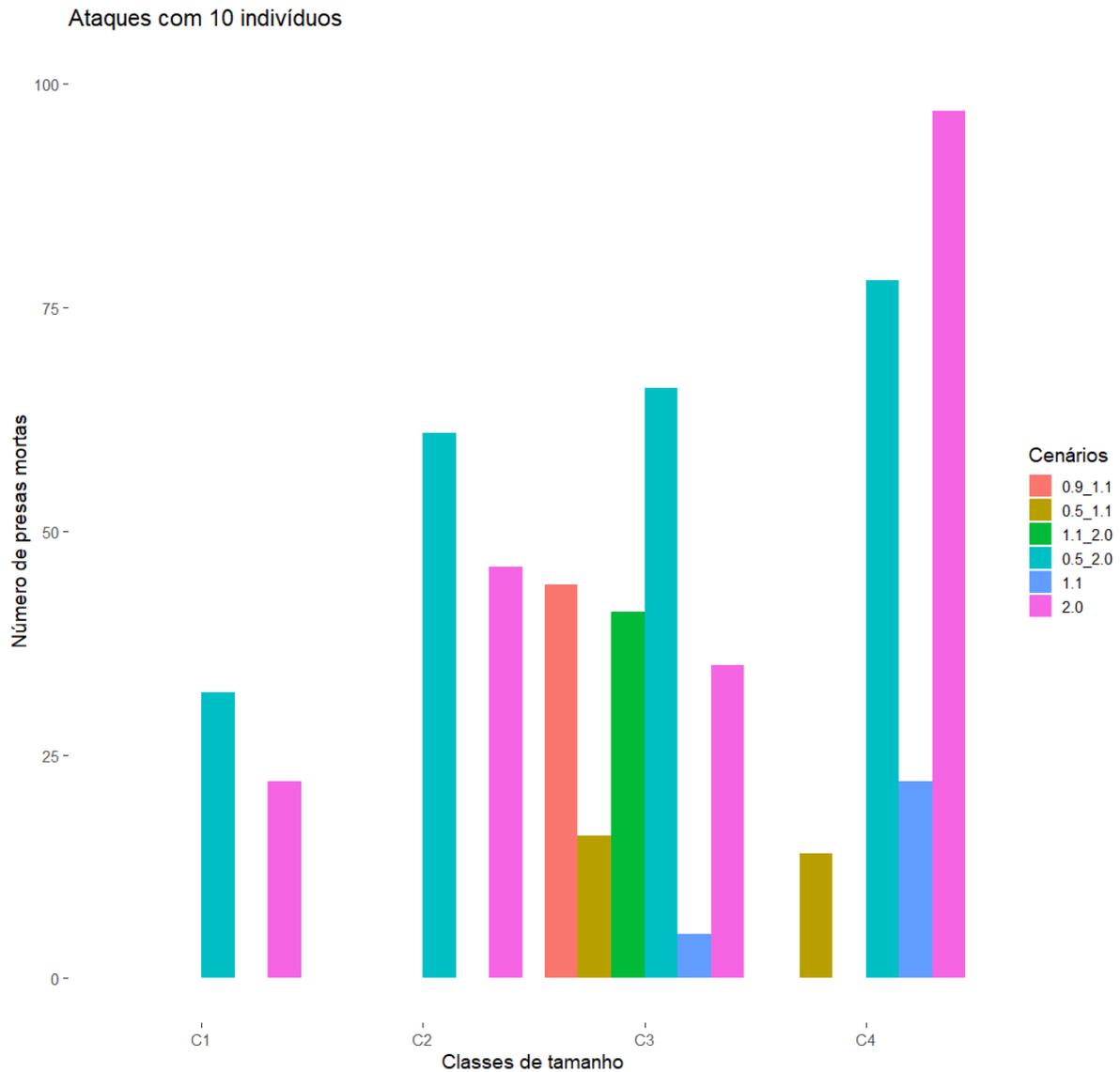


Fig. 7: Mortalidades de presas em números absolutos para caça com grupos de 10 indivíduos

#### 4. Amplitude de nichos dos predadores - caça solitária:

##### 4.1. Cenário 1 (razão entre 0.9 e 1.1) (Fig. 8)

Neste cenário, *Arctodus bonariensis* não é capaz de consumir mais de uma classe de tamanho, assim como *Smilodon populator*. Quanto a *Panthera onca* e *Dusicyon avus*, quando se restringe a razão, estes não são capazes de se alimentar.

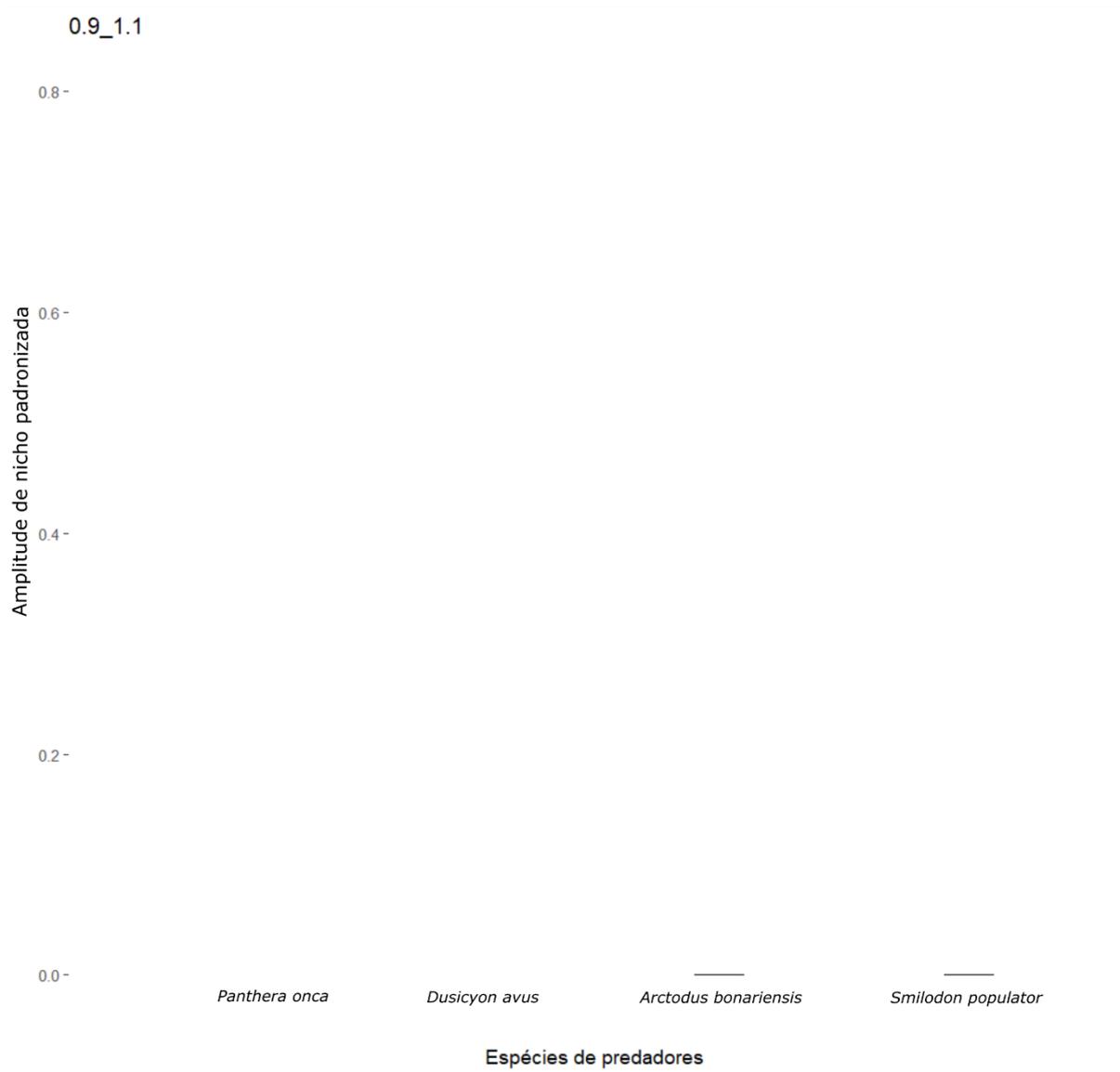


Fig. 8: Amplitude de nicho de predadores solitários com razão entre 0.9 e 1.1

#### 4.2. Cenário 2 (razão entre 0.5 e 1.1) (Fig. 9)

Quando incluímos um cenário em que predadores podem se alimentar de presas com até metade de seu tamanho, *D. avus* e *A. bonariensis* são capazes de consumir mais de uma classe de presas, com o primeiro possuindo maior amplitude de nicho. Já *P. onca* e *S. populator* consomem apenas uma classe de presa.

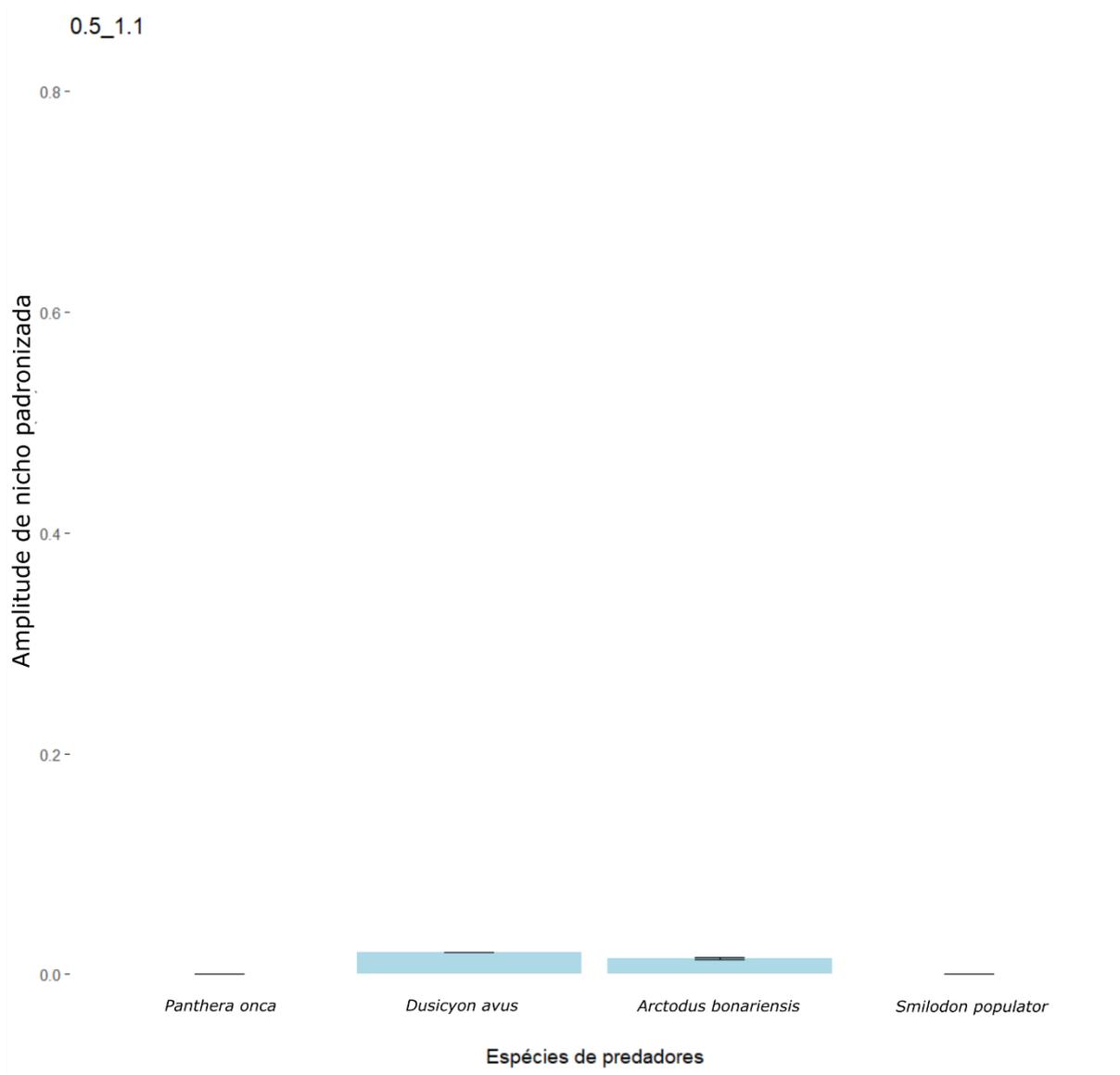


Fig. 9: Amplitude de nicho de predadores solitários com razão entre 0.5 e 1.1

#### 4.3. Cenário 3 (razão entre 1.1 e 2.0) (Fig.10)

Ao permitir que predadores consumam apenas presas maiores que si próprios, *P. onca* e *D. avus* consomem presas de diferentes classes, com o primeiro possuindo um nicho levemente mais amplo, enquanto *S. populator* e *A. bonariensis* possuem amplitude de nicho igual a 0, ou seja, não consomem mais de um tipo de classe de presa.

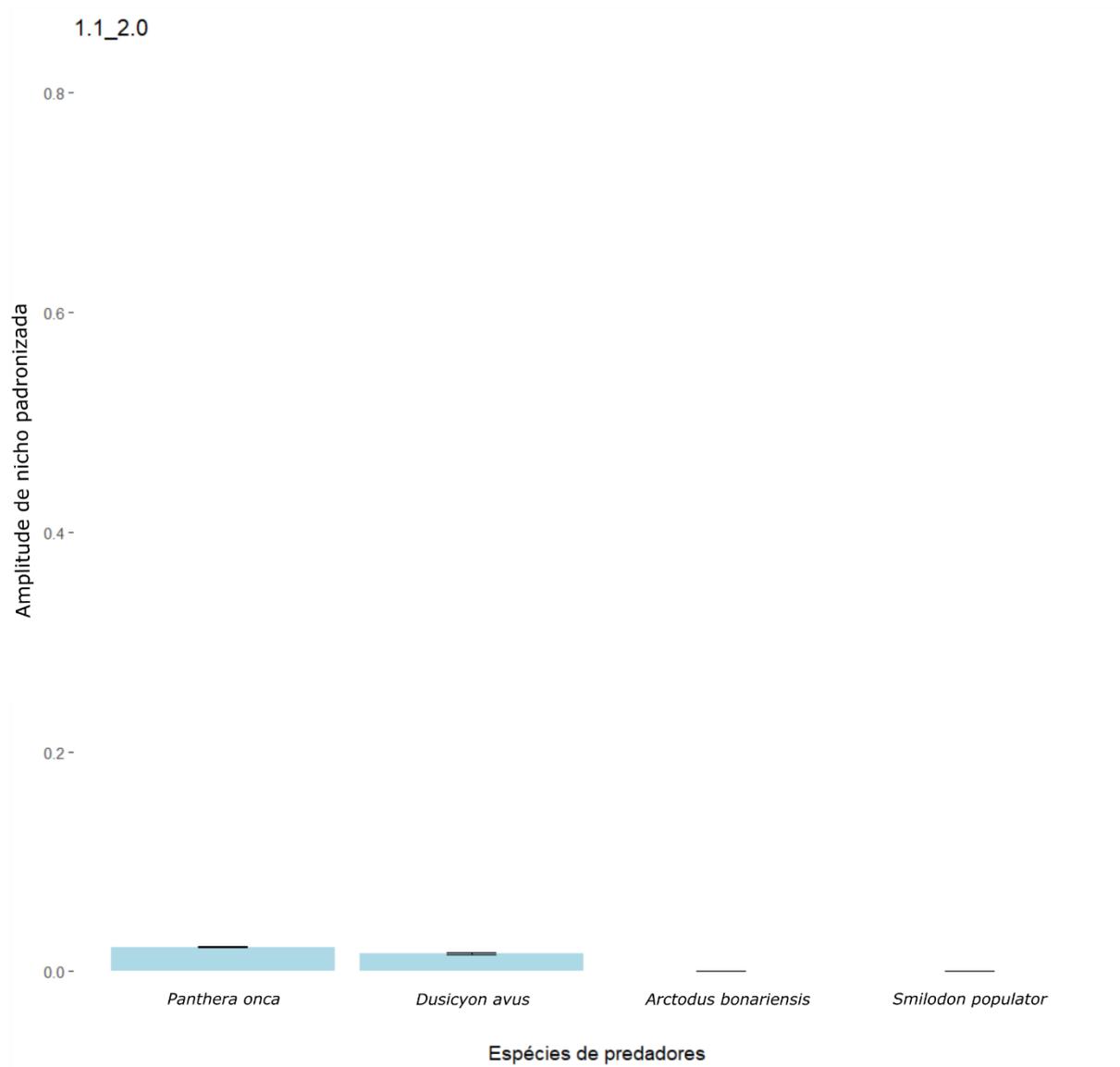


Fig. 10: Amplitude de nicho de predadores solitários com razão entre 1.1 e 2.0

#### 4.4. Cenário 4 (razão entre 0.5 e 2.0) (Fig. 11)

Ao permitir que predadores se alimentem de presas com o entre o dobro e a metade de seu tamanho, *D. avus* apresenta a maior amplitude de nicho, seguido por *P. onca* enquanto *S. populator* e *A. bonariensis* possuem nichos menores, mas consumindo mais de um tipo de presa.

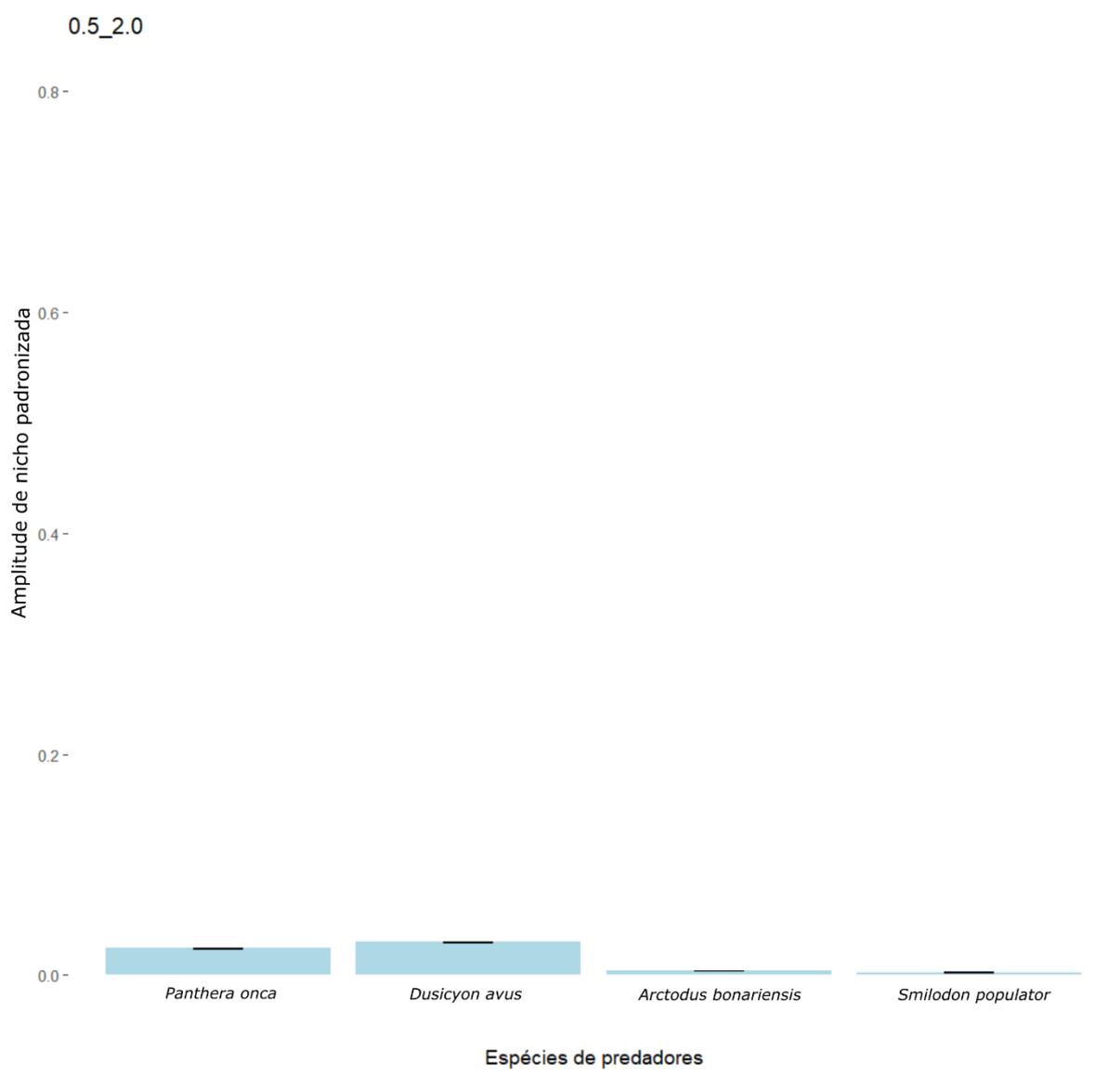


Fig. 11: Amplitude de nicho de predadores solitários com razão entre 0.5 e 2.0

#### 4.5. Cenário 5 (razão entre 0 e 1.1) (Fig. 12)

Neste cenário, as maiores amplitudes de nicho são registradas para cada um dos predadores, com *S. populator* apresentando o maior nicho entre os predadores, seguido por *A. bonariensis*, *P. onca* e *D. avus* respectivamente.

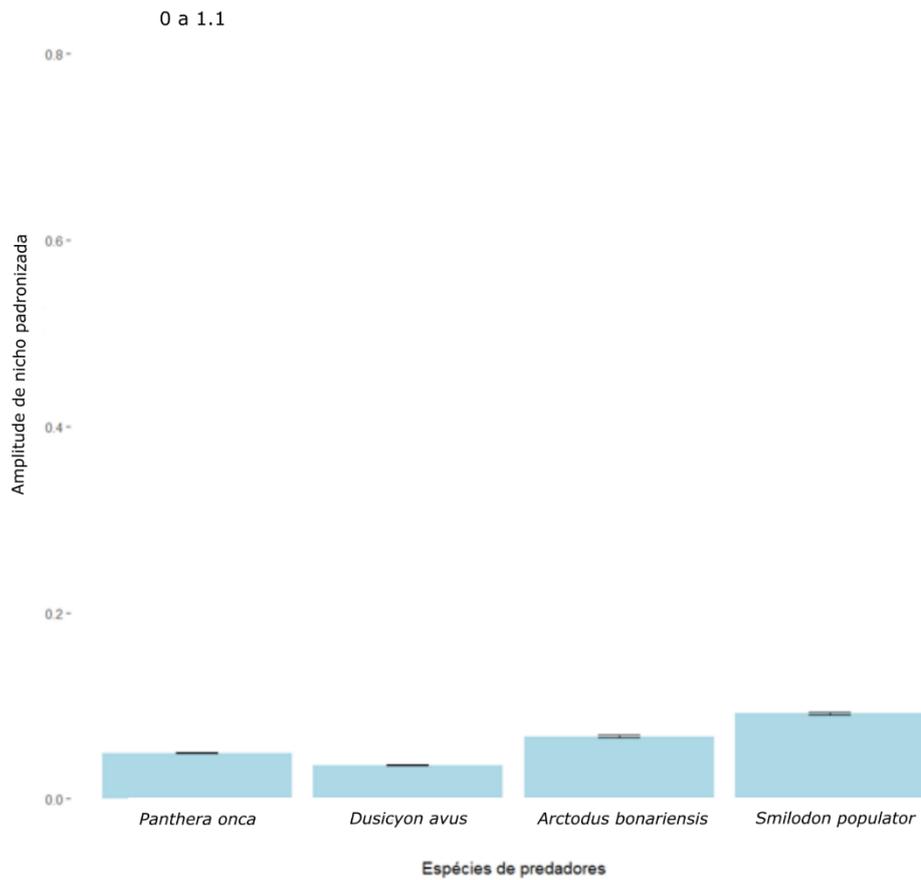


Fig. 12: Amplitude de nicho de predadores solitários com razão entre 0 e 1.1

#### 4.6. Cenário 6 (razão entre 0 e 2.0) (Fig. 13)

Neste caso, os dois menores predadores (*P. onca* e *D. avus*) apresentam os maiores nichos, enquanto *A. bonariensis* e *S. populator* os seguem com nichos pouco menores.

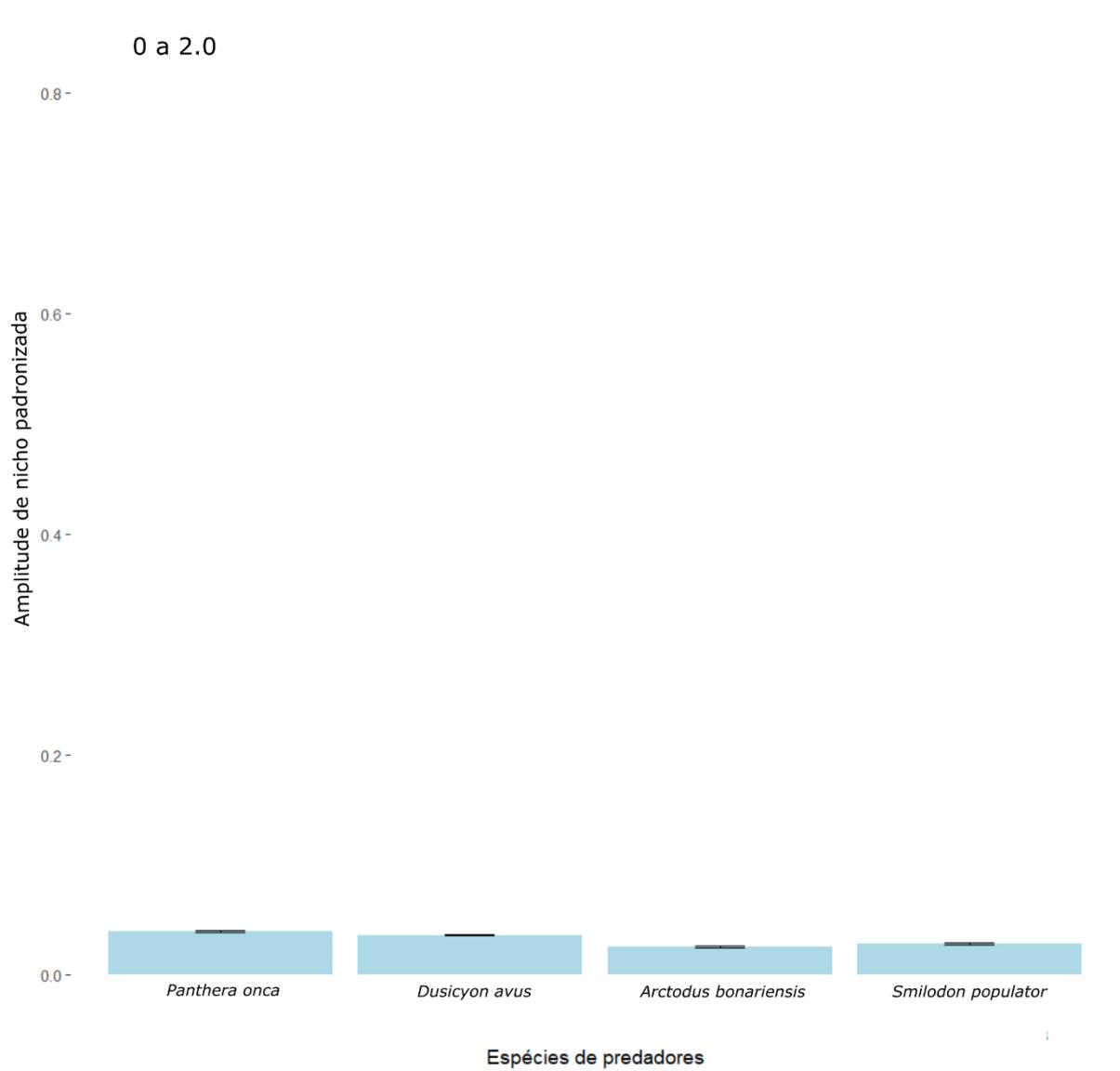


Fig. 13: Amplitude de nicho de predadores solitários com razão entre 0 e 2.0

## 5. Amplitude de nicho de predadores - caça com 5 indivíduos

### 5.1. Cenário 1 (razão entre 0.9 e 1.1) (Fig. 14)

Neste cenário, apenas *D. avus* e *Smilodon* seriam capazes de se alimentar, enquanto *P. onca* e *A. bonariensis* não conseguiriam consumir presa alguma.

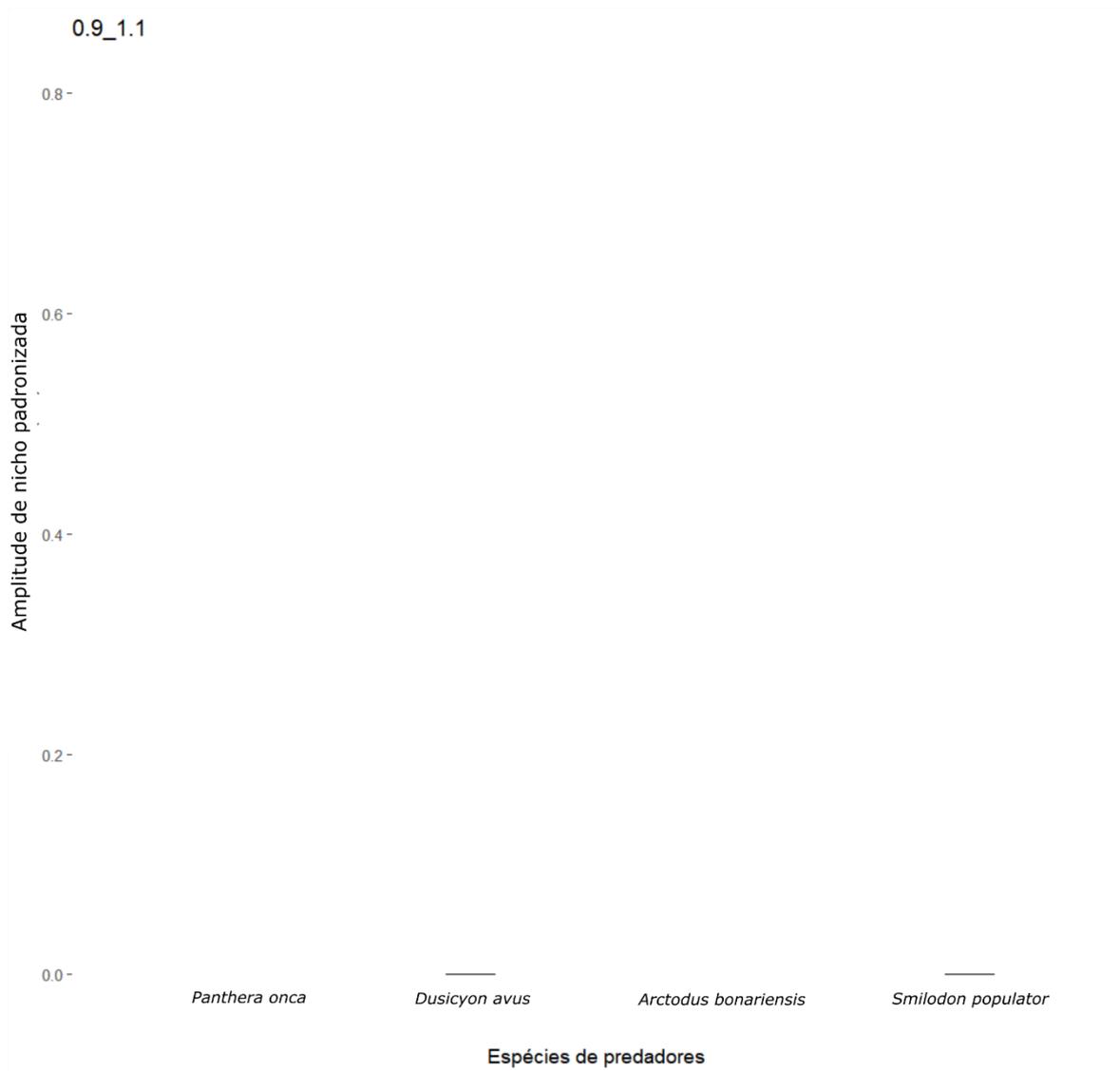


Fig. 14: Amplitude de nicho de predadores em grupos de 5 com razão entre 0.9 e 1.1

## 5.2. Cenário 2 (razão entre 0.5 e 1.1) (Fig. 15)

Nesta situação *P. onca* não seria capaz de se alimentar, enquanto *D. avus* e *S. populator* consumiram apenas um tipo de presa. Já *A. bonariensis* apresentou maior amplitude de nicho, sendo capaz de consumir mais de uma classe de presa.

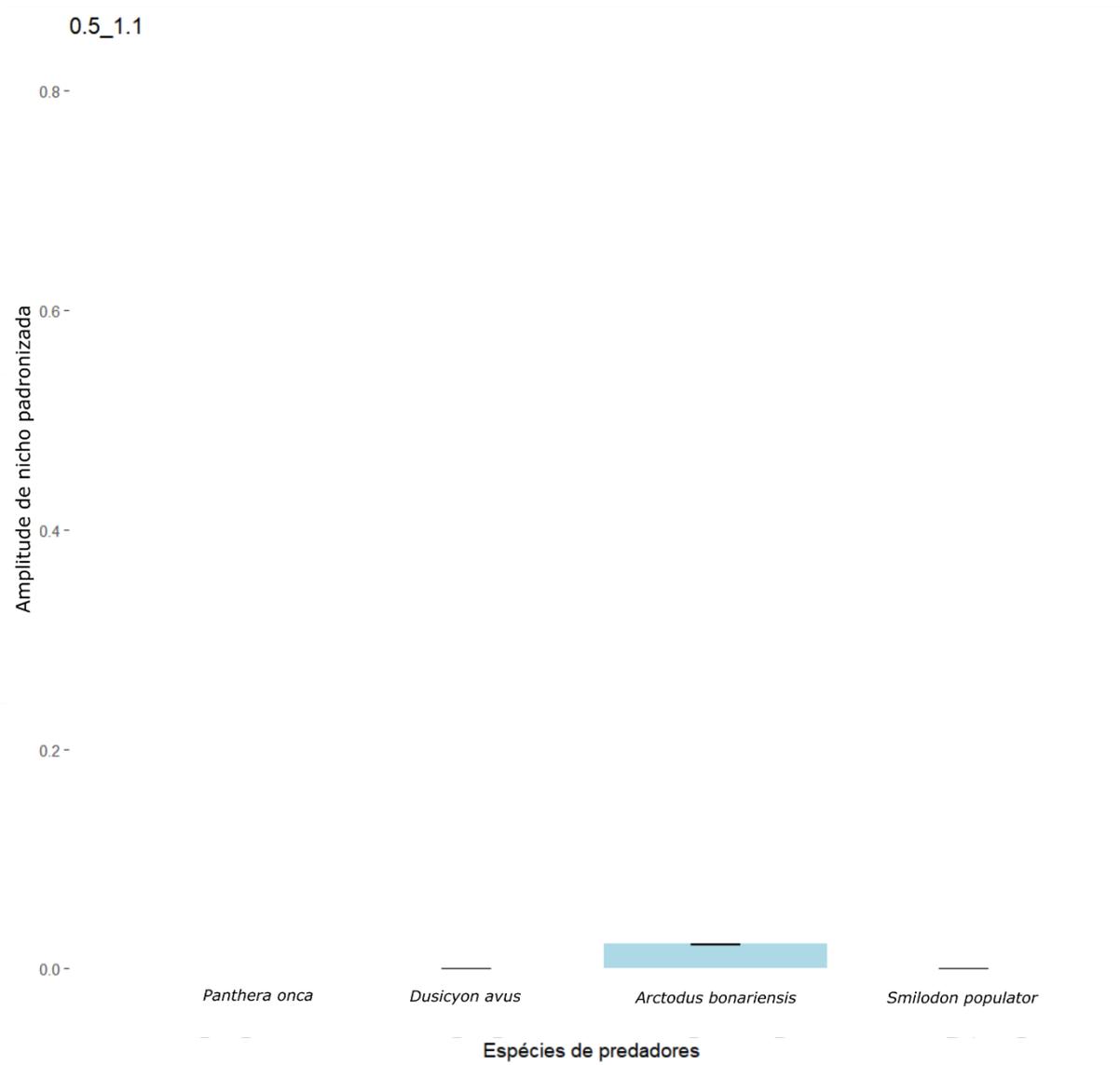


Fig. 15: Amplitude de nicho de predadores em grupos de 5 com razão entre 0.5 e 1.1

### 5.3. Cenário 3 (razão entre 1.1 e 2.0) (Fig. 16)

Ao ser permitido que grupos ataquem apenas animais maiores que eles, *P. onca* apresentou maior amplitude de nicho, sendo seguida por *S. populator*. Já *D. avus* não foi capaz de consumir mais de uma classe de presa enquanto *A. bonariensis* não conseguiu se alimentar.

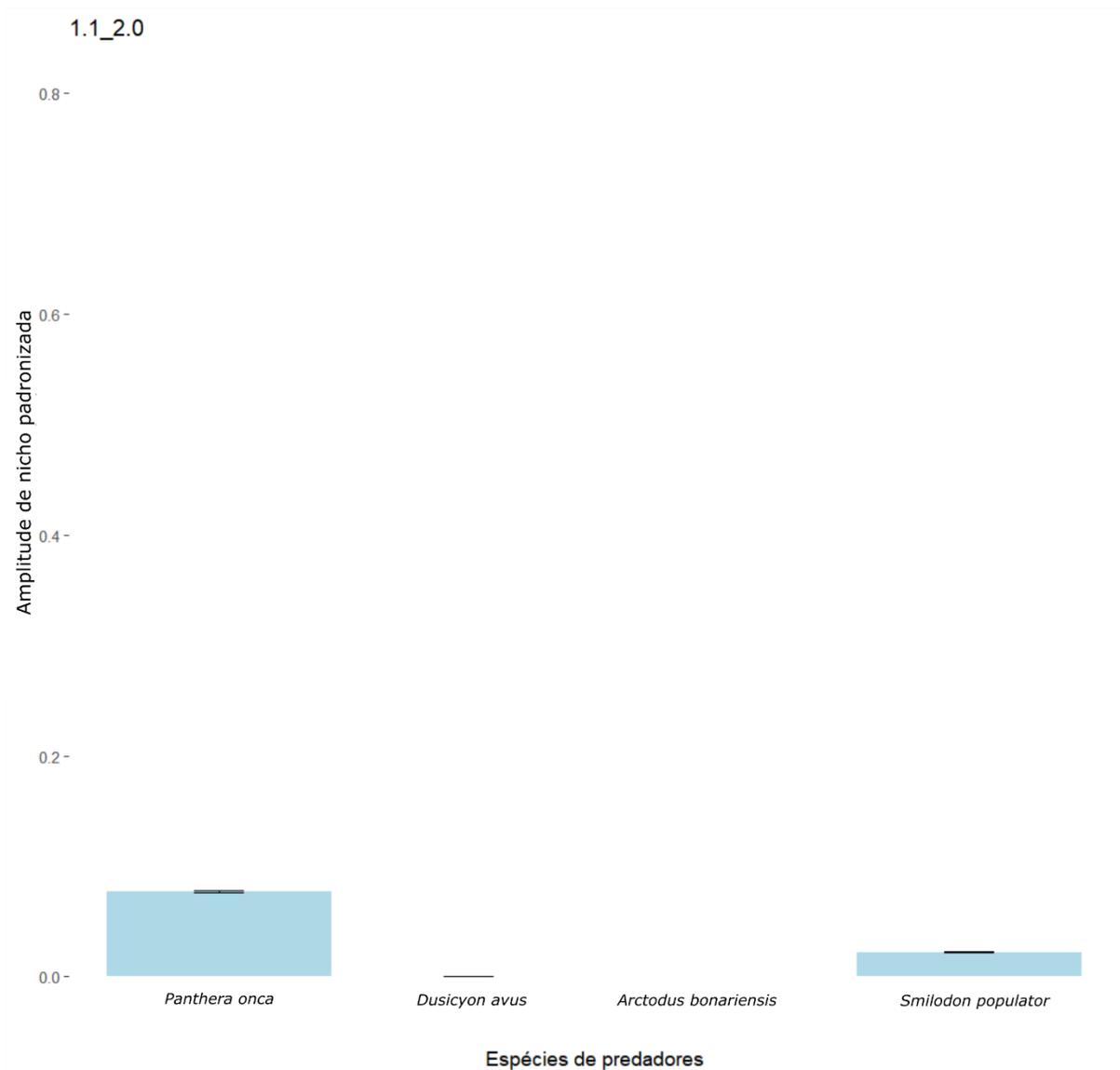


Fig. 16: Amplitude de nicho de predadores em grupos de 5 com razão entre 1.1 e 2.0

#### 5.4. Cenário 4 (razão entre 0.5 e 2.0) (Fig. 17)

Neste cenário, todos os grupos formados conseguiram obter alimento de classes diferentes, grupos formados por *P. onca* demonstraram maior abrangência de nicho, seguidos por *S. populator*. Já *D. avus* e *A. bonariensis* também foram capazes de consumir presas distintas, porém com menor sucesso em relação aos dois primeiros.

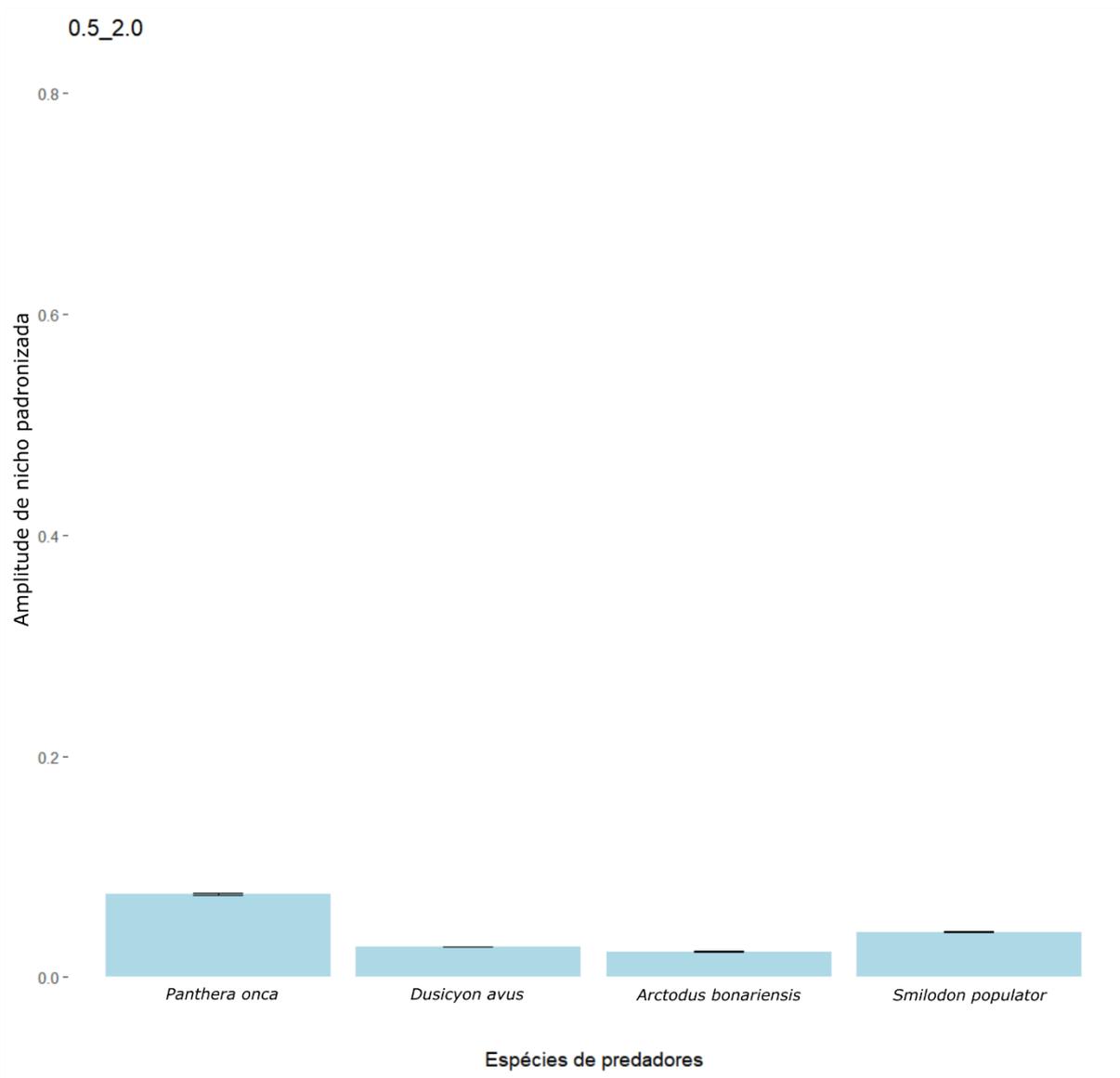


Fig. 17: Amplitude de nicho de predadores em grupos de 5 com razão entre 0.5 e 2.0

### 5.5. Cenário 5 (razão entre 0 a 1.1) (Fig. 18)

Neste cenário, *A. bonariensis* apresentou maior efetividade em alcançar nichos distintos, seguido por *S. populator*. Enquanto *P. onca* e *D. avus* obtiveram um sucesso um pouco menor em atingir diferentes classes de presas.

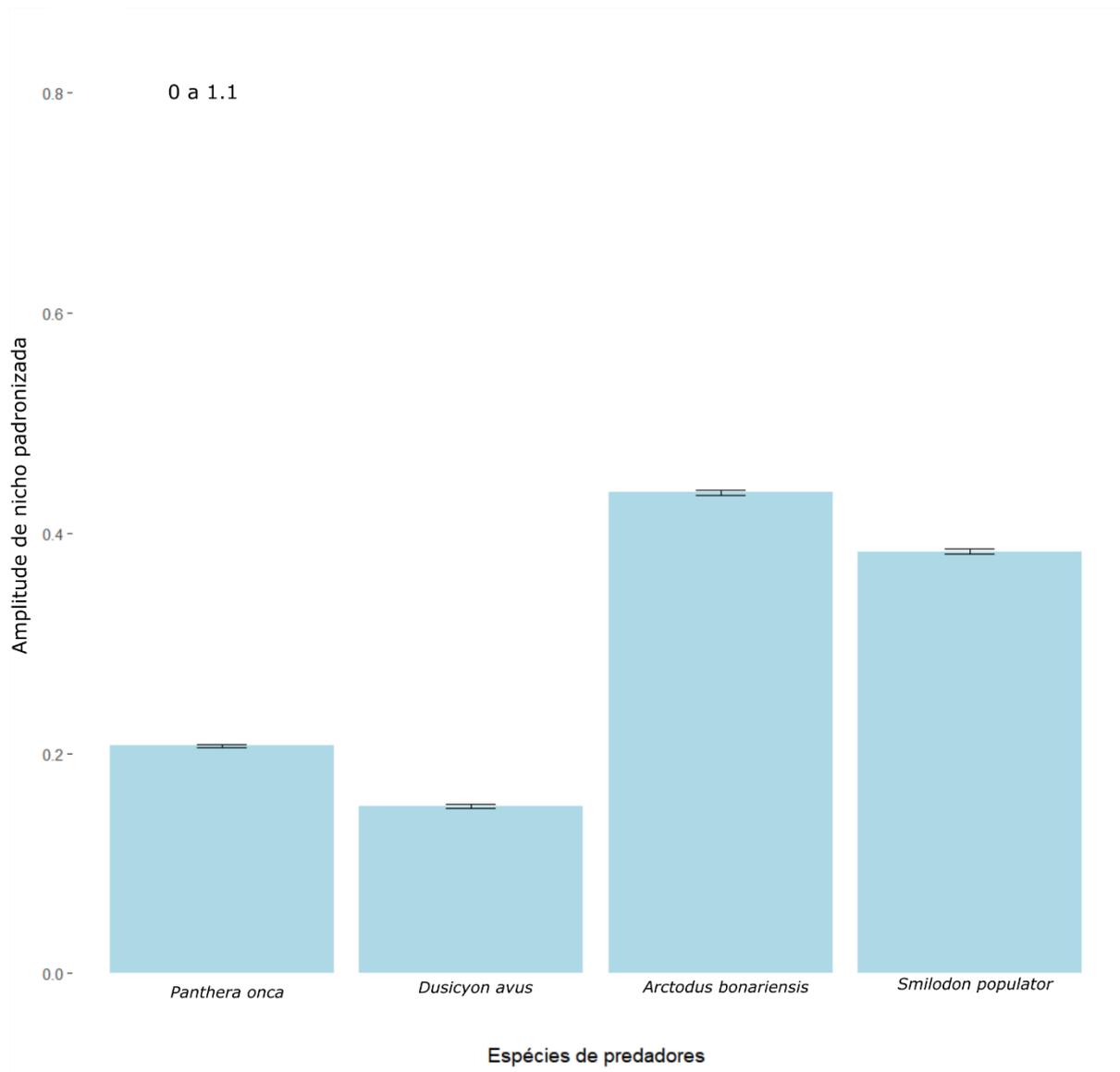


Fig. 18: Amplitude de nicho de predadores em grupos de 5 com razão entre 0 e 1.1

### 5.6. Cenário 6 (razão de 0 a 2.0) (Fig. 19)

Esta situação apresenta padrões semelhantes aos observados no cenário entre 0 e 1.1, apresentando apenas um pequeno incremento no tamanho dos nichos de cada espécie de predador.

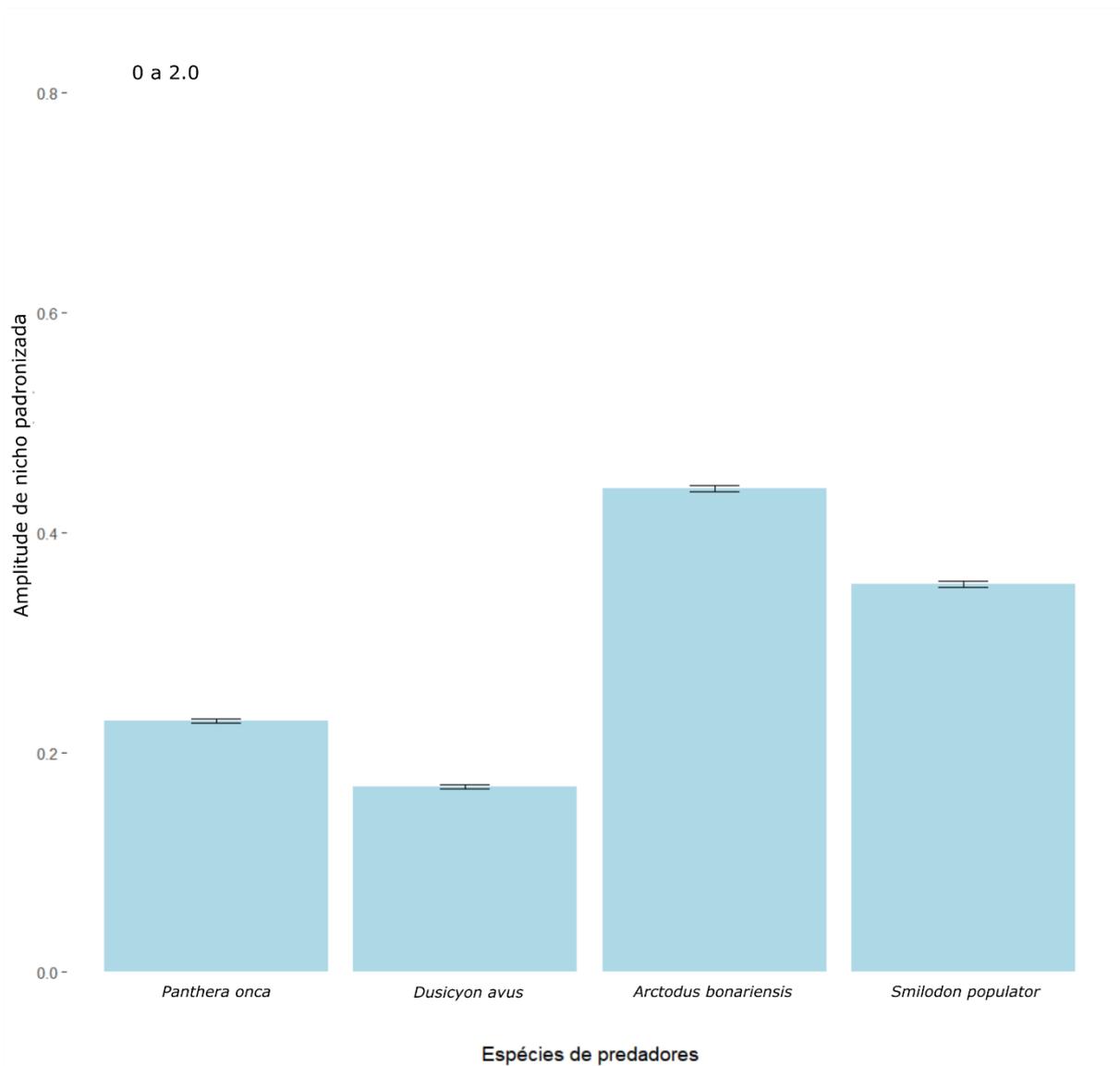


Fig. 19: Amplitude de nicho de predadores em grupos de 5 com razão entre 0 e 2.0

## 6. Amplitude de nicho de predadores - caça com 10 indivíduos

### 6.1. Cenário 1 (razão entre 0.9 e 1.1) (Fig. 20)

Neste cenário, apenas *P. onca* seria capaz de consumir presas de mais de uma classe, já *D. avus* consumiria apenas um tipo de presa. Enquanto *A. bonariensis* e *S. populator* não seriam capazes de se alimentar.

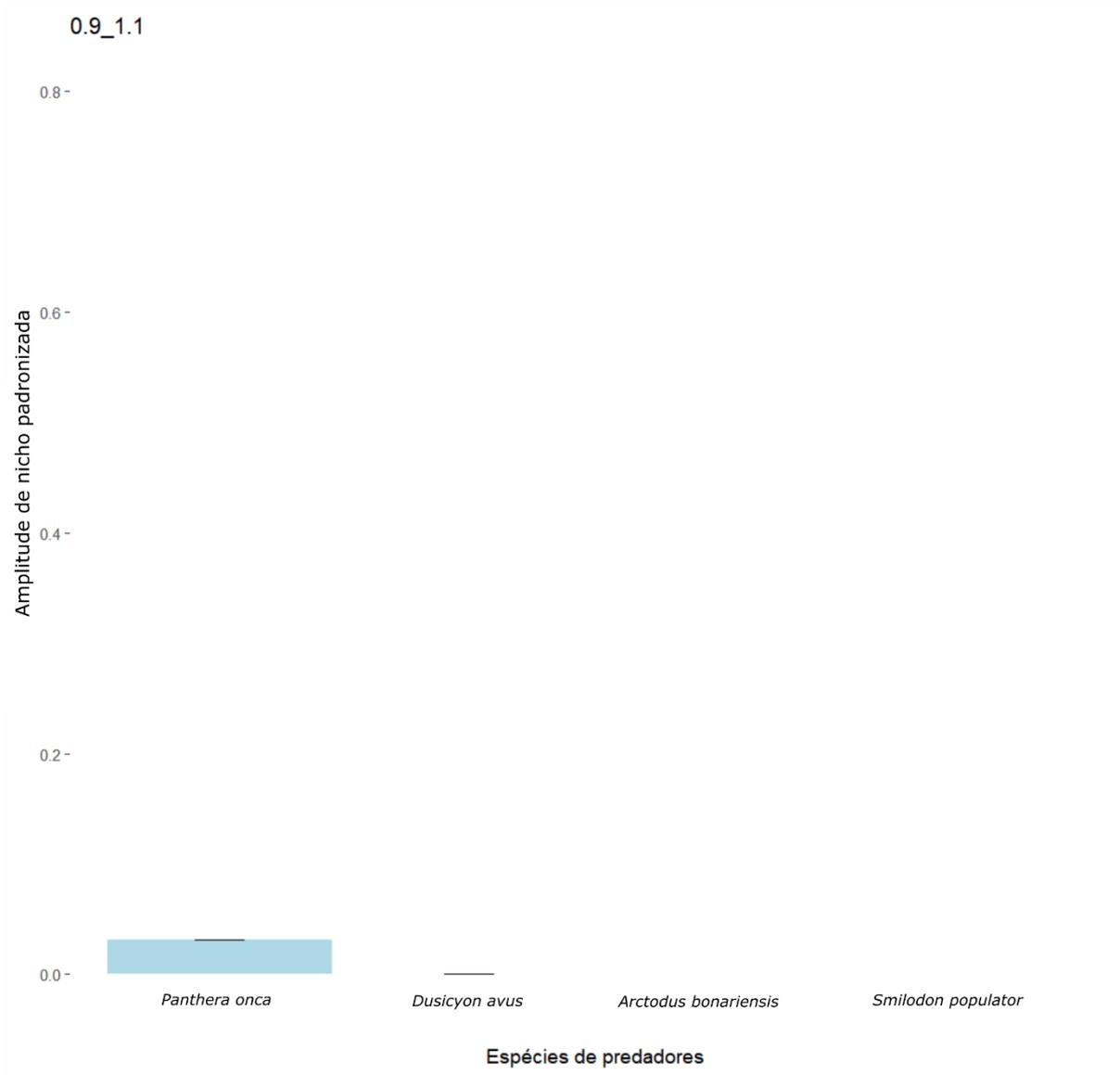


Fig. 20: Amplitude de nicho de predadores em grupos de 10 com razão entre 0.9 e 1.1

## 6.2. Cenário 2 (razão entre 0.5 e 1.1) (Fig. 21)

Nesta situação, um padrão semelhante ao visto no cenário entre 0.9 e 1.1 é apresentado, com *P. onca* consumindo mais de uma classe de presa, *D. avus* consumindo apenas um tipo e *S. populator* e *A. bonariensis* não sendo capazes de se alimentar.

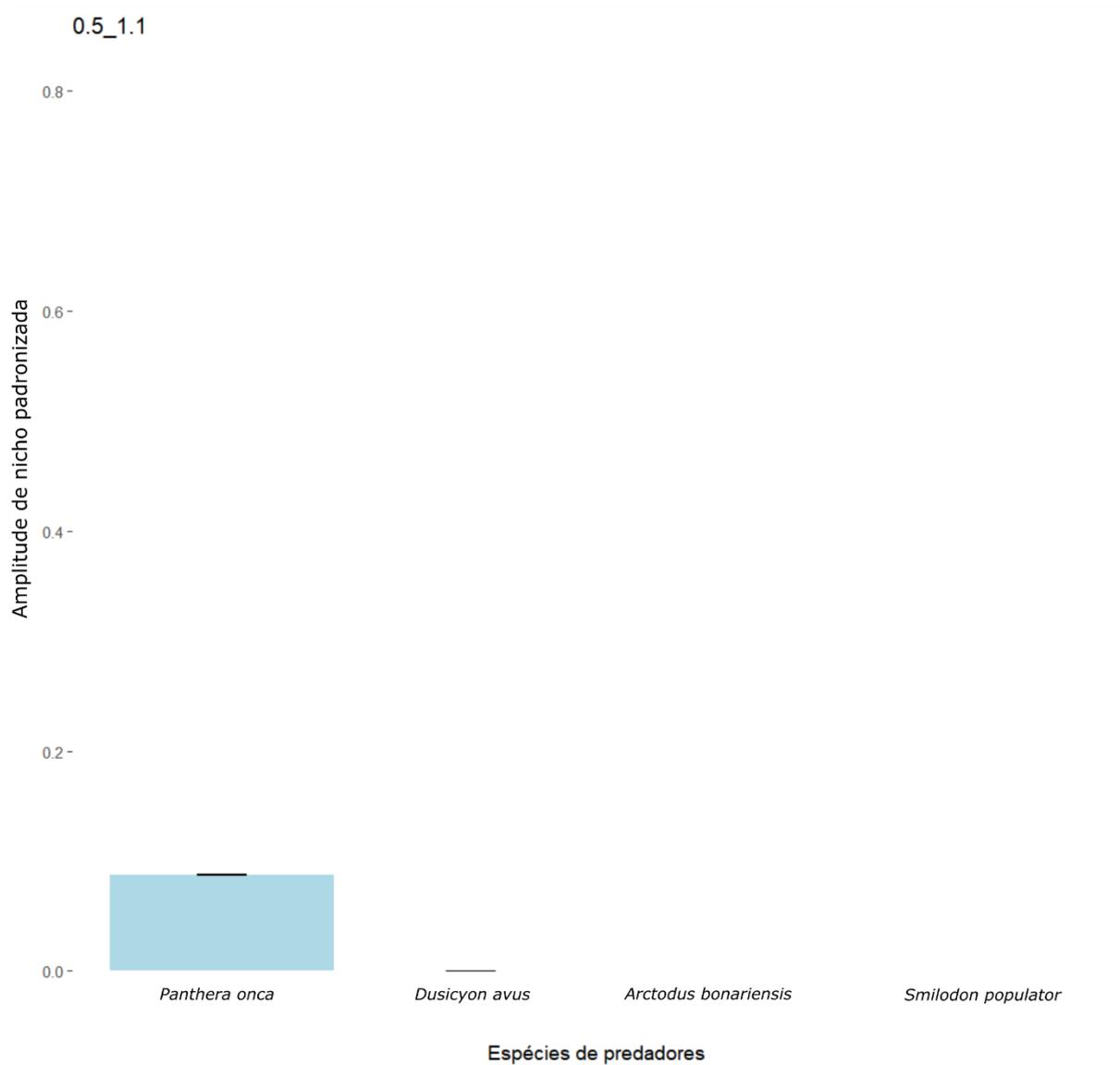


Fig. 21: Amplitude de nicho de predadores em grupos de 10 com razão entre 0.5 e 1.1

### 6.3. Cenário 3 (razão entre 1.1 e 2.0) (Fig. 22)

Neste cenário, *P. onca* e *D. avus* apresentam amplitudes de nicho elevadas, já grupos de *S. populator* e *A. bonariensis* não conseguiram se alimentar.

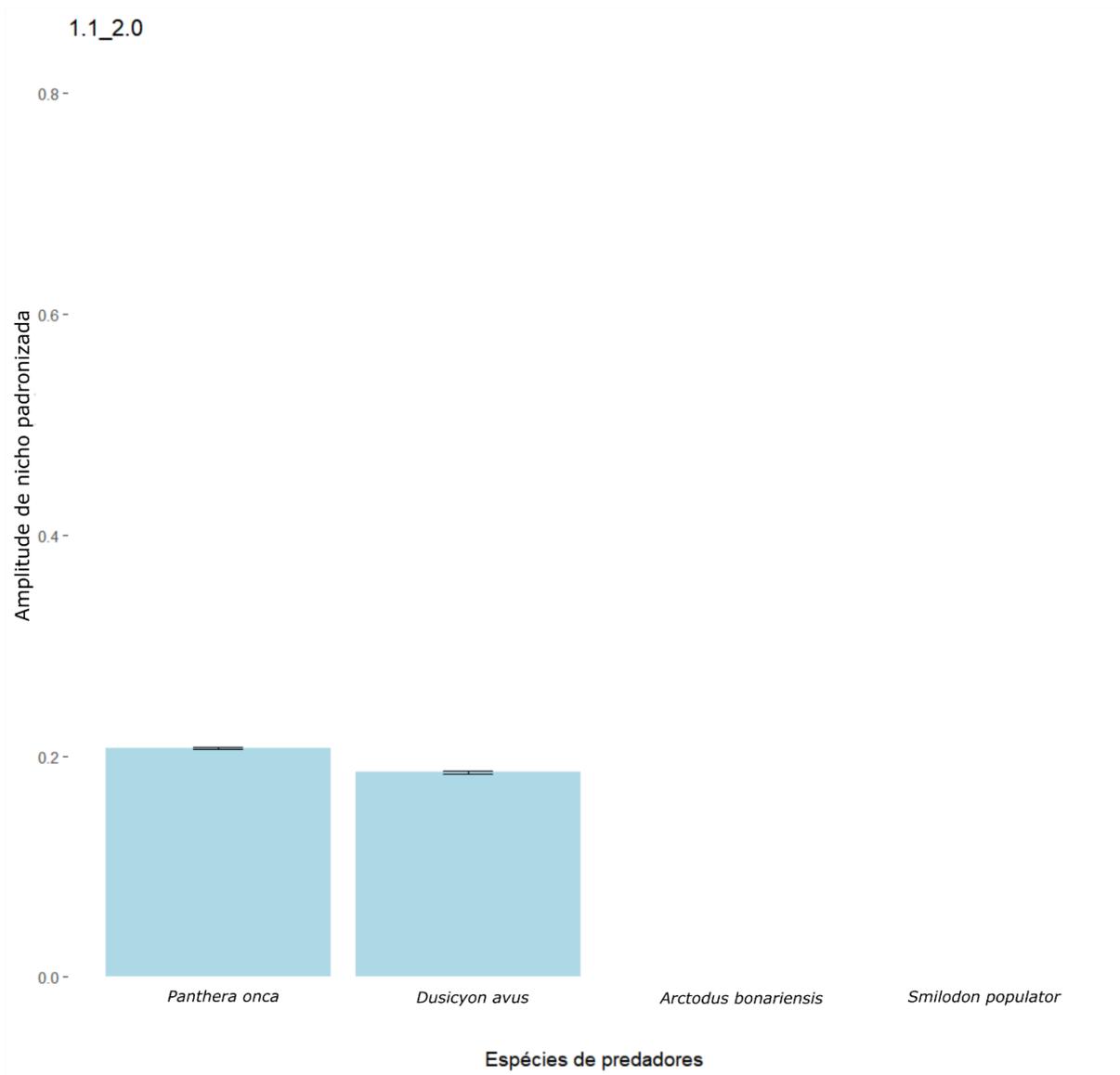


Fig. 22: Amplitude de nicho de predadores em grupos de 10 com razão entre 1.1 e 2.0

#### 6.4. Cenário 4 (razão entre 0.5 e 2.0) (Fig. 23)

Nesta situação, observa-se um padrão semelhante ao observado no cenário entre 1.1 e 2.0, com *P. onca* atingindo maiores nichos, seguida por *D. avus*. Já *A. bonariensis* e *S. populator* não foram capazes de obter alimentos.

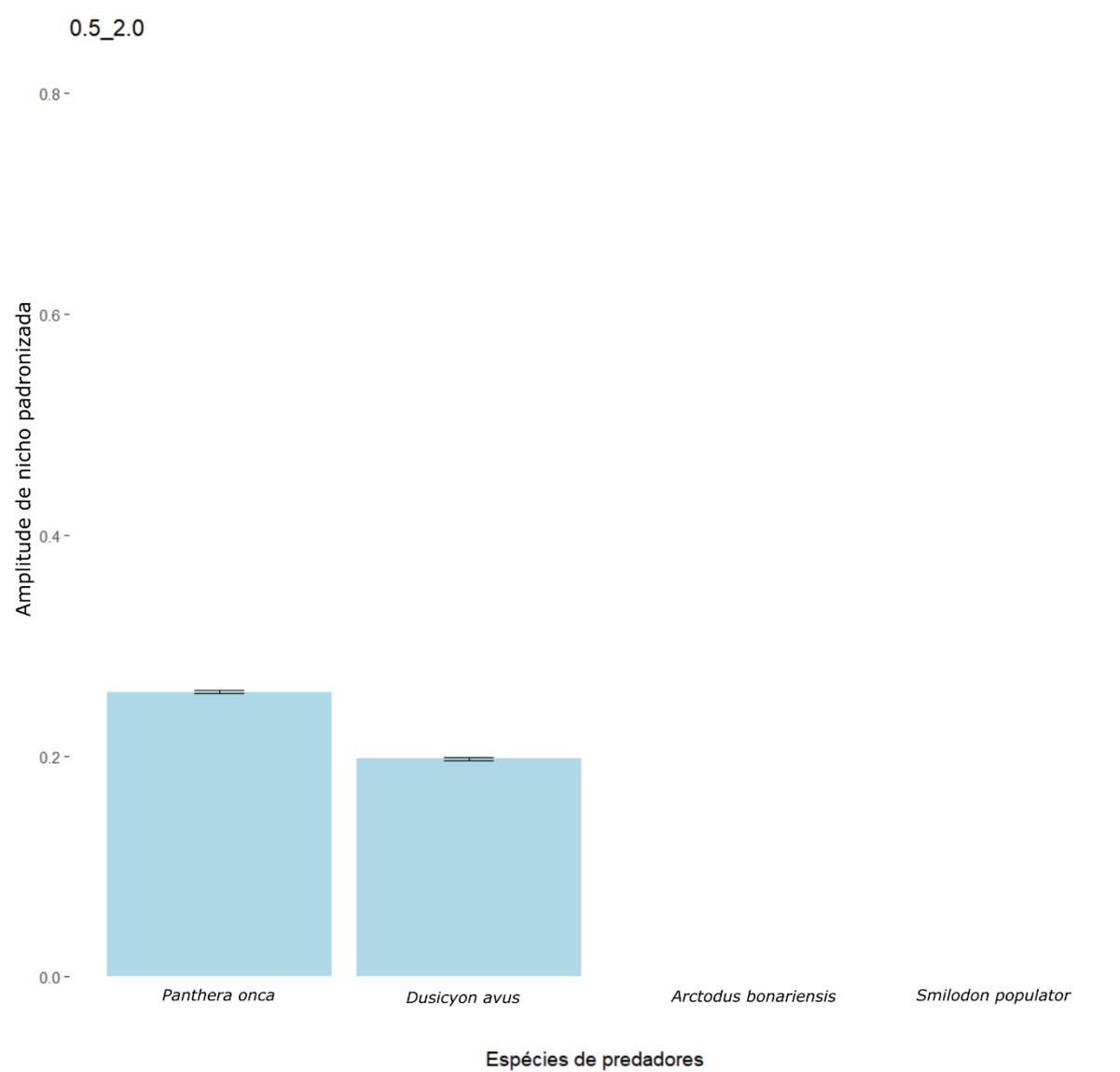


Fig. 23: Amplitude de nicho de predadores em grupos de 10 com razão entre 0.5 e 2.0

### 6.5. Cenário 5 (razão entre 0 e 1.1) (Fig. 24)

Nesta situação, todos os quatro predadores apresentam altas amplitudes de nichos, com *A. bonariensis* e *S. populator* atingindo a maioria das classes de presas. Já *P. onca* e *D. avus* atingiram valores menores, porém, superiores a maioria das situações anteriores.

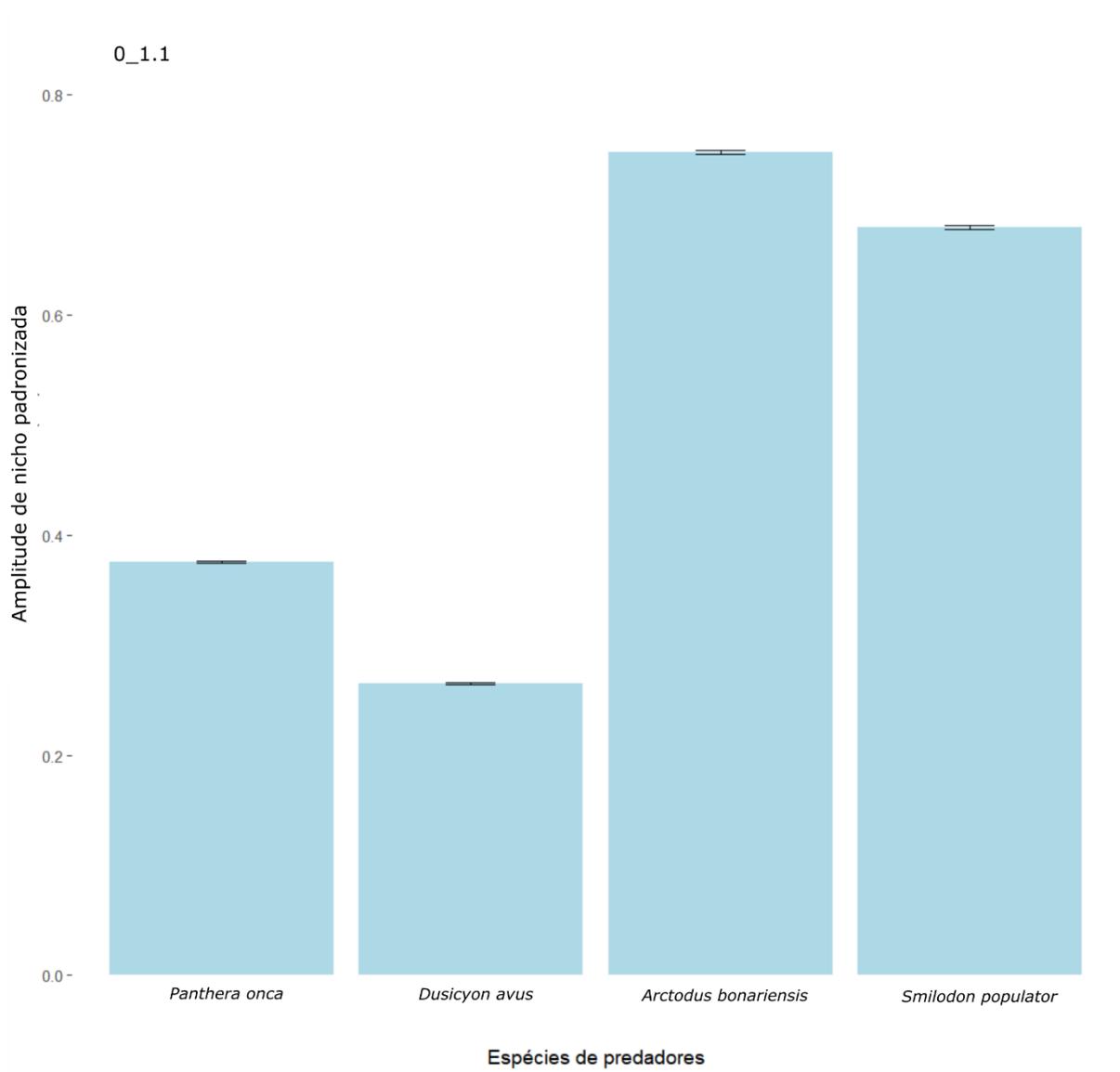


Fig. 24: Amplitude de nicho de predadores em grupos de 10 com razão entre 0 e 1.1

### 6.6. Cenário 6 (razão entre 0 e 2.0) (Fig. 25)

Nesta situação, repete-se o padrão apresentado no cenário entre 0 e 1.1, com amplitudes levemente maiores para *P. onca* e *D. avus* em relação à situação prévia. Já *S. populator* e *A. bonariensis* obtiveram a mesma amplitude de nicho apresentada anteriormente no cenário 5.

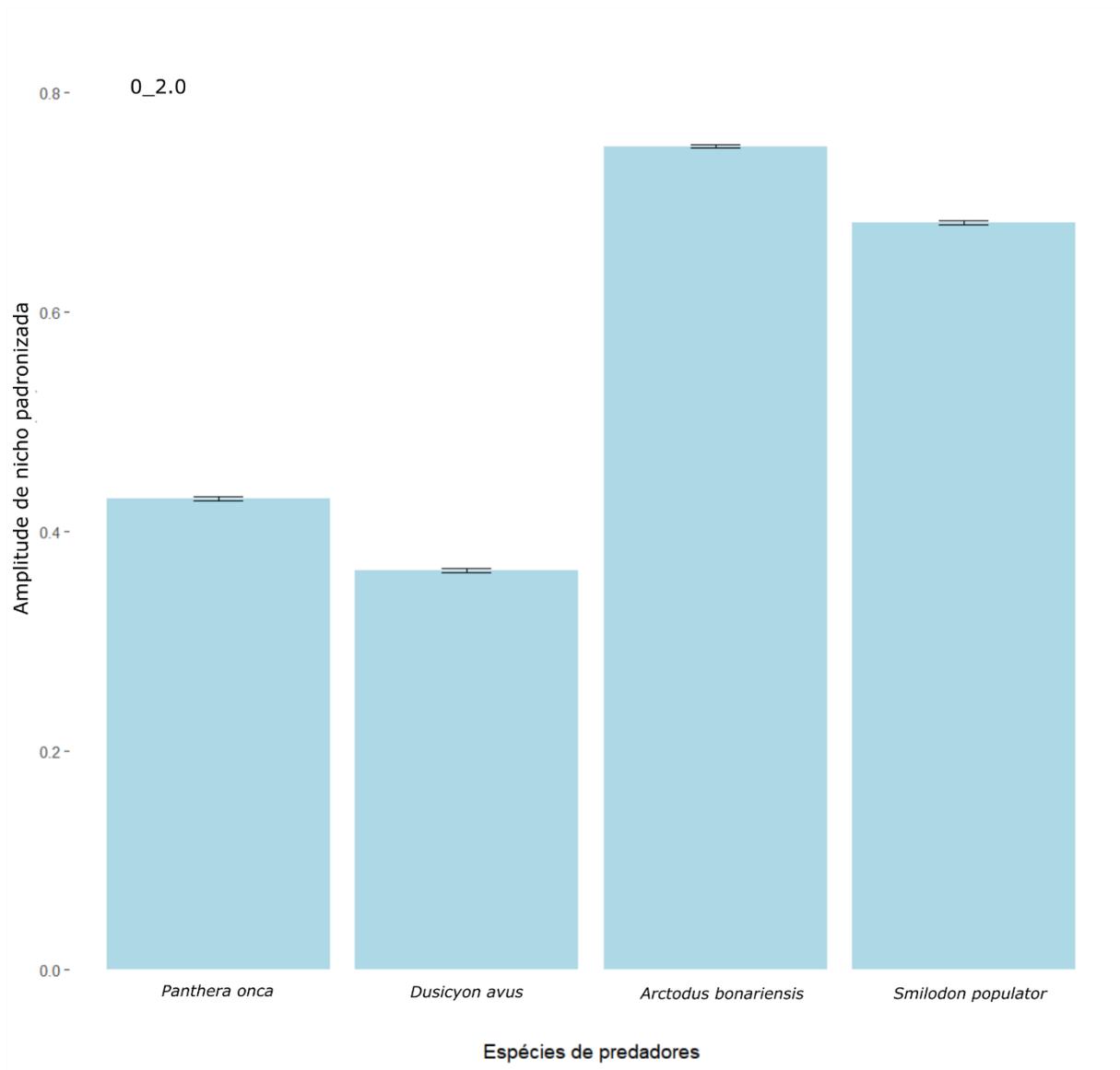


Fig. 25: Amplitude de nicho de predadores em grupos de 10 com razão entre 0 e 2.0

## DISCUSSÃO

Aqui, comparamos taxas de mortalidades de herbívoros e a influência de diferentes amplitudes de nicho de carnívoros dentro de diversas situações, tais como: formações de grupos e influência das alterações nos limites tamanho possíveis de serem consumidos por predadores.

Nota-se que, ao serem caçados individualmente com a maior das restrições (0.9 a 1.1), grandes herbívoros não estariam sofrendo com grandes taxas de mortalidade, já que os predadores não possuem o tamanho necessário para tal. Indicando assim, preferência por presas menores, enquanto outros acabariam morrendo. Ao tornarmos os predadores mais generalistas, registra-se alguns eventos de predação para as classes maiores, indicando que, possivelmente em decorrência da competição por presas pequenas, alguns carnívoros estariam sendo forçados a eventualmente atacar presas grandes. Dentre espécies atuais, o leão-da-montanha (*Puma concolor*), leopardo (*Panthera pardus*), jaguar (*P. onca*) e o tigre (*P. tigris*) caçam animais maiores que eles de forma solitária, e alguns mustelídeos são capazes de predação presas maiores que si mesmos (Gittleman, 1989). Porém, em todas as situações, os maiores herbívoros são raramente atacados por caçadores individuais.

Já quando predadores formam grupos de cinco indivíduos, estes, apenas atacam presas pequenas em situações que são permitidas o consumo de presas com metade ou menos que a biomassa total do grupo. Em todos os demais casos mais restritos quanto a presas menores, estas não são consumidas. Quanto às presas de maior tamanho, estas sofrem maiores taxas de predação comparadas ao cenário com um caçador solitário, indicando que embora não seja a única alternativa, esta começa a se tornar algo possível dentro da assembleia.

Em um último caso, com bandos de 10 indivíduos, ao se restringir os limites de tamanho da presa, os predadores se saciam ao comer presas medianas (classe 3), o mesmo acontece ao se permitir que predadores consumam apenas herbívoros com o dobro de seu tamanho, o que pode indicar que, neste caso, os grupos encontraram alimento suficiente na terceira classe. Enquanto, nos demais cenários, as mortalidades tendem a se distribuir igualmente, indicando maior diversidade nas presas consumidas. A explicação mais comum para grupos em predadores grandes

é que isto permite maiores possibilidades quanto a quantidade, diversidade e tamanho das presas (Eisenberg, 1989, Schaller, 1972, Caraco e Wolf 1975). Leões africanos solitários raramente atacam búfalos adultos (*Syncerus caffer*), mas frequentemente o fazem em grupos (Schaller, 1972), não se pode negar que viver em grupo traz benefícios ao caçar presas grandes (Gittleman, 1989).

Quando abordamos amplitude de nicho de predadores, com a restrição de 0.9 a 1.1, em todos os cenários existem predadores incapazes de se alimentar. Assim, esta Assembleia, não favoreceria a possibilidade de todos os predadores serem especialistas nesta análise.

Quando predadores atacam de forma solitária, estes alcançam maior diversidade de presas quando é permitido que consumam apenas presas menores que eles, independentemente do seu tamanho. Isto é bem documentado em *P. onca*, que apresenta em sua dieta, animais de tamanhos diversos, e não dependem de presas grandes para sobreviver (González, 2002)

Já em grupos de 5 e 10 indivíduos, dois cenários se apresentam como ótimos em termos de possibilidades de presas, sendo estes os dois que não possuem limitações quanto a presas pequenas. Enquanto um cenário entre 0.5 e 1.1 não seria capaz de sustentar populações de *P. onca* atacando com 5 indivíduos, nem *S. populator* e *A. bonariensis* com 10 indivíduos cooperando entre si para obter alimento.

## CONCLUSÃO

Nota-se que, para a Formação Luján, as melhores estratégias de predação para caçadores solitários são aquelas em que estes teriam hábitos generalistas em relação ao tamanho da presa. Também é indicado que essa Assembleia não comportaria caçadores solitários com hábitos especialistas, e grupos de caçadores seriam favorecidos, desde que apresentem hábitos generalistas. Enquanto grandes presas normalmente deveriam ser atacadas em grupos, com pequenas exceções devido à competição. Este estudo demonstra o potencial da utilização de modelos computacionais na elucidação de relações ecológicas em faunas extintas.

## REFERÊNCIAS

- ARAUJO, B. B. A. et al. Bigger kill than chill: The uneven roles of humans and climate on late Quaternary megafaunal extinctions. **Quaternary International**, v. 431, p. 216–222, 2015.
- BARNOSKY, A. D. Megafauna biomass tradeoff as a driver of quaternary and future extinctions. **In the Light of Evolution**, v. 2, p. 227–242, 2008.
- BEKOFF, M.; DANIELS, T. J.; GITTLEMAN, J. L. Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores. **Annual review of ecology and systematics**. Vol. 15, p. 191–232, 1984.
- CARACO, T.; WOLF L. L. "Ecological determinants of group sizes of foraging lions." **The American Naturalist** 109.967 (1975): 343-352.
- CLAUSS, M. et al. A case of non-scaling in mammalian physiology? Body size, digestive capacity, food intake, and ingesta passage in mammalian herbivores. **Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology**, v. 148, n. 2, p. 249–265, 2007.
- CODRON, D.; CARBONE, C.; CLAUSS, M. Ecological interactions in dinosaur communities: influences of small offspring and complex ontogenetic life histories. **PloS one**, v. 8, n. 10, 2013.
- CODRON, D., et al. Within-population isotopic niche variability in savanna mammals: disparity between carnivores and herbivores. **Frontiers in Ecology and Evolution** 4 (2016): 15.
- CODRON, J. et al. Predator–prey interactions amongst Permo-Triassic terrestrial vertebrates as a deterministic factor influencing faunal collapse and turnover. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 30, n. 1, p. 40–54, 2017.
- COHEN, J. E.; THOMAS, J.; CARPENTER, S. R. Food Webs, Body Size, and Species Abundance in Ecological Community Description. **Advances in Ecological Research**, v. 36, n. 4, p. 1–84, 2005.
- Dillon C., A., Rabassa, J., 1985. Miembro La Chumbiada, Formación Luján (Pleistoceno, provincia de Buenos Aires): Una nueva unidad estratigráfica del valle del Río Salado. **Primeras Jornadas Geológicas Bonaerenses**, Resúmenes, 27 pp.
- FARIÑA, R. A. Trophic relationships among Lujanian mammals. **Evolutionary Theory**, v. 11, n. 1839, p. 125–134, 1996.

FORASIEPI, A., MARTINELLI A. *Bestiario fósil: mamíferos del pleistoceno de la Argentina*. **Albatros**, 2007.

GITTLEMAN, John L. *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. **Springer Science & Business Media**, 1989.

GONZÁLEZ, C. A. L.; MILLER, B. J. Do jaguars (*Panthera onca*) depend on large prey? **Western North American Naturalist**, v. 62, n. 2, p. 218–222, 2002.

GRAYSON, D. K. Holocene underkill. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, n. 11, p. 4077–4078, 2008

HENDRIKS, A. J.; MULDER, C. Scaling of offspring number and mass to plant and animal size: Model and meta-analysis. **Oecologia**, v. 155, n. 4, p. 705–716, 2008.

LEVINS, R. *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. No. 2. **Princeton University Press**, 1968.

PROTHERO, D. R., ROBERT H. D. *Evolution of the Earth*. McGraw-Hill Science, **Engineering & Mathematics**, 2004.

Schaller, G. B. 1972. *The Serengeti Lion: A Study of Predator-Prey Relations*. Chicago: **Univ. Chicago Press**.

TONNI, E. P. et al. New radiocarbon chronology for the Guerrero Member of the Luján Formation (Buenos Aires, Argentina): Palaeoclimatic significance. **Quaternary International**, v. 109–110, p. 45–48, 2003.

Wyman, J. The jackals of the Serengeti. *Animals* 10:79-83. Zimen, E. (ed.) 1980. *The Red Fox*. The Hague: Dr. W. Junk, 1967.