

MODELOS ECOLÓGICOS E EXTINÇÃO DA MEGAFUNA NO PLEISTOCENO

JOSÉ ALEXANDRE FELIZOLA DINIZ FILHO*

ABSTRACT

The extinction of megafauna in the end of Pleistocene has been traditionally explained by environmental changes or overexploitation by human hunting (overkill). Despite difficulties in choosing between these alternative (and not mutually exclusive) scenarios, the plausibility of overkill hypothesis can be established by ecological models of predator-prey interactions. In this paper, we developed a macroecological model for overkill hypothesis, in which prey population dynamic parameters, including abundance, geographic extent and food supply for hunters, were derived by empirical allometric relationships with body mass. The final output correct predicts the final destiny (survival or extinction) for 73% of the species, a value only slight smaller than those obtained by more complex models based on more detailed archaeological and ecological data for each species. This illustrated the high selectivity of Pleistocene extinction in relation to body mass and gives more plausibility for the overkill scenario.

* Professor Titular em Ecologia & Evolução Animal, Laboratório de Ecologia Teórica & Síntese, DBG/ICB/UFG. Cx.P. 131, 74.001-970, Goiânia, GO. E-mail: diniz@icb1.ufg.br

INTRODUÇÃO

O balanço entre os processos de origem de novas espécies (especiação) e extinção regula, em última instância, a biodiversidade em diferentes escalas espaciais (RAUP 1991; BEISSINGER 2000). Deste modo, esses dois processos são fundamentais para a compreensão da evolução e ocorrem continuamente ao longo do tempo. Entretanto, desde o século XVIII, os paleontólogos e biólogos evolutivos perceberam que, eventualmente, ocorrem grandes eventos de extinção em pequenos intervalos de tempo, as chamadas extinções em massa (WARD 1997a). Esses processos chamam atenção pela necessidade básica de novos mecanismos ecológicos/evolutivos, normalmente de caráter catastrófico, que devem ser invocados para explicá-los (RAUP 1991). O exemplo mais bem conhecido e estudado é a extinção em massa no final do Cretáceo (o limite K/T), que eliminou os dinossauros e cerca de 60-70% da fauna existente na época e que hoje é quase inequivocamente atribuída a um impacto extra-terrestre de grandes proporções (RAUP 1991; WARD 1997a; POPE et al. 1998).

A identificação das extinções em massa é controversa, mas normalmente são reconhecidos 5 grandes eventos na história da Terra. A extinção dos grandes mamíferos (e algumas grandes aves) no final do período Pleistoceno, entre 50.000 e 10.000 anos atrás, normalmente não é considerada um desses grandes eventos, já que está praticamente restrita a esses grupos (RAUP 1991). Entretanto, a extinção do final do Pleistoceno tem sido amplamente discutida e ardorosamente debatida basicamente por uma única razão: o possível envolvimento direto do *Homo sapiens* na extinção da megafauna.

A hipótese da sobrematança (*overkill*) foi proposta originalmente por Paul Martin em 1967, e está baseada inicialmente na coincidência entre a expansão geográfica do *H. sapiens* e a extinção da megafauna (WARD 1997a,b). Principalmente na América do Norte, Paul Martin desenvolveu um modelo conhecido como *Blitzkrieg* (“guerra-relâmpago”), no qual uma frente de expansão de caçadores humanos com densidade de 40 hab/km², com tecnologia de caça altamente eficiente, avançou em direção ao sul, proveniente da região da Beringia, eliminando no caminho a megafauna e deixando atrás de si populações menos densas, na ordem de 4 hab/km² (BROWN & LOMOLINO 1998). Em resumo, a hipótese original da sobrematança está baseada principalmente

em três aspectos: 1. Há uma coincidência entre as datas de chegada do *H. sapiens* nessas regiões e a extinção da megafauna e, ao contrário do que ocorreu nos outros eventos de extinção em massa, não há uma simultaneidade dos eventos de extinção nas diferentes partes do mundo; 2. A extinção do final do Pleistoceno está muito concentrada em animais de grande porte e; 3. Há, na América e em todas as regiões do mundo, evidências arqueológicas que mostram concentração das atividades de caça nos grandes mamíferos (e aves, principalmente na Austrália e Nova Zelândia).

Segundo MARSHALL (1988), os efeitos de sobrematança criados pelo Homem podem ser classificados em 3 tipos básicos:

- I. Frente de caça** (*Blitzkrieg*), o modelo original de Paul Martin, no qual uma frente de expansão de caçadores elimina a megafauna por caça direta;
- II. Sobrematança inovativa** (*Innovated overkill*)– onde o Homem, previamente estabelecido em uma região, ao desenvolver cada vez mais sua tecnologia de caça, eliminou a megafauna que se já encontrava em declínio por mudanças climáticas constantes (ver SCHUSTER & SCHULE 2000);
- III. Sobrematança por competição** (*Attrition overkill*)– no qual o Homem modifica os habitats e perturba o funcionamento dos ecossistemas, pela introdução de novas espécies e intensificação de práticas agrícolas (além da própria caça), causando assim a extinção da megafauna (ver por exemplo HOLDAWAY & JACOMB 2000; ROBERTS *et al.* 2001).

Considerando as premissas e a estrutura lógica dos modelos de sobrematança descritos acima, seria possível testá-los, principalmente buscando uma correspondência entre as datas de extinção da megafauna e a chegada do *H. sapiens*. Apesar das constantes controvérsias sobre as datações e sobre os restos da associação entre os fósseis e o Homem, além da própria sobrevivência por mais tempo de algumas presas em potencial (ver FIELD & FULLUGAR 2001; GRAYSON 2001), há uma crescente evidência da correspondência entre extinção e chegada do Homem, não só na Austrália, América e Nova Zelândia (MILLER *et al.*

1999; DIAMOND 2000, HOLDAWAY & JACOMB 2000; ROBERTS *et al.* 2001), mas também na Europa e Eurásia, desde o final do Plioceno (STUART 1991; SCHUSTER & SCHULE 2000).

No caso da América, há atualmente muitas evidências de ocupação humana bem anterior ao povo Clóvis (ver MELTZER 1995, BONATO & SALZANO 1997), mas os defensores da hipótese da sobrematança argumentam que essa presença anterior não deve ter tido grandes impactos na megafauna, ou porque essas populações iniciais ocorriam em densidades muito baixas (deixando inclusive poucas evidências de sua presença) ou porque elas não possuíam tecnologia de caça eficiente contra grandes animais (WARD 1997b; FRISON 1998). De qualquer modo, a ocupação humana anterior torna o cenário de sobrematança ainda mais plausível, uma vez que haveria um tempo ainda maior para que as reduções das populações ocorressem (mesmo com pressões de caça menores). Além desse problema de ocupação humana anterior, há a questão da pouca associação inequívoca no registro arqueológico da caça multi-específica, estando essas evidências limitadas a poucas espécies, pelo menos na América (segundo GRAYSON 2001, geralmente bisões, mamutes e mastodontes; mas ver CHARLES 1997; HAYNES 2002).

Em relação à seletividade, embora o argumento inicial seja válido, está claro que o mesmo ocorreu em outros grandes eventos de extinção (inclusive a extinção no limite K/T), embora não com tanta clareza (RAUP 1991). Em princípio, a extinção restrita a grandes animais pode ser atribuída não só à caça seletiva, mas também às próprias características demográficas das espécies. Os modelos ecológicos mostram que populações de organismos de pequeno porte, cujas populações apresentam taxas de crescimento demográfico elevadas, mas muito variáveis, estão muito sujeitas a eventos locais de extinção. Entretanto, a extinção total desses organismos é difícil em função dos eventos constantes de re-colonização. Por outro lado, organismos de grande porte, com taxas de crescimento mais baixas, mas estáveis, tendem a ser, a princípio, mais resistentes a flutuações aleatórias causando extinções locais mas, ao mesmo tempo, são rapidamente eliminados em escalas regionais e/ou continentais em função de eventos catastróficos ocorrendo nessas escalas (mudanças climáticas ou invasão rápida por uma espécie predadora eficiente) (RAUP 1991; BEISSINGER 2000; DAYTON 2001).

O modelo de sobrematança tem levantado muitas controvérsias, que continuam até hoje, e muitos pesquisadores são contrários a ela (ver

GRAYSON 2001; POWELL 2002). Em oposição à hipótese da sobrematança, há a possibilidade real de que a extinção do Pleistoceno tenha sido causada pelas grandes mudanças climáticas que estavam de fato ocorrendo na época, criando inclusive grandes mudanças nas distribuições geográficas das espécies e em sua abundância relativa (GRAHAM *et al.* 1996; DAVIS & SHAW 2001). Essas mudanças podem ter atuado diretamente e levado a megafauna de herbívoros à extinção ou mudado a estrutura da vegetação, com conseqüências semelhantes. Entretanto, há um problema tautológico nessa análise, ou seja, é difícil discernir se a extinção da megafauna mudou a vegetação (pela mudança nos padrões de herbivoria) ou a mudança na vegetação ligada ao clima eliminou a megafauna (ZIMOV *et al.* 1996). O ponto de maior oposição aos modelos de efeito climático é que as extinções ocorreram em períodos diferentes no tempo. Há uma assincronia das extinções nas diferentes regiões, que é coincidente com a ocupação humana recente (SCHUSTER & SCHULE 2000). Sem dúvida, um cenário intermediário e consensual seria que a chegada da espécie humana e seus caçadores apenas acelerou um processo que já havia sido desencadeado por mudanças climáticas anteriores (ver MARSHALL, 1988). Entretanto, as descobertas mais recentes, principalmente na Austrália e Nova Zelândia, mostram que o próprio Homem pode ter atuado também criando perda de habitats e colapsos nos ecossistemas (HOLDAWAY & JACOMB 2000; SCHUSTER & SCHULE 2000; ROBERTS *et al.* 2001). Além disso, uma análise da dinâmica populacional dos mamutes, com base nos padrões de crescimento ontogenético das presas (dentição), mostra que essas populações não estavam sob estresse ambiental ou sofrendo declínios causados por reduções nas taxas de natalidade (WARD 1997b).

Uma questão sempre associada à discussão da hipótese de sobrematança é se as populações de *H. sapiens*, mais especificamente o povo Clóvis e outros relacionados (FRISSON 1998), chegando à América em baixas densidades e após um grande deslocamento pelo Estreito de Bering e ao longo das grandes geleiras, teria eficiência tecnológica para eliminar tantas espécies previamente estabelecidas em um período de tempo relativamente curto de 1000-2000 anos. Nesse caso, e em outros cenários de sobrematança (i.e., Austrália), a análise de modelos ecológicos simples tem sido repetidamente efetuada desde o início dos anos 80, com resultados ambíguos que dependem dos pressupostos e parâmetros adotados em cada modelo (BECK 1996; CHOQUENOT & BOWMAN 1998; ALROY 2001).

Recentemente, ALROY (2001) construiu um modelo complexo e o mais realista possível sobre a chegada do *H. sapiens* (pelo menos em termos de caçadores eficientes) e sua conseqüente interação com a megafauna. O modelo de simulação de ALROY (2001) está baseado no conhecimento detalhado da estrutura populacional dos caçadores-coletores que chegaram na América, em termos do modo de utilização de recursos, eficiência de caça, demografia e velocidade de expansão geográfica, bem como da distribuição geográfica, abundância relativa e interações competitivas das 41 presas potenciais dos caçadores, obtidas a partir do registro arqueológico. Como no modelo de blitzkrieg original de Martin, a simulação de ALROY (2001) parte de uma pequena população de *H. sapiens*, com 100 indivíduos, crescendo a princípio com uma taxa de 2% ao ano, avançado sobre quadrículas de 1° latitude X 1° de longitude e caçando, com diferentes eficiências, as diferentes presas ali presentes. A partir dos diferentes resultados do modelo, conclui-se que, mesmo sob diferentes cenários mais “liberais”, o *H. sapiens* teria claramente o potencial de eliminar a maior parte da megafauna dentro de um período de 1.500-2.000 anos após sua chegada, o que corresponde aproximadamente ao tempo real estimado para tal. Além disso, o modelo prevê corretamente a extinção e/ou sobrevivência de 33 das 41 espécies de presas.

Neste trabalho, apresentamos um modelo ecológico dinâmico simples, a fim de avaliar os padrões de extinção da megafauna no final do Pleistoceno. Ao contrário do modelo complexo de ALROY (2001), que parte de um conhecimento detalhado da estrutura populacional, abundância e distribuição geográfica das presas, foram utilizadas neste estudo relações macroecológicas básicas entre abundância, taxa de crescimento populacional e tamanho do corpo das diferentes espécies de presa em potencial a fim de definir parâmetros realistas para um modelo dinâmico determinístico. Apesar da sua simplicidade ecológica e computacional, o modelo utilizado apresentou resultados bastante similares aos obtidos por ALROY (2001), o que ilustra a robustez do cenário de sobrematança como explicação para a extinção da megafauna no final do Pleistoceno.

O MODELO BÁSICO

Os modelos ecológicos têm sido continuamente utilizados para auxiliar os pesquisadores a ordenar a grande complexidade dos sistemas ecológicos e sua dinâmica no tempo e no espaço. Obviamente, esses modelos são sempre simplificações dessa realidade complexa, mas é preciso lembrar que essa complexidade cria a necessidade de estabelecer modelos parcimoniosos, ou seja, é preciso construir modelos que sejam capazes de auxiliar na compreensão de um dado fenômeno natural mas, ao mesmo tempo, que sejam suficientemente simples para que possam ser compreendidos e testados.

Apresenta-se a seguir um modelo (macro)ecológico simples para a relação entre uma população de presas e uma população de caçadores humanos, construído com o principal objetivo de demonstrar como sistemas dinâmicos simples e baseados em padrões macroecológicos gerais (ver BROWN 1995) podem ajudar a responder algumas questões básicas sobre a extinção da megafauna, associada a uma sobrematança por parte dos grupos de caçadores do final do Pleistoceno.

É preciso inicialmente definir as necessidades energéticas mínimas de um ser humano e como ele pode supri-las. Um indivíduo adulto necessita de 2.200 kcal diárias para se manter e, assumindo-se um valor nutricional médio do alimento igual a 3 kcal/g, chega-se à conclusão que o consumo mínimo de alimento deve estar em torno de 733,3 g por dia (CAMPBELL, 1998; ALROY 2001). Sem dúvida, nem todas as necessidades energéticas são supridas com carne. A proporção de carne na dieta varia entre 20 e 45% nas sociedades atuais de caçadores-coletores, mas pode ser mais alta em regiões temperadas, onde há uma disponibilidade menor de alimentos de origem vegetal (raízes e frutos) (CAMPBELL 1998). Além disso, é importante notar que, culturalmente, a caça é uma atividade de grande importância em termos de estrutura política e social em um grupo, podendo assim ganhar cada vez mais importância quando essa fonte de alimento é relativamente abundante (como seria o caso da América ou Austrália no final do Pleistoceno). De qualquer modo, em sua simulação do evento de sobrematança, ALROY (2001) utilizou um valor máximo de 36% apenas para caça de grande porte (excluindo, portanto, a carne de pequenos animais e fontes vegetais). Assim, pode-se definir que a quantidade de carne proveniente de caça de grande porte (C, em gramas), ne-

cessária para manter uma população humana ao longo de 1 ano é dada por

$$C = [(2.200 / 3) * D] * H * 365$$

Onde D é a proporção de carne da caça de grande porte na dieta e H é o tamanho da população humana. Por exemplo, se essa carne compõe 25% da dieta e a população humana é de 100 indivíduos, conclui-se que

$$C = [(2.200/3) * 0.25] * 100 * 365 = 6.691.666 \text{ g}$$

Ou seja, 6,7 toneladas de carne por ano. Nesse exemplo, cada indivíduo consumiria, em média, cerca de 183 g de carne por dia proveniente de caça de grande porte (e assim cerca de 67 k de carne por ano), um valor médio para sociedade de caçadores-coletores (CAMPBELL 1998). A partir desses valores, é possível estimar o número necessário de presas de uma dada espécie da megafauna, suficiente para manter a população humana. Para tal, é preciso conhecer basicamente dois valores: a massa (peso) da presa (M) e a proporção de aproveitamento dela pelos caçadores (A).

O tamanho do corpo é uma das características ecológicas mais importantes, pois ele está relacionado a diversas funções ecológicas e fisiológicas (PETERS 1983). Além disso, é também uma das características mais simples de se avaliar nos organismos, mesmo em organismos fósseis (REYNOLDS 2002). Em virtude disso, o tamanho do corpo tem sido amplamente utilizado em ecologia como uma variável *surrogate*, ou seja, uma variável indicadora de variações ecológicas e comportamentais quando são comparadas espécies diferentes em uma comunidade (BROWN 1995).

Quanto ao aproveitamento da carne pelos caçadores, esse valor é dependente de uma série de fatores ecológicos e culturais. Parte dos tecidos da presa (ossos, tendões e pele, por exemplo) não são boas fontes de alimento, embora possam ser sem dúvida utilizados para outros fins. Outro aspecto importante é a dificuldades de transporte e armazenamento da carne, o que reduz a eficiência do seu aproveitamento (embora haja evidências de que os caçadores do Pleistoceno mantivessem a carne congelada e/ou seca, para aumentar seu tempo de utilização

(FRISSON 1998 – ver também as estratégias atuais nas sociedades da região temperada e de tundra, CAMPBELL 1998).

Assim, considerando-se esses dois parâmetros, a massa da presa (M, em g) e o aproveitamento (A), pode-se estimar o número mínimo de presas da espécie necessário para manter a população humana. Imagine-se uma presa de 500 kg (o peso aproximado de um bisão adulto). Em princípio, o número de animais removidos da população de presas (NR) seria dado por

$$NR = C / M = 6.691.666 / 500.000 \gg 13 \text{ bisões}$$

Entretanto, há a questão do aproveitamento da biomassa da presa. Assim, se os caçadores conseguem aproveitar, como fonte de alimento, 75% dessa massa ao longo do ano, é preciso matar mais animais para obter a mesma quantidade de carne, ou seja

$$NR = [(6.691.666 / 500.000)] / 0,75 \gg 18 \text{ bisões}$$

Esse número é relativamente pequeno, e a princípio não seria suficiente para explicar a perda de um grande número de espécies de mamíferos e aves de grande porte no final do Pleistoceno. Entretanto, é preciso lembrar os aspectos da dinâmica temporal tanto da população de presas quanto da população humana.

A dinâmica das populações biológicas tem sido tradicionalmente modelada por uma função logística, ou sigmóide, que parte do princípio de que, à medida que a população cresce, ela passa a sofrer efeitos dependentes da sua própria densidade (i.e., competição por recursos, aumento da taxa de mortalidade por epidemias etc.) (GOTELLI 1999). Como consequência, após um período de crescimento rápido, ela passa a diminuir sua taxa real de crescimento e tende a estabilizar, alcançando a chamada capacidade de suporte (K). O valor de K é, portanto, o número máximo de indivíduos que um dado ambiente consegue manter. Quando a população atinge o seu valor de K, as taxas de natalidade e mortalidade se igualam, ou seja, a população encontra-se em equilíbrio demográfico.

Assim, o crescimento logístico de uma população, em tempo discreto (a cada ano, por exemplo), é dado por

$$N(t+1) = N(t) + rN(t) (1 - N(t)/K),$$

Onde $N(t+1)$ é o tamanho da população após um ano, $N(t)$ é o tamanho atual no tempo t , K é a capacidade de suporte do ambiente e r é a taxa intrínseca de crescimento populacional por ano, dada pela diferença entre natalidade e mortalidade nesse período. Essa taxa é, na verdade, um parâmetro idealizado cujo valor assume condições ótimas do ambiente, sendo também denominada “potencial biótico” ou “parâmetro malthusiano”. Na prática, à medida que uma população, inicialmente pequena, começa a aumentar, a razão $N(t)/K$ começa a diminuir, e o valor de $(1 - N(t)/K)$ tende a zero, de modo que o número total de novos indivíduos adicionados à população tende a diminuir. A população gradualmente perde o poder de exercer o seu potencial máximo de crescimento (definido pelo valor de r). De fato, o termo $(1 - N(t)/K)$ é o regulador do crescimento na equação logística e é chamado de termo dependente da densidade.

Assim, é possível modelar a dinâmica temporal de uma população animal conhecendo-se os parâmetros da equação logística descritos acima. Entretanto, a taxa intrínseca de crescimento populacional (r) é um parâmetro complexo e de difícil estimativa na natureza, e particularmente impossível de medir em espécies fósseis, por razões óbvias. Entretanto, conforme já discutido, existe uma relação clara entre tamanho do corpo e o valor de r , dada pela equação

$$r = \text{EXP} [1,4967 - 0,37 * \ln(M)]$$

Obviamente, essa relação geral é apenas uma aproximação e pode variar nas diferentes espécies em função de particularidades no ambiente e no comportamento. Entretanto, ela fornece uma boa estimativa inicial e, na verdade, é a única forma de estimar o valor de r em organismos extintos. Por exemplo, para um animal de 500 kg, o valor de r estimado por essa equação é de 0,0347, ou seja, a população deve crescer a uma taxa de cerca de 3,5% ao ano.

No caso de uma população de animais de grande porte caçados por humanos, seria preciso incluir, na equação logística, um termo que expresse a perda adicional de animais causada pela atividade de caça. Na verdade, a caça aumenta a mortalidade e reduz o valor de r , mas é mais simples e didático utilizar a equação recorrente descrita acima e simplesmente subtrair, no final dela, o número de indivíduos caçados. Deste modo, o comportamento dinâmico da população dessa presa seria dado por

$$N(t+1) = [N(t) + rN(t) (1 - N(t)/K)] - NR$$

Onde NR é o número de presas removido da população pelos caçadores, conforme suas necessidades energéticas, já definidas anteriormente. Esse modelo, entretanto, ainda não é totalmente satisfatório, pois nele o número de presas obtidas depende apenas das necessidades humanas, e não da própria abundância da espécie. Esse aspecto do modelo é irreal, pois sabe-se que a probabilidade de um animal ser caçado depende em grande parte de sua abundância. Em outras palavras, animais raros dificilmente seriam utilizados como uma fonte preferencial, ou mesmo freqüente, de alimentos. Uma maneira de resolver isso é colocar NR como condicional à população da presa, e o melhor índice relativo dessa abundância é exatamente a proporção $N(t)/K$, já discutida. Assim, podemos pensar que o valor de NR seria um valor ideal, ou máximo, a ser caçado para consumo humano, mas de fato o valor realizado seria dado pelo valor de $[NR * (N(t)/K)]$. Deste modo, à medida que a presa se torna mais rara (ou seja, a razão $N(t)/K$ diminui), ela passa a ser cada vez menos importante na dieta dos caçadores. Assim, em um dado tempo, se os caçadores necessitam de 100 bisões, mas ao mesmo tempo a população de bisões já está reduzida em 50% em relação ao seu máximo em equilíbrio demográfico (o valor de K), então os caçadores conseguiriam abater efetivamente apenas metade de suas necessidades ($100 * 0,5$). Note-se que essa redução efetiva na caça deve ser interpretada não como conseqüência de uma decisão consciente dos caçadores, mas simplesmente como função da dificuldade relativa de encontrar sua presa, que já se encontra se tornou rara. De qualquer modo, a diferença entre o valor real necessário e o valor realizado $[NR - (NR(N(t)/K)]$ representa um *déficit* real no número de presas necessário para fornecer a proporção P da dieta no tempo t, um parâmetro que passará a ser importante mais tarde.

Assim, a equação final que pode ser utilizada para modelar a dinâmica da população de presas é dada por

$$N(t+1) = [N(t) + rN(t) (1 - N(t)/K)] - [NR * (N(t)/K)]$$

Com essa equação, pode ser imaginado o seguinte cenário inicial: uma população de presas de grande porte (por exemplo um bisão, com cerca de 500 kg) que está em seu máximo (ou seja, no equilíbrio demográfico, de modo que $N = K$), e com uma população inicial de um milhão de indivíduos (de modo que $N(t)/K = 1$). Imagine-se que chega a

essa região uma população humana de 100 caçadores que, conforme já definido, deve consumir pelo menos 18 bisões ao longo do ano para manter 25% de suas necessidades energéticas, aproveitando 75% da biomassa desses organismos como fonte de alimento. Nesse caso, seriam removidos da população 18 bisões, e substituindo-se todos os valores na equação dinâmica, tem-se que

$$N(t+1) = [1.000.000 + (0,0347 * 1.000.000)(0)] - [18 * 1]$$

De modo que

$$N(t+1) = 999.982$$

Assim, no ano seguinte, ainda restariam 999.982 bisões, que além disso ainda possuem crescimento positivo de cerca de 3,5% no próximo ano. A razão $N(t)/K$ seria igual a 0,999982, de modo que a população ainda pode crescer até o seu K . Portanto, em $N(t+2)$, a população de bisões seria de

$$N(t+2) = [999.982 + 0,0347 * 999.982 (1 - 0,999982)] - [18 * 0,999982]$$

Ou seja, após 2 anos, ainda restariam cerca de 999.964 bisões, o que mostra que a taxa de crescimento de 3,5% não foi suficiente para compensar, de imediato, o número de indivíduos removidos pela caça. A princípio, seria correto imaginar que, ao longo de muitos anos, a população irá decrescer cada vez mais, até a extinção. Entretanto, não é isso que ocorre, em função das propriedades não-lineares do modelo logístico, já discutidas. À medida que o número de bisões removidos aumenta ao longo do tempo, o valor de $N(t)/K$ diminui, criando assim a possibilidade de que a taxa de 3,5% possa ser exercida efetivamente. Deste modo, os novos acréscimos passam a compensar a perda pela caça. No exemplo acima, a população de presas decresce continuamente até 999.487 bisões e então tende a se estabilizar, entretanto, em um novo ponto de equilíbrio entre crescimento e remoção de indivíduos pela caça. Na verdade, o que ocorre é que, como o número de bisões removidos é constante (18 indivíduos), a população “encontra” um novo valor de K . Mais uma vez, não parece haver razão para suspeitar de que as extinções em massa do final do Pleistoceno tenham sido causadas pelos caçadores.

A falha óbvia no modelo de crescimento da presa descrito acima é que população de caçadores também cresce ao longo do tempo, de modo que a cada ano as necessidades absolutas de carne (em g) aumentam. O NR, portanto, não é um valor fixo e deve ser recalculado a cada ano. Pode-se modelar o crescimento populacional humano da mesma forma utilizando uma equação logística, substituindo-se, apenas para fins de notação, o N (tamanho da população de presas) por H (tamanho da população humana), de modo que

$$H(t+1) = [H(t) + (rH(t) (1 - H(t)/K))]]$$

Onde o r e o K são a taxa de crescimento intrínseco e a capacidade de suporte para a população humana, respectivamente. Assumindo-se uma taxa de crescimento moderada para a população humana, igual a 2% ao ano, e um K igual a 1.000.000, pode-se concluir que, após 100 anos, a população de caçadores já seria de 724 pessoas, com um consumo anual de cerca de 48,5 toneladas de carne por ano, equivalente a 126 bisões removidos da população nesse período! (assumindo, como definido anteriormente, que a carne do bisão corresponde a 25% da dieta e que os caçadores conseguem aproveitar 75% da biomassa do bisão como alimento, que rende 3 kcal/g).

Modelando simultaneamente as duas populações, com os parâmetros estabelecidos acima, percebe-se que a população de bisões estaria extinta em 571 anos (Fig. 1). No mesmo período, a população de caçadores já seria de 897.000 pessoas, tendendo a diminuir seu crescimento, já que a capacidade máxima estabelecida pelo modelo (1 milhão de habitantes) estaria sendo quase alcançada (Fig. 1). O número de presas removidas da população por ano (Fig. 2) aumenta rapidamente com o passar do tempo, devido ao aumento no consumo, mas depois declina devido à raridade da presa. O cenário de sobrematança torna-se, portanto, viável como explicação para a extinção da espécie em questão, com uma redução de 1.000.000 para zero ocorrendo em pouco mais de 550 anos. Note-se que isso ocorre mesmo considerando valores extremamente conservativos para os parâmetros utilizados no modelo, ou seja, baixa taxa de crescimento populacional humano, baixa proporção de carne na dieta e grande poder de utilização da biomassa da presa. Essa combinação de parâmetros torna o decréscimo da população de presas mais lento do que o que deveria ser. Por outro lado, é preciso lembrar que o sistema de predador-presa, na verdade, não é composto de apenas duas espécies, e sim de diversas presas utilizadas alternadamente ao longo do tempo (ver próxima seção).

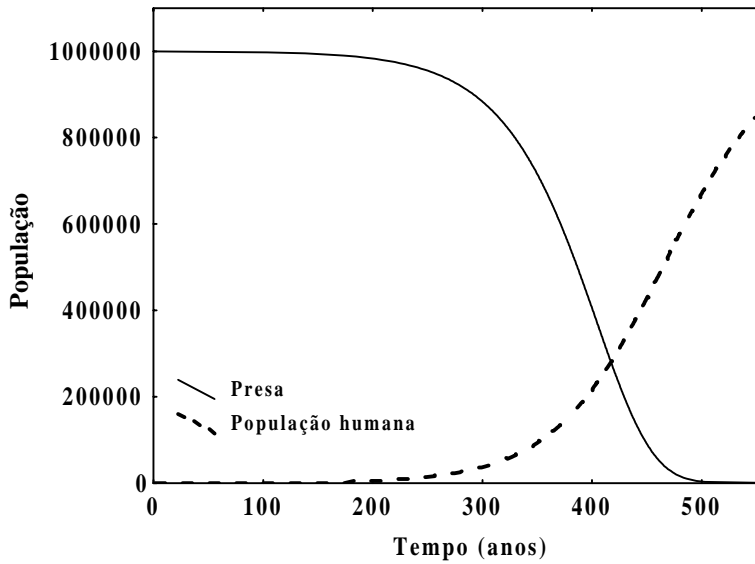


Figura 1. Dinâmica temporal das abundâncias da população humana (caçadores) e de uma presa hipotética com 500 kg.

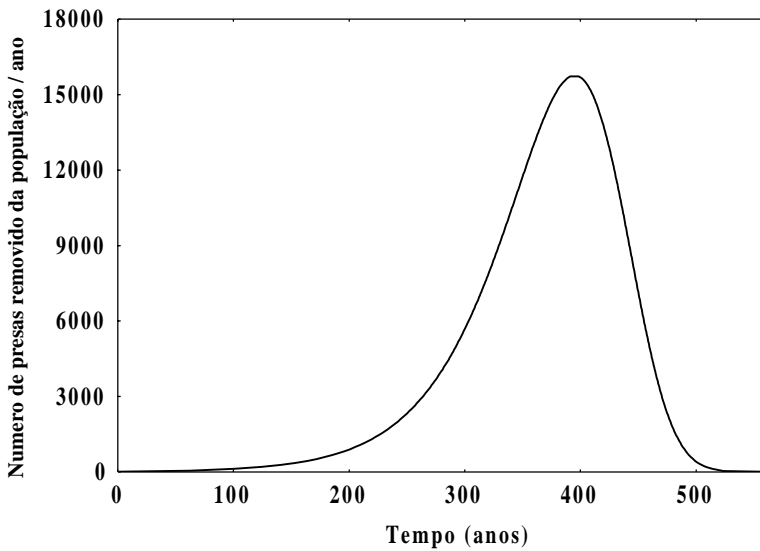


Figura 2. Número de presas retirado da população por ano, ao longo de 500 anos, mostrando o efeito inicial do aumento do consumo, seguido pelo período de declínio em função da raridade da presa.

Dado o elevado número de parâmetros do modelo apresentado acima, torna-se difícil e complexo “varrer” o espaço dos parâmetros em busca de soluções estáveis no tempo para extinção da presa, dentro de possibilidades realistas de variação nesses parâmetros. Entretanto, pelo menos duas situações simples poderiam ser investigadas inicialmente: o efeito da proporção de carne na dieta (P) e a taxa de crescimento populacional humano.

Nos dois casos, os demais parâmetros do modelo foram mantidos fixos, nos valores discutidos acima, ou seja, uma presa de 500 kg, ocorrendo em uma abundância inicial de 1.000.000 de indivíduos, uma população humana inicial de 100 caçadores que conseguem aproveitar como alimento 75% da biomassa da presa. Variando-se inicialmente a taxa de crescimento populacional humano entre 0,5% e 4% ao ano (ver COHEN 1995), obtém-se uma função potência perfeita com o tempo para extinção (Fig. 3A). No caso, à medida que a população humana cresce mais rapidamente, o tempo para a extinção da presa diminui.

Por outro lado, tornando-se a taxa de crescimento populacional humano fixa (em 2%) e variando-se a proporção de carne na dieta, obtém-se uma função bem mais complexa (Fig. 3B). Se o valor de P é de apenas 5%, a presa só se extingue após 11.741 anos, mas se o valor de P se eleva para 10%, o tempo para extinção se reduz drasticamente, passando para 860 anos. A partir daí, aumentos sucessivos no P até 40% reduzem relativamente pouco o tempo para extinção, que fica igual a 503 anos.

Essa modelagem conjunta da dinâmica de duas populações ao longo do tempo tem sido tradicionalmente realizada em ecologia de populações através dos sistemas de Lotka-Volterra (GOTELLI 1999). No modelo descrito acima, a principal diferença em relação ao sistema tradicional de interação predador-presa é que a redução da abundância da presa não afetou a taxa de crescimento da população humana, ou seja, a ausência da presa não aumentou a mortalidade “natural” já embutida nessa taxa intrínseca de crescimento. Assume-se, portanto, que à medida que a população de bisões torna-se rara, a população humana passa a usar outras fontes de alimento, o que é compatível com o que sabemos sobre a flexibilidade ecológica e comportamental da espécie humana, em termos de utilização de recursos naturais em diferentes épocas e em diferentes partes do mundo (FOLEY 1991; CHARLES 1997; MIOTTI & SALEMME 1999; KUSIMBA 1999). Além disso, em um sistema multi-presas, há a simples possibilidade de deslocar o esforço de caça para outra espécie (ver próxima seção).

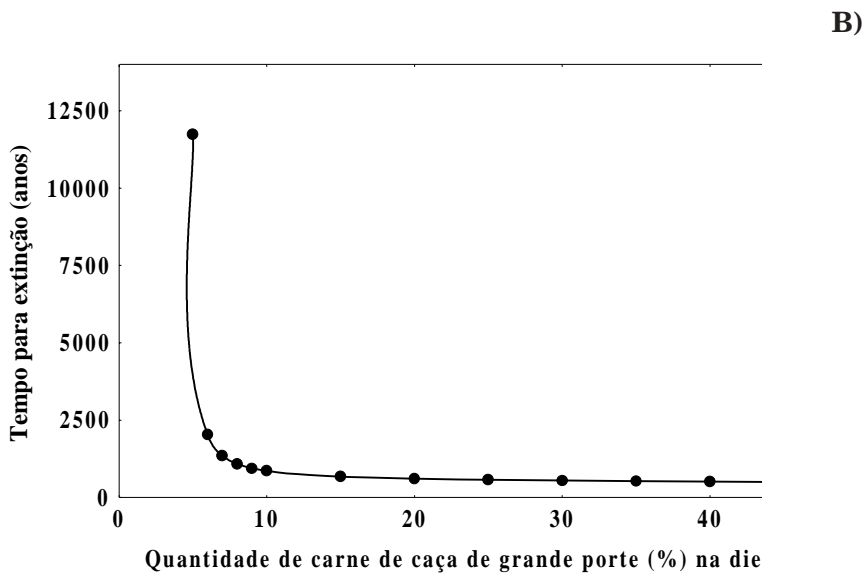
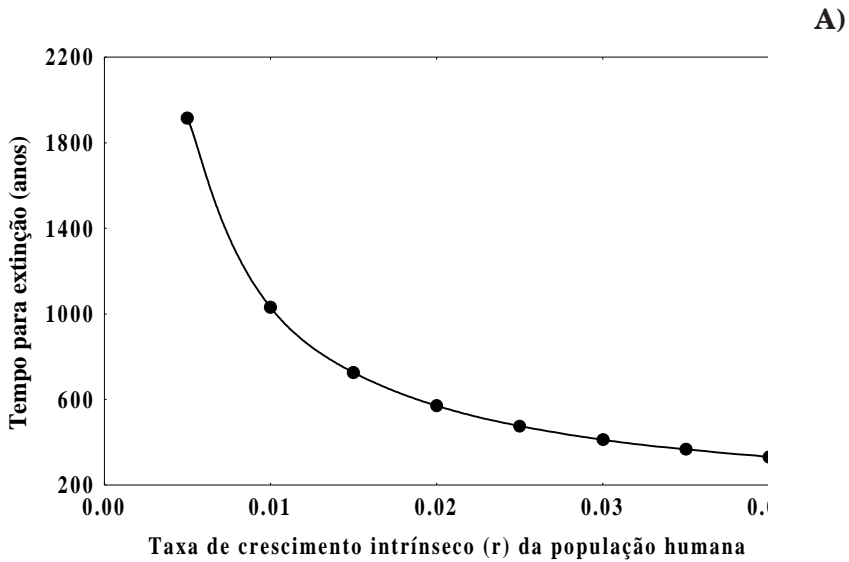


Figura 3. Efeito da variação na taxa de crescimento intrínseco (r) da população humana (A) e da proporção de carne proveniente de caça de grande porte na dieta (B), sobre o tempo de extinção de uma presa hipotética com 500 kg.

De qualquer modo, é possível introduzir mais essa possibilidade com facilidade no modelo acima descrito, a fim de avaliar o comportamento da população humana, embora neste caso, com um modelo determinista bastante simples, a população de presas dificilmente será extinta (já que se criou uma dependência entre a sobrevivência da população humana e da presa). Sabe-se que a diferença entre NR e $NR(N(t)/K)$ representa o déficit no número de presas, que pode ser convertido em quilos de carne por ano (DF) a partir da massa da presa (M) e do seu aproveitamento (A), pela expressão

$$DF = [NR - NR(N(t)/K)] * M * A$$

Se cada indivíduo consome uma dada quantidade de carne por ano (no nosso exemplo anterior, cerca de 67 k), então o número de pessoas que deixarão de se alimentar da carne desta presa específica é dado por DF / CP , onde CP é o consumo por pessoa por ano. Como essa carne representa uma porção P da dieta dos indivíduos (=25% no exemplo analisado), não é viável pensar que esse déficit de alimento irá gerar 100% de morte dessas pessoas. Mas é possível introduzir mais um parâmetro no nosso modelo, que represente essa taxa de mortalidade adicional ligada diretamente à escassez da presa (m_o), de modo que o número de indivíduos removidos da população humana (HR) em função dessa escassez é dado por

$$HR = m_o * (DF/CP)$$

Conforme já discutido para a população de presas, a dinâmica da população humana passa a ser dada pela equação

$$H(t+1) = [H(t) + rH(t) (1 - H(t)/K)] - HR$$

Note-se que se $m_o = 0$, não há ligação entre mortalidade humana e abundância da presa, de modo que a população humana cresce conforme definido anteriormente. Essa nova equação apresenta resultados interessantes e ligeiramente diferentes dos anteriores. Se o parâmetro m_o for igual a 1%, ou seja, apenas essa porcentagem de pessoas com déficit nutricional específico para a carne desta presa for eliminada da população humana, então o tempo para extinção se eleva para de 571

(com $m_0 = 0$) para 753 anos (com $m_0 = 1\%$). Entretanto, se $m_0 = 2\%$, a presa não se extingue e a população humana e a população de presa entram em equilíbrio após 2.500 anos. Mas a população de presas decai rapidamente de 1.000.000 para pouco mais de 100.000, enquanto que a população humana “desloca” sua capacidade de suporte para cerca de 160.000 indivíduos, após atingir um pico de 200.000 indivíduos (Fig. 4A). O comportamento dinâmico da população humana nesse modelo é denominado “oscilações amortecidas” (*damped oscillations*) (GOTELLI 1999). Na verdade, a introdução desse novo parâmetro m_0 , ligando a densidade humana à densidade da presa, abre a possibilidade de muitos comportamentos complexos, com oscilações mais evidentes e mudanças no tamanho em equilíbrio da população humana (Fig. 4B).

Assim, a especificidade de caça, mesmo baixa, tende a criar um comportamento oscilatório para a população humana, que atinge um pico e depois é forçada a retornar a um valor menor de equilíbrio. Apesar da flexibilidade ecológica e comportamental da espécie humana, esse fenômeno é frequentemente observado quando os recursos são extraídos muito rapidamente e, após um dado tempo, se extinguem. No modelo de ALROY (2001), esse comportamento é observado no final do período da sobre-matança. Em casos extremos, em modelos mais complexos e que incorporam uma dependência muito forte no sistema predador-presa, essa oscilação pode levar as populações a um colapso. É importante notar também que uma redução drástica da população de presas prevista neste último modelo pode causar extinção quando associado a outros fatores ecológicos e mesmo à aleatoriedade dos eventos demográficos (estocasticidade).

Na próxima seção devemos tornar o modelo básico descrito acima mais realista, incorporando as diversas espécies de mamíferos de grande porte que foram utilizadas pela população humana na região das grandes planícies da América no final do Pleistoceno (ALROY 2001), variando suas abundâncias iniciais e taxas de crescimento em função do seu tamanho corpóreo.

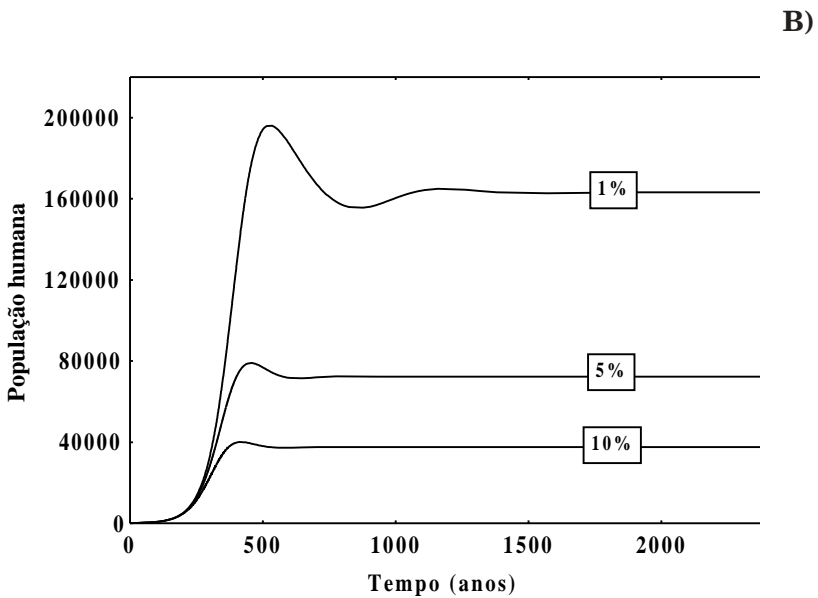
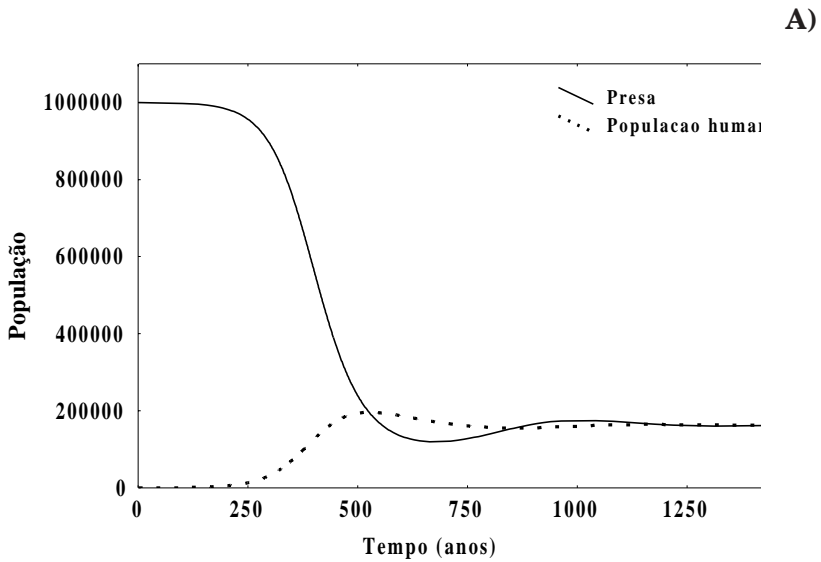


Figura 4. Dinâmica temporal das abundâncias da população humana (caçadores) e de uma presa hipotética com 500 kg, quando a raridade da presa gera mortalidade (2%) na população humana (A) e dinâmica da população humana sob diferentes taxas de mortalidade geradas por déficit de presas, ilustrando as oscilações amortecidas.

UM SISTEMA MULTI-ESPECÍFICO

Segundo ALROY (2001), 41 espécies da megafauna seria presas potenciais dos primeiros caçadores que entraram na América do Norte há cerca de 12000 anos atrás, com pesos do corpo variando entre 21 e 5.827 kg (Tabela 1). Dessas, 30 estão atualmente extintas e 11 ainda existem na América do Norte. A partir do tamanho do corpo dessas espécies é possível estimar a sua taxa de crescimento (r) e, além disso, sua abundância.

A relação entre tamanho do corpo e abundância tem sido definida como um envelope de restrição triangular, no qual o limite máximo da abundância (densidade) para mamíferos de grande porte (BROWN, 1995, p. 133) é dado pela equação

$$\ln(DN) = 13,816 - 1,000(\ln(M))$$

Onde a densidade DN é dada em número de indivíduos por km² e a massa M em gramas. Assim, é possível utilizar o modelo básico previamente descrito e avaliar o tempo para extinção de cada uma dessas espécies. Para uma região com 2.000.000 km², uma área mínima de habitat para a região das grandes planícies ao sul da geleira Laurentia no final do Pleistoceno, há 12.500 anos atrás, obtém-se então uma abundância de pouco mais de 4.000.000 indivíduos para uma presa de 500 kg. Isso é compatível, por exemplo, com o número de bisões que havia no oeste dos Estados Unidos antes da chegada do Homem (WARD 1997b). Como o sistema estabelecido é um sistema multi-presas, assume-se que não há mortalidade específica ligando o homem às presas (ou seja, $m_0 = 0$).

Resta apenas definir a porcentagem de utilização de cada espécie na dieta (P). Esse valor é muito difícil de definir, pois diferentes cenários são possíveis, conforme discutido a seguir. Seguindo ALROY (2001), pode-se estabelecer que essas 41 espécies devem compor uma proporção P da dieta (no caso, cerca de 36%). Pode-se imaginar diversos cenários possíveis para essa divisão. Por exemplo, é possível assumir que a proporção na dieta é uma função linear da abundância da espécie, ou seja, espécies mais abundantes possuem maiores valores de P. Isso implica nenhuma seletividade e/ou preferência por parte dos caçadores, o que pode ser bastante irreal. Neste caso, outra possibilidade seria gerar funções parabólicas (quadráticas) em relação ao peso do corpo, nas quais os

Tabela 1 – Dados macroecológicos para as 41 espécies da megafauna pleistocênica analisadas neste trabalho (definidas em ALROY 2001), incluindo massa corpórea, em kg, situação (1 – sobreviventes; 0 – extintas), taxa de crescimento populacional (r), abundâncias iniciais na simulação (K) e tempo para extinção.

Espécie	Massa (kg)	Situação	r	Abundância (K)	Tempo para extinção
<i>Alces alces</i>	457	1	0,036	4378510	1490
<i>Antilocapra americana</i>	68	1	0,073	29426200	-
<i>Bison bison</i>	422	1	0,037	4741657	1545
<i>Cervus elaphus</i>	500	1	0,035	4001958	1436
<i>Odocoileus hemionus</i>	118	1	0,059	16957500	-
<i>Odocoileus virginianus</i>	107	1	0,062	18700700	-
<i>Oreamnos americanus</i>	91	1	0,065	21988800	-
<i>Ovibos moschatus</i>	286	1	0,043	6996431	2011
<i>Ovis canadensis</i>	91	1	0,065	21988800	-
<i>Pecari tajacu</i>	30	1	0,099	66699300	-
<i>Rangifer tarandus</i>	61	1	0,076	32802900	-
<i>Bison priscus</i>	523	0	0,034	3825964	1412
<i>Cervalces scotti</i>	486	0	0,035	4117241	1452
<i>Bootherium bombifrons</i>	753	0	0,030	2657343	1265
<i>Camelops hesternus</i>	995	0	0,027	2011034	1189
<i>Capromeryx minor</i>	21	0	0,112	95284700	-
<i>Equus complicatus</i>	439	0	0,037	4558039	1517
<i>Equus conversidens</i>	306	0	0,042	6539147	1893
<i>Equus francisi</i>	368	0	0,039	5437443	1663
<i>Equus niobrarensis</i>	533	0	0,034	3754182	1402
<i>Equus occidentalis</i>	574	0	0,033	3486026	1367
<i>Equus scotti</i>	555	0	0,033	3605368	1382
<i>Eucercaterium collinum</i>	499	0	0,035	4009978	1437
<i>Glyptotarium floridanum</i>	666	0	0,031	3004473	1306
<i>Hemiauchenia macrocephala</i>	238	0	0,046	8407475	2511
<i>Holmesina septentrionalis</i>	312	0	0,041	6413395	1864
<i>Mammut americanum</i>	3298	0	0,017	606725	1013
<i>Mammuthus columbi</i>	5827	0	0,014	343398	966
<i>Mammuthus primigenius</i>	3174	0	0,018	630428	1016
<i>Megalonyx jeffersonii</i>	1320	0	0,024	1515893	1131
<i>Mylohyus fossilis</i>	74	0	0,071	27224200	-
<i>Navahoceros fricki</i>	223	0	0,047	8973001	2805
<i>Nothrotheriops shastensis</i>	614	0	0,032	3258924	1338
<i>Oreamnus harrington</i>	45	0	0,085	44466200	-
<i>Palaeolama mirifica</i>	245	0	0,045	8167262	2406
<i>Paramylodon harlani</i>	1990	0	0,021	1005517	1069
<i>Platygonus compressus</i>	53	0	0,080	38113900	-
<i>Stockoceros conklingi</i>	53	0	0,080	38113900	-
<i>Stockoceros onusrosagris</i>	54	0	0,079	37055200	-
<i>Tapirus veroensis</i>	324	0	0,041	6175861	1810
<i>Tetrameryx shuleri</i>	61	0	0,076	32802900	-

36% são divididos imaginando-se que presas com peso intermediário (como por exemplo um Bisão) seriam priorizadas porque seriam mais fáceis de capturar do que presas de grande porte (como um Mamute). Ao mesmo tempo, presas de pequeno porte seriam mais esquivas, e sua captura seria energeticamente menos viável. Invertendo-se o raciocínio acima, pode-se imaginar uma função parabólica inversa em relação ao tamanho do corpo, na qual as presas de pequeno porte seriam mais fáceis de capturar e, ao mesmo tempo, presas de grande porte seriam mais valorizadas por renderem muita carne e por gerarem maior prestígio social e político para os caçadores. Talvez, neste último caso, fosse possível pensar que haveria, portanto, uma preferência dos caçadores em relação a animais de grande porte, quase independente do custo energético envolvido na obtenção dessas presas.

De um modo geral, o maior complicador para assumir qualquer cenário é que cada uma das espécies apresenta suas próprias particularidades em termos ecológicos e comportamentais, o que dificulta o estabelecimento dessas funções gerais. Por exemplo, um Mamute (mesmo um indivíduo jovem) pode ser muito mais difícil de abater do que outro animal de porte similar, considerando suas características sociais e comportamentais. Outro aspecto importante, dentro do contexto da hipótese da sobrematança, é que os animais não-endêmicos à América do Norte, que imigraram junto com o *Homo sapiens*, já teriam maior resistência a predação (mas ver SCHUSTER & SCHULE 2000). Esses animais já teriam desenvolvido, ao longo do tempo evolutivo, estratégias comportamentais para evitar essa predação, já que sua coexistência com o Homem remonta a períodos anteriores.

Considerando todas essas dificuldades, foi adotada na simulação o cenário mais simples matematicamente, ou seja, dividir igualmente o valor de P entre as 41 presas potenciais. Por facilidade, foi atribuído um valor de $P = 1\%$ em cada simulação, de modo que o P total é igual a 41%, um valor um pouco mais elevado do que os 36% definidos por Alroy (2001). Esse valor, entretanto, ainda está dentro da faixa admitida para tribos de caçadores coletores (20% – 45%, CAMPBELL, 1998) e, de qualquer modo, o modelo desenvolvido parece ser pouco sensível a variações desse parâmetro nesse intervalo (ver Fig. 3B). Apesar do valor de P ser relativamente pequeno para cada espécie individualmente, ele é conservativo, ou seja, tende a aumentar o tempo para extinção da presa.

Do total de 41 espécies analisadas, 14 não se extinguíram com os parâmetros do modelo descritos anteriormente. Para as 27 espécies que se extinguíram, que possuem tamanho do corpo maior que 160 kg, o tempo médio para extinção foi de 1.544,3 anos. Na realidade, o número de 14 espécies extintas é ligeiramente superior ao real (igual a 11) mas, de fato, o modelo simples acerta em 30 das 41 espécies (73%) o seu destino final (sobreviventes ou extintas). O modelo complexo de ALROY (2001) acerta em 78% o destino final das espécies. Três das quatro espécies que sobreviveram ao final do Pleistoceno mas que estariam extintas pelo modelo acima são coincidentes com as de ALROY (2001), e a explicação para tal fato é que essas espécies, após a retração da geleira Laurentia, expandiram sua área de distribuição para o norte, em direção ao Canadá, fugindo assim da zona principal na qual ocorreria a sobrematança (GRAHAM *et al.* 1996)

Como os parâmetros importantes das espécies de presas (abundância inicial e taxa de crescimento populacional) foram estabelecidos a partir da sua relação macroecológica com o tamanho corpóreo, não é surpreendente que haja uma relação clara entre tamanho do corpo e tempo médio de extinção (Fig. 5). Essa variável tende a combinar os efeitos complexos de diversas variáveis ecológicas, fisiológicas e comportamentais, e uma análise utilizando diretamente essas variáveis (apesar das dificuldades em obtê-las para as diversas espécies) tende a melhorar o ajuste e explicar ainda melhor o destino final das espécies (CARDILLO & LISTER 2002).

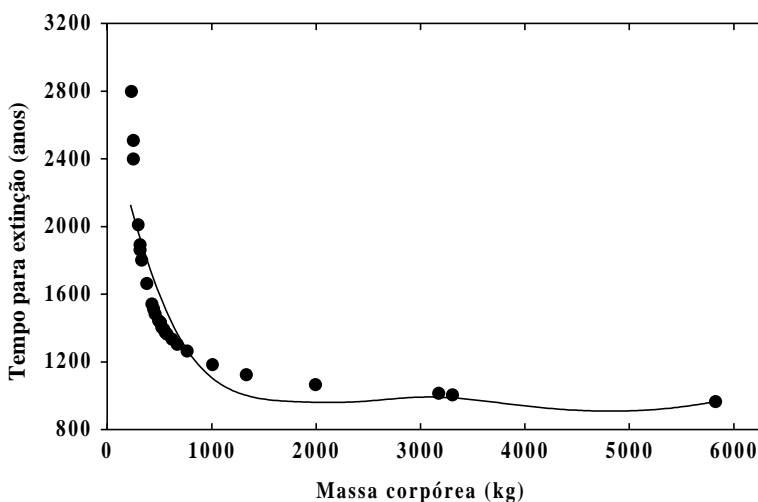


Figura 5. Relação entre tempo para extinção e tamanho do corpo, para 27 espécies que se extinguíram segundo o modelo macroecológico.

CONCLUSÕES

O modelo (macro)ecológico apresentado neste estudo é, sem dúvida, bastante simples e geral em diversos aspectos:

1. é determinístico, ou seja, não admite flutuações aleatórias dos parâmetros ao longo do tempo, como seria de se esperar na natureza (ver GOTELLI 1999). Nesse caso, mesmo que a população de presas não seja extinta (em cenários onde há uma forte interação entre as abundâncias das populações de presa e predador – ver Fig. 3), observa-se uma drástica redução na abundância da presa que pode levá-la, secundariamente, à extinção;

2. os parâmetros das presas são estimados pelo tamanho corpóreo e não por dados arqueológicos, como os de ALROY (2001). Embora essas relações sejam robustas, elas possuem grandes variações residuais, de modo que os valores reais das espécies podem ser sub-estimados ou super-estimados (ver BROWN 1995). Mas, pelo menos em relação à densidade inicial, esse parâmetro foi colocado no seu máximo (ou seja, o limite superior do envelope de restrição), de modo que as abundâncias iniciais

reais devem ser apenas menores do que as utilizadas no modelo, o que reduziria ainda mais os tempos para extinção;

3. o modelo trata as 41 espécies de presas independentemente, e não há parâmetros ligando-as em função de competição, de modo que mudanças em uma delas não causam aumento nas demais espécies. Por exemplo, a eliminação de uma espécie de Bisão por atividades de caça deve causar, na verdade, um aumento na abundância de outras espécies com padrões de herbivoria semelhantes, já que houve um relaxamento na pressão de competição;

4. o modelo trata a região como um todo, ao contrário do modelo de ALROY (2001), que simula um processo de difusão espacial dos caçadores ao longo do tempo. A principal consequência dessa diferença é que o tamanho final em equilíbrio (K) da população humana, definido por padrões macroecológicos (i.e., 30.000.000) é bem superior ao proposto no cenário da *Blitzkrieg* original. Entretanto, no modelo original simulado por ALROY (2001), a população humana, embora menor (não excedendo 1.000.000) exercia suas atividades ao longo da frente de expansão, eliminando as faunas em escala *local*, e não regional. Segundo um dos cenários simulados por ALROY (2001), os dois processos devem gerar de fato resultados compatíveis.

Entretanto, mesmo considerando esses fatos, os resultados dos dois modelos são bastante similares e convergentes. Assim, apesar das muitas incertezas na definição dos parâmetros das presas em potencial (em função do caráter macroecológico do modelo) e de sua simplicidade ecológica e computacional, os resultados corroboram estudos recentes (HOLDAWAY & JACOMB 2000; ROBERTS *et al.*, 2001; ALROY 2001) e ilustram a robustez do cenário de sobrematança como explicação para a extinção da megafauna no final do Pleistoceno.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a José Alexandre F. Diniz, Luis Maurício Bini, Fabrício D'Ayala Valva, Natália Mundin Tôrres e Thiago F. L. V. B. Rangel pela revisão de diferentes versões do manuscrito. Nosso programa de pesquisa em macroecologia e ecologia teórica vem sendo continuamente apoiado pelo CNPq, CAPES e FUNAPE (UFG).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALROY, J. 2001. A multispecies overkill simulation of the end-pleistocene megafaunal mass extinction. **Science** **292**: 1893-1896.

BECK, M. W. 1996. On discerning the cause of late Pleistocene megafaunal extinctions. **Paleobiology** **22**: 91-103.

BEISSINGER, S. R. 2000. Ecological mechanisms of extinction. **Proceedings of National Academy of Science USA** **97**: 11688-11689.

BONATO, S. L. & SALZANO, F. M. 1997. A single and early migration for the people of the Americas supported by mitochondrial DNA sequence data. **Proceedings of National Academy of Science USA** **94**: 1866-1871.

BROWN, J. H. 1995. **Macroecology**. Chicago University press, Chicago.

BROWN, J. H. & LOMOLINO, M. 1998. **Biogeography**. 2nd. Ed. Sinauer press, Massachusetts.

CAMPBELL, B. 1998. **Human Ecology**. 2nd. Ed. Aldine de Gruyter, New York.

CARDILLO, M. & LISTER, A. 2002. Death in the slow lane. **Nature** **419**: 440-441.

CHARLES, R. 1997. The exploitation of Carnivores and other fur-bearing mammals during the north-western European late upper palaeolithic and Mesolithic. **Oxford Journal of Archaeology** **16**: 253-276.

CHOQUENOT, D. & BOWMAN, D. M. J. S. 1998. Marsupial megafauna, aborigines and the overkill hypothesis: application of predator-prey models to the question of Pleistocene extinction in Australia. **Global Ecology and Biogeography** **7**: 167-180.

DAVIS, M. B. & SHAW, R. G. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. **Science** **292**: 673-677.

DAYTON, L. 2001. Mass extinctions pinned on Ice Age hunters. **Science** **292**: 1819.

DIAMOND, J. 2000. Enhanced: Blitzkrieg against Moas. **Science** **287**: 2170-2171.

FIELD, J. & FULLAGAR, R. 2001. Archaeology and Australian megafauna. **Science** **294**: 7.

FOLEY, R. 1991. **Apenas mais uma espécie única**. EDUSP, São Paulo.

FRISSEON, G. C. 1998. Paleoindian large mammals hunters of the plains of North América. **Proceedings of National Academy of Science USA** **95**: 14576-14583.

GOTELLI, N. 1999. **A Primer of Ecology**. Sinauer, Massachussets.

COHEN, J. E. 1995. Population growth and Earth's human carrying capacity. **Science** **269**: 341-346.

GRAHAM, R. W. *et al.* 1996. Spatial response of mammals to late quaternary environmental fluctuations. **Science** **272**: 1601-1606.

GRAYSON, D. K. 2001. Did human hunting cause mass extinction? **Science** **294**: 1459-1462.

HAYNES, G. 2002. The catastrophic extinction of North American mammoths and mastodons. **World Archaeology** **33**: 391-416.

HOLDAWAY, R. N. & JACOMB, C. 2000. Rapid extinction of the Moas (Aves: Dinornithiformes): model, test and implications. **Science** **287**: 2250-2254.

KUSIMBA, S. B. 1999. Hunter-gatherer land use patterns in late stone age East Africa. **Journal of Anthropological Archaeology** **18**: 165-200.

MARSHALL, L. G. 1988. Extinction. In: MYERS, A. A. & GILLER, P. S. (eds.). *Analytical Biogeography*. Chapman & Hall, London, pp. 219-254.

MELTZER, D. J. 1995. Monte Verde and the Pleistocene peopling of the Americas. **Science** **276**: 754-755.

MILLER, G. H. *et al.* 1999. Pleistocene extinction of *Genyornis newtoni*: human impact on Australian megafauna. **Science** **283**: 205-208.

MIOTTI, L. & SALEMNE, M. 1999. Biodiversity, taxonomic richness and specialists-generalists during late-Pleistocene – Early Holocene times in Pampa and Patagonia (Argentina, Southern South America). **Quaternary International** **53/54**: 53-68.

PETERS, R. H. 1983. **The ecological significance of body size**. Cambridge University press, Cambridge.

POPE, K. O., HONDT, S. L. & MARSHALL, C. R. 1998. Meteorite impact and the mass extinction of species at the Cretaceous/Tertiary boundary. **Proceedings of National Academy of Science USA** **95**: 11028-11029.

POWELL, E. A. 2002. Curtains for overkill. **Archaeology** **55**: 16-16.

RAUP, D. M. 1991. **Extinction: bad genes or bad luck?** Oxford University press, Oxford.

REYNOLDS, P. S. 2002. How big is a giant? The importance of method in estimating body size of extinct mammals. **Journal of Mammalogy** **83**: 321-332.

ROBERTS, R. G. *et al.* 2001. New ages for the last Australian megafauna: continent-wide extinction about 46,000 years ago. **Science** **292**: 1888-1892.

SCHUSTER, S. & SCHULE, W. 2000. Anthropogenic causes, mechanisms and effects of Upper Pliocene and Quaternary extinctions of large vertebrates. **Oxford Journal of Archaeology** **19**: 223-239.

STUART, A. J. 1991. Mammals extinctions in the late Pleistocene of northern Eurasia and North America. **Biological Reviews of Cambridge Philosophical Society** **66**: 453-562.

WARD, P. D. 1997a. **O Fim da Evolução: extinções em massa e a preservação da biodiversidade**. Campus, Rio de Janeiro.

WARD, P. D. 1997b. **The call of distant mammoths: Why the Ice Age mammals disappeared**. Copernicus/Springer-Verlag, New York.

ZIMOV, S. A. *et al.* 1995. **Steppe-tundra transition**: a herbivore-driven biome shift at the end of Pleistocene. *American Naturalist* **146**: 765-794.