

¿ARTE RUPESTRE DE LA MEGAFUNA DE LA EDAD DE HIELO EN LA AMAZONIA COLOMBIANA?

José Iriarte¹, Michael J. Ziegler², Alan K. Outram¹, Mark Robinson¹, Patrick Roberts², Javier Aceituno³, Gaspar Morcote-Ríos⁴, T. Michael Keeseey

¹ *Department of Archaeology, Exeter, University of Exeter, United Kingdom*

² *Max Planck Institute for the Science of Human History, Germany*

³ *Departamento de Antropología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia*

⁴ *Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia*

Resumen

El arte rupestre ha desempeñado un papel importante en la arqueología del Pleistoceno. Las representaciones de megafauna han acompañado a los primeros contextos arqueológicos en todos los continentes, revelando una interrelación fundamental entre los primeros seres humanos y la megafauna durante la expansión humana global, a medida que se humanizaban paisajes desconocidos y se construían identidades en nuevos territorios. Sin embargo, la identificación de la megafauna extinguida a partir del arte rupestre ha sido una cuestión controvertida. En este artículo examinamos las posibles representaciones de megafauna en el arte rupestre de la Serranía de la Lindosa (Colombia), que incluyen un perezoso gigante, un gomfótero, un camélido, caballos y ungulados de tres dedos con tronco. Concluimos que hay motivos sólidos para considerarlos arte rupestre de la Edad de Hielo basándonos en i) la apariencia naturalista y los rasgos morfológicos diagnósticos de las imágenes de animales, ii) las fechas arqueológicas del Pleistoceno tardío de la Lindosa que confirman la contemporaneidad de los humanos y la megafauna, iii) la recuperación de pigmentos ocre en los estratos arqueológicos del Pleistoceno tardío, iv) la presencia de megafauna identificada en la región durante el Pleistoceno tardío, tal y como atestiguan los registros paleontológicos, y v) la representación generalizada de megafauna extinta en el arte rupestre a lo largo de todas las Américas. Nuestros hallazgos contribuyen a la imagen emergente de una considerable variación geográfica y estilística del arte rupestre geométrico y figurativo de las primeras ocupaciones humanas en toda América del Sur. Por último, discutimos las implicaciones de nuestros hallazgos para entender la historia humana temprana de América del Sur.

Palabras clave: Pleistoceno; arte rupestre; megafauna, Amazonia, poblamiento de las Américas

INTRODUCCION

El arte rupestre ha desempeñado un papel importante en la arqueología del Pleistoceno, desde las discusiones sobre los orígenes de la "modernidad" del comportamiento hasta la naturaleza de las relaciones entre humanos y animales. Las representaciones de megafauna han acompañado a los contextos arqueológicos de los primeros humanos en todos los continentes (por ejemplo, Malotki y Wallace 2011; Aubert et al. 2014; Taçon y Webb 2017), revelando una interrelación fundamental entre los primeros humanos y la megafauna durante su expansión humana global hacia nuevos entornos. Sin embargo, la identificación de la megafauna extinta a partir del arte rupestre ha sido una fuente de considerable debate para los arqueólogos de todo el mundo (Whitley D. S. 1999; Prous 2012; Bednarik 2013; Lewis 2017; Taçon y Webb 2017; Burney et al. 2020; Morcote-Ríos et al. 2021). Se han sugerido varias imágenes potenciales de megafauna en toda América (Whitley D. S. 1999; Castaño-Urbe y Van der Hammen 2005; Miotti y Carden 2007; Malotki y Wallace 2011; Paunero 2012; Troncoso et al. 2017; Beltrao y Locks 2006), aunque la identificación de los rasgos físicos diagnósticos de la supuesta megafauna es controvertida. La cuestión se complica aún más, ya que la mayoría de las pinturas no están fechadas directamente y, en el caso de las pocas que sí lo están, las edades son cuestionadas o han sido revisadas (Prous 2012; Fontugne et al. 2013; Bednarik 2014; Troncoso et al. 2017).

En este artículo, abordamos estas críticas, ampliamos la descripción de la megafauna que se realizó en el artículo de Morcote-Ríos et al. (2021), y argumentamos que hay motivos sólidos para considerar estas pinturas como megafauna de la Edad de Hielo. Nuestro razonamiento se basa en: (i) la presencia de una combinación de rasgos físicos sobresalientes que son exclusivos de las especies de megafauna examinadas, (ii) el solapamiento temporal de los humanos y las especies de megafauna identificadas en La Lindosa con base en las fechas de ocupación de esta región, (iii) el hecho de que todas las especies de megafauna consideradas existieron en el noroeste de Sudamérica, tal y como establecen los registros paleontológicos y arqueológicos, y (iv) la presencia de fragmentos de pigmento ocre en los niveles inferiores de nuestras excavaciones en La Lindosa que datan de 12.6 ka (años calibrados antes del presente utilizando IntCal20 (Ramsey 2009)). El artículo comienza con una introducción a la arqueología y al arte rupestre de la región en general. A continuación, se describe el arte rupestre de La Lindosa y las posibles representaciones de animales de la Edad de Hielo que se asemejan a un perezoso gigante, un gomfótero, un camélido, caballos y ungulados de tres dedos con tronco. Esto va acompañado de una breve revisión de las características físicas de los posibles candidatos a megafauna de la Edad de Hielo que vagaban por el noroeste de Sudamérica y más allá al final de la Edad de Hielo, tanto en contextos paleontológicos como arqueológicos. Por último, discutimos las implicaciones de nuestros hallazgos para entender la historia humana temprana de Sudamérica.

ARTE RUPESTRE TEMPRANO EN LAS AMÉRICAS, REGIÓN DE ESTUDIO Y BREVES ANTECEDENTES ARQUEOLÓGICOS

Una diversidad de sitios arqueológicos del Pleistoceno tardío/Holoceno temprano (PT-HT) a lo largo de Sudamérica ocurren en abrigos rocosos asociados con pinturas rupestres que incluyen imágenes naturalistas de animales, diseños geométricos y negativos de manos (Figura 1). La gran mayoría de las pinturas o grabados de estos sitios no han sido datados directamente. Se han hecho inferencias sobre la edad de las pinturas basándose en la presencia de gotas o fragmentos de pigmento, tabletas de ocre, lascas de piedra conteniendo pintura adherida o fragmentos caídos de pared de roca con pinturas recuperados de los primeros niveles estratigráficos de las excavaciones de los sitios en cuestión. En la América del Sur tropical, la Caverna da Pedra Pintada, en el bajo Amazonas, es un sitio clave que muestra una variedad de diseños geométricos. Los niveles basales de la cueva, que datan de ~13,1 ka, contienen pinturas ocre que presentan una composición química idéntica a la de las pinturas rupestres de la pared de la cueva (Roosevelt et al. 1996). Excavaciones más recientes en este sitio han desenterrado lascas cubiertas de pigmento rojo y fragmentos de hematita que datan de ~12,1-11,4 ka (Pereira y Moraes 2019). Los motivos figurativos en Cerro Gavilán en el Orinoco Medio se asocian a fechas de 10,4 ka (Scaramelli y Scaramelli 2017). El arte rupestre geométrico y figurativo también se muestra en varios abrigos rocosos de la región del Cerrado de Brasil (Santana

do Riacho, Boquete, Malhador, Gentio, Santa Elina, Serra da Diamantina, Toca da Bastiana en Serra da Capivara), donde se han encontrado abundantes restos de pigmentos preparados en capas datadas entre ~14-8,8 ka (Pessis 2003; d'Errico y Dubreuil 2005; Seda 2007; Prous 2012). En la misma región, Neves et al. (2012) excavaron una piedra laja con un petroglifo interpretado como antropomorfo filiforme (con tres dígitos y un falo) de un contexto arqueológico fechado en ~12,5 ka en el abrigo rocoso de Lapa do Santo. En el noroeste de Argentina, se ha registrado arte figurativo que probablemente represente guanacos en el sitio Hornillos 2, junto con una escultura de madera que posiblemente represente un camélido que ha sido fechada directamente en ~10,9 ka (Yacobaccio et al. 2014) y arte geométrico en Inca Cueva 4 en contextos arqueológicos que datan de ~11,4-12,6 ka (Podestá y Aschero 2012). Más al sur, en la Patagonia, se han asociado plantillas de mano, pinturas naturalistas de fauna extinta y guanacos, posibles huellas de pezuñas de caballos, así como diseños geométricos, con ocupaciones del PT-HT en varios sitios, entre ellos Piedra Museo, Cueva de las Manos, Los Toldos, Cerro Tres Tetos y El Ceibo (Aschero 2018; Fiore 2006; Miotti y Carden 2007; Paunero 2012).

De especial interés son las excavaciones de Castaño-Urbe y Van der Hammen (2005) en abrigos rocosos del cercano Parque Nacional de Chiribiquete, ~150 km al sur de La Lindosa. Especialmente importante es Abrigo del Arco. En este sitio se excavaron dos unidades de prueba: Abrigo del Arco I (1 x 1,5 m) y Abrigo del Arco II (2 x 3 m). En el Abrigo del Arco I, la datación de pequeños huesos de mamíferos carbonizados recuperados de una lente de carbón y ceniza produjo una fecha de ~23,5 ka. Este contexto también está asociado a fragmentos caídos de la pared de la roca (lajas) con óxido de hierro que posiblemente representan pintura y una semilla carbonizada de *Syagrus* sp. A 45 cm de profundidad, Abrigo del Arco I produjo fechas de ~39,3 ka, y por debajo de 50 cm, fechas de más de ~40 ka. En el Abrigo del Arco II, el carbón de una lente de carbón y ceniza a 25 cm por debajo de la superficie produjo una fecha de ~26,4 ka, mientras que el nivel basal a 50 cm por debajo de la superficie produjo fechas de más de ~40 ka. Los autores propusieron que el contexto fechado en ~23,5 ka del Abrigo del Arco I representa probablemente la primera ocupación humana de la región. Sin embargo, la afiliación cultural de estas primeras fechas es ambigua. Carecen de artefactos líticos y los contextos se basan en una única fecha con un amplio intervalo de confianza. Hasta que se lleven a cabo excavaciones más detalladas en la región, en la actualidad, la colonización establecida con seguridad en la región proviene de nuestras excavaciones en La Lindosa, que datan de ~12,6 ka (Morcote-Ríos et al. 2021).

En cuanto a la cronología relativa del arte rupestre de Chiribiquete, Castaño Uribe (2019) ha creado una secuencia de arte rupestre denominada Tradición Cultural de Chiribiquete (TCC). Propone que la fase más temprana de la TCC, correspondiente al primer asentamiento de Chiribiquete, que se denomina fase Ajaju, se caracteriza principalmente por el arte figurativo realista. Sostiene que no se desarrolló *in situ*, sino que llegó a la región como un estilo figurativo ya consolidado. En cuanto a la relación de este arte con otras partes de Sudamérica tropical, Castaño Uribe (2019) argumenta que la fase Ajaju tiene una estrecha relación con la Tradición Planalto del centro de Brasil (Baeta y Prous 2017) con base en la similitud de las representaciones zoomorfas dominadas por cérvidos y aves.

Nuestro sitio de estudio, la Serranía de la Lindosa es un afloramiento rocoso de 20 km² ubicado en el Departamento del Guaviare, en el noroeste de la Amazonía colombiana. Está situado a lo largo de las orillas del río Guayabero/Guaviare en el actual ecotono de transición entre las sabanas del Orinoco y la selva amazónica. Los primeros informes sobre arte rupestre se remontan a los años 40, cuando el explorador francés Alain Gheerbant (1997) los registró durante una expedición en busca del nacimiento del río Orinoco. Desde la década de 1980 se han realizado estudios posteriores en Cerro Azul, Nuevo Tolima y Raudal del Guayabero, lo que ha dado mayor visibilidad arqueológica al arte rupestre y ha atraído la atención de investigadores nacionales e internacionales (Botiva 1986; Urbina y Peña 2016; Castiblanco 2020). Las primeras excavaciones en La Lindosa fueron realizadas por Correal (1990) en el abrigo rocoso pintado de Angosturas II en el Raudal del Guayabero, que fue fechado por radiocarbono entre ~8,1 - 4,0 ka. Durante tres temporadas arqueológicas de campo (2015, 2017 y 2018), realizamos excavaciones en tres abrigos rocosos (Cerro Azul, Cerro Montoya y Limoncillos), donde se recuperaron artefactos líticos, semillas carbonizadas, restos animales, fragmentos de ocre y carbón vegetal en los depósitos estratigráficos de estos sitios (Morcote-Ríos et al. 2021). La datación de estos sitios permitió establecer el marco cronológico del arte rupestre de La Lindosa, con fechas que van desde el Pleistoceno Tardío ~12,6 ka hasta la llegada europea ~1478-

1642 d.C. (Morcote-Ríos et al. 2021). La tecnología lítica de los estratos arqueológicos más tempranos consiste en una tecnología unifacial expeditiva compuesta principalmente por pequeñas (>7 cm de longitud) lascas usadas y retocadas realizadas sobre chert y cuarzo locales. Los restos faunísticos y vegetales apuntan a una economía generalizada de explotación de medios acuáticos y terrestres, dominada por peces, pequeños mamíferos y reptiles, así como por una diversidad de palmeras y frutos arbóreos (Morcote-Ríos et al. 2021). Durante nuestro reciente estudio de la región, también descubrimos toda una nueva sección de la zona occidental de La Lindosa con cinco nuevos paneles a lo largo de ~1 km de paredes rocosas orientadas NW-SE, y situadas a ~350 metros sobre el nivel del mar.

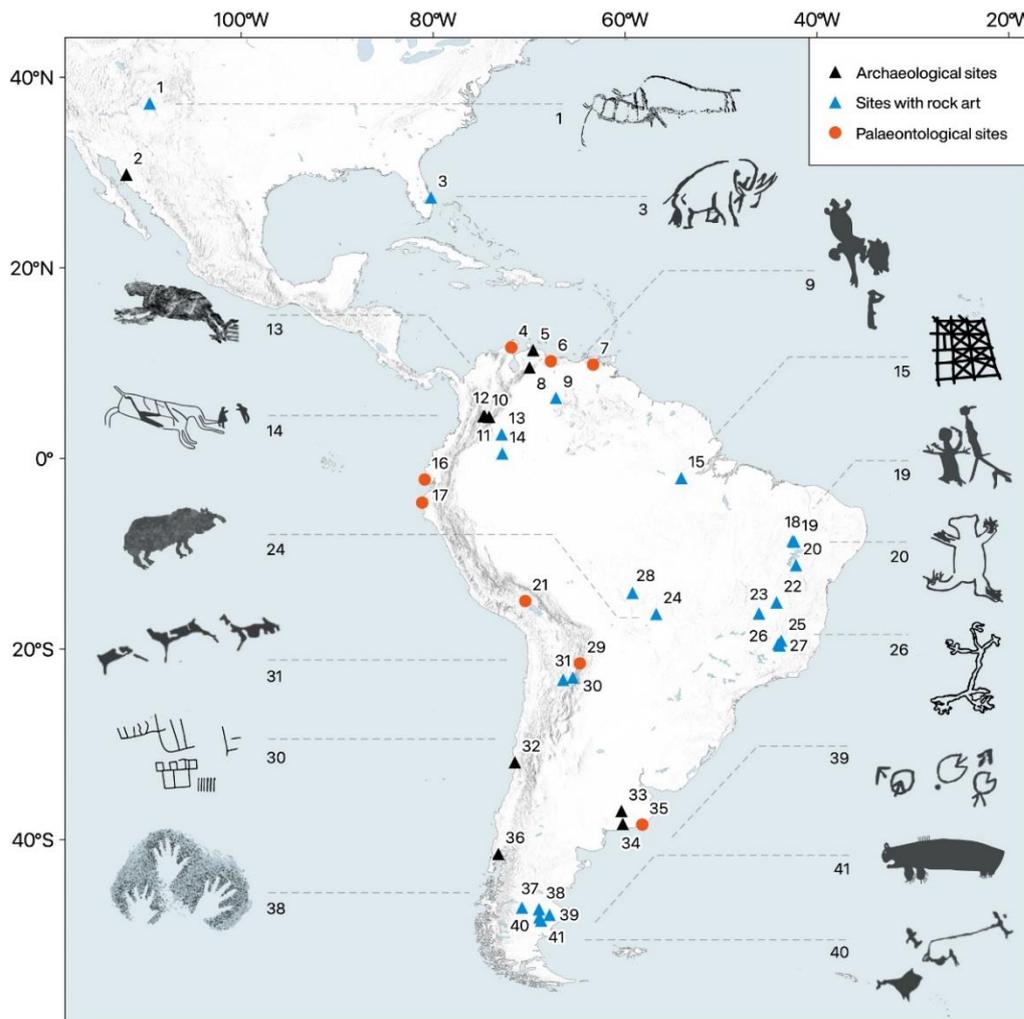


Figura 1. Mapa de las Américas que muestra los sitios arqueológicos, el arte rupestre y portátil, y los sitios paleontológicos más importantes del PT-HT mencionados en el texto, en los que se ha documentado o representado la megafauna de la Edad de Hielo. 1. Upper Sand Island. 2. Fin del Mundo. 3. Playa de Vero. 4. Formacion Ware. 5. Taima-taima. 6. Lago de Valencia. 7. El Breal de Orocuál. 8. El Vano. 9. Cerro Gavilán. 10. Totumo. 11. Pubenza. 12. Tibitó. 13. Serranía la Lindosa. 14. Chiribiquete. 15. Caverna da Pedra Pintada. 16. Tanque Loma. 17. Talara. 18. Serra da Capivara. 19. Toca da Bastiana. 20. Bahía. 21. Casa del Diablo. 22. Lapa do Boquete. 23. Lapa do Gentio. 24. Santa Elina. 25. Santana do Riacho. 26. Lapa do Santo. 27. Región de Lagoa Santa. 28. Abrigo do Sol. 29. Tarija. 30. Cueva del Inca. 31. Hornillos 2. 32. Los Vilos. 33. Campo Laborde. 34. Arroyo Seco 2. 35. Centinela del Mar. 36. Monte Verde. 37. Cueva de las Manos. 38. Los Toldos. 39. Piedra Museo. 40. Cerro Tres Tetas. 41. El Ceibo.

EL ARTE RUPESTRE DE LA LINDOSA

Los paredones de La Lindosa contienen miles de pinturas que, junto con las reportadas para el Parque Nacional Chiribiquete, representan una de las regiones más ricas en arte rupestre de América (Figura 1) (Botiva 1986; Castaño-Urbe y Van der Hammen 2005; Urbina y Peña 2016; Castaño Uribe 2019; Castiblanco 2020). A diferencia de los artistas del Paleolítico Superior de Europa, que eligieron pintar en cavernas profundas y oscuras, estos primeros habitantes de la Amazonia pintaron en abrigos rocosos abiertos. La conservación de las pinturas es muy variable, ya que las imágenes se desvanecen o se pierden cuando están expuestas a la intemperie, mientras que los paneles protegidos del viento y la lluvia dominantes conservan su vitalidad. Las paredes verticales de roca alcanzan hasta diez metros de altura. Algunas contienen paneles empotrados u "ocultos" que no pueden verse desde el nivel del suelo. Las pinturas de estos paneles sólo son visibles hoy en día para un escalador experimentado con el equipo adecuado o con la ventaja de la tecnología de los drones. Las imágenes pintadas de lo que parecen ser escaleras o andamios quizás proporcionen pistas sobre cómo los primeros artistas utilizaron los recursos naturales para llegar a estos lugares.

Los pigmentos ocres proporcionan el característico color rojizo-terracota de las pinturas. Los motivos más abundantes representados en La Lindosa son antropomorfos, zoomorfos, florales y geométricos. Muchas de las imágenes parecen representar escenas de caza y rituales, mostrando a los humanos interactuando con las plantas y los animales del bosque y la sabana. Las pinturas de animales consisten en contornos naturalistas y/o diseños rellenos (Figura 2). Es evidente que los artistas de La Lindosa reconocían la importancia de ciertos detalles de la fisiología y el comportamiento para señalar taxones específicos para el público. El realismo de las representaciones permite la identificación taxonómica de una diversidad de grupos zoológicos, como peces, rayas, tortugas, caimanes, capibaras, ciervos, puercoespines, felinos, posibles cánidos, monos y aves, entre otros.

Los animales suelen representarse de perfil, aunque algunos de ellos, como los reptiles, se muestran característicamente vistos desde arriba. Los animales pueden representarse individualmente, con sus crías o en grupo. Se les muestra corriendo (ciervos), saltando o trepando a los árboles (monos), o de pie. Algunos de los animales se representan haciendo acrobacias y hay escenas de movimiento creadas al mostrar al mismo animal en diferentes posiciones de su acto acrobático - proporcionando una sensación de movimiento. Predominan ciertos elementos figurativos y escenas particulares, lo que indica que estos antiguos artistas compartían códigos gráficos. Entre esta rica variedad pictórica de animales hay algunas imágenes intrigantes que parecen representar a la megafauna extinguida, como un perezoso terrestre gigante, un gomfótero, camélidos, caballos y ungulados de tres dedos con troncos que guardan cierto parecido con algunas especies de megafaunas extintas como el *Xenorhinotherium* o la *Macrauchenia*. A continuación describimos con detalle estas posibles pinturas de megafauna de la Edad de Hielo y ofrecemos un resumen de los contextos paleontológicos y arqueológicos de estos taxones animales que apoyan su identificación en los paneles.

Perezoso terrestre gigante (Megatheriidae)

Esta pintura se encuentra en Cerro Azul, en la sección central del panel conocido localmente como "Panel de las Dantas" (Figura 2), ya que la pared está dominada por dos dantas de tamaño casi natural, que parecen estar enfrentadas. Este panel incluye el intrigante animal representado en la figura 3. Su morfología general, su cabeza grande, su *rostrum* corto, su tórax robusto, el reducido número de dedos en el pie y sus garras prominentes recuerdan a un perezoso terrestre gigante. Presentado en posición cuadrúpeda, los considerables antebrazos parecen ser más largos que las extremidades posteriores. La mano consta de tres a cuatro dedos extendidos distalmente, mientras que el pie parece tener cinco dígitos con orientación variada. Tres líneas transversales compartimentan el cuerpo en cuatro partes y dan a la figura un aspecto de textura superficial. La marca blanca de la cabeza parece representar un ojo. Detrás de la cabeza parece haber unas protuberancias a lo largo de la superficie dorsal que podrían representar una escápula prominente y la musculatura del hombro. El animal está acompañado por una cría y rodeado de hombres animados en miniatura, algunos de los cuales extienden sus brazos hacia el cuadro. La relación del animal con los hombres parece ser fundamental para el mensaje del artista. Los hombres ilustrados, comparativamente más pequeños,

que acompañan al animal parecen proporcionar una perspectiva de escala que señala el gran tamaño del espécimen.

Aunque Urbina y Peña (2016) creen que la imagen representa a un carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*), hay rasgos morfológicos significativos característicos del extinto perezoso gigante de tierra que se representan en la pintura. La morfología general y el tamaño aparente del animal pintado también tiene cierto parecido con los taxones de ursídeos extintos (i.e., *Arctotherium wingei*), que se conocen en localidades de PT-HT en América Central (Schubert et al. 2019) y en el noroeste de Sudamérica (Rincón y Soibelzon 2007). Cabe destacar que el úrsido existente (*Tremarctos ornatus*) se ha documentado en sitios del Holoceno en Colombia fechados entre ~4,0 y 2,7 ka (Rincón y Soibelzon 2007). Sin embargo, a pesar de la aparente falta de una cola pronunciada, los antebrazos alargados y un número reducido de dígitos en la mano en la pintura son características anatómicas generalmente disímiles al extinto *Arctotherium* sudamericano y más consistentes con los taxones de perezosos terrestres gigantes. Además, en el yacimiento arqueológico de Santa Elina se recuperaron tres osteodermos del perezoso terrestre gigante *Glossotherium lettsomi* aplanados por abrasión y perforados como colgantes en niveles que datan del 27ka (Vialou y Vialou 2019).



Figura 2. Panel de Las Dantas en Cerro Azul, La Lindosa (flecha señalando la pintura del perezoso gigante propuesto).

Xenarthra representa un clado diverso de mamíferos placentarios con más de 90 géneros reconocidos en el registro fósil de Sudamérica y Centroamérica desde la transición Eoceno/Oligoceno (Pujos François et al. 2012). Dentro de la familia Megatheriidae, los géneros *Megatherium* y *Eremotherium* incluyen a los más grandes de los perezosos terrestres extintos que fueron prominentes en el paisaje sudamericano durante la Edad de los Mamíferos Terrestres Sudamericanos (SALMA) del Lujaniano [~.130 - .011 Ma] (Cione et al. 2009; Cione et al. 2015; Defler 2019) y probablemente sobrevivieron hasta el Holoceno temprano (Barnosky y Lindsey 2010). Los megaterios, como *Megatherium* y *Eremotherium*, consistían en taxones (i.e., *M. americanum*, y *E. laurillardii*) que podían pesar entre 4 y 6 toneladas (Fariña et al. 1998) y alcanzar los 6 metros de longitud (Dantas y Cozzuol 2016; Defler 2019). Muchos perezosos terrestres extintos presentan características anatómicas similares (por ejemplo, antebrazos alargados, enormes garras curvas, pecho en forma de barril). Sin embargo, los perezosos terrestres gigantes extintos no son morfológicamente homogéneos y existe un conjunto de características esqueléticas que distinguen a esta megafauna. Al igual que el milodóntido *Glossotherium*, el *Megatherium* andino tenía típicamente un rostrum corto y una postura más cuadrúpeda que otras especies de Sudamérica (Pujos F 2008; Figueroa 2016). Entre los megaterios, la mano de *Megatherium* se caracteriza por tener cuatro dígitos prominentes (II-V) con un dígito vestigial I, mientras que *Eremotherium* posee tres dígitos (III-V) con dígitos vestigiales I y II

(De Iuliis y Cartelle 1994; Figueroa 2016). Los megaterios se diferencian de los milodóntidos que se consideran pentadáctilos conservando los dígitos I-V en la mano (Naish 2005). El animal pintado muestra unos antebrazos alargados y un número reducido de dígitos en la mano, que son características anatómicas consistentes con algún perezoso terrestre gigante extinto.

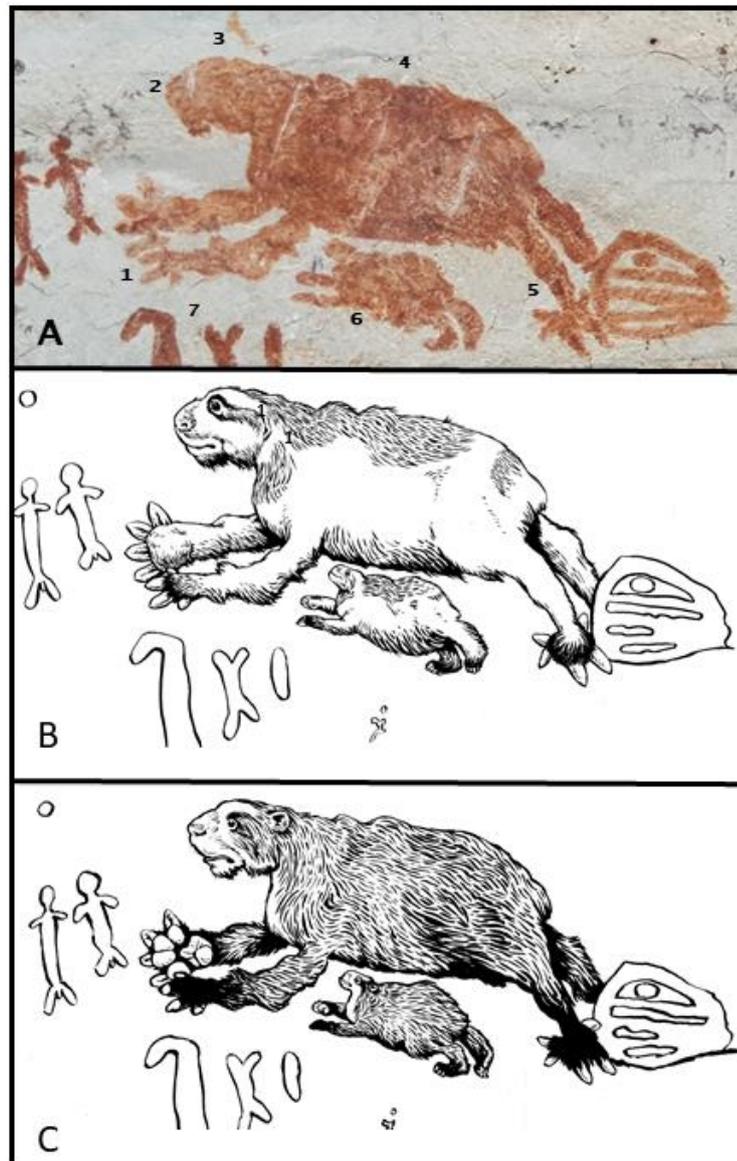


Figura 3. A. Pintura de posible perezoso gigante en La Lindosa: 1. Garras macizas, 2. Rostrum corto, 3. Cabeza grande, 4. Tórax robusto, 5. Pies invertidos, 6. Cría, 7. Hombres en miniatura. B. Reconstrucción artística de *Eremotherium* siguiendo el modelo de su pariente vivo más cercano, *Bradypus*. C. Reconstrucción artística de *Arctotherium* a partir de su pariente vivo más cercano, *Tremarctos ornatus* (Mike Keesey).

Los pedios de ambos géneros de megaterios demuestran una pérdida o reducción de los dígitos II-I (Toledo et al. 2018), mientras que las especies de *Glossotherium* conservan cuatro dígitos perdiendo únicamente el dígito I (Püschel et al. 2017). Sin embargo, una de las modificaciones más distintivas que comparten todos los perezosos terrestres mencionados anteriormente es la pedolateralidad de la pes. La pedolateralidad se caracteriza por un pie habitualmente invertido en el que la superficie dorsal del pie se orienta lateralmente y la superficie plana del pie se orienta medialmente (McDonald 2012; Toledo et al. 2018). La orientación modificada de los dígitos en el pie facilitó un modo único de locomoción terrestre en el que el peso del animal era soportado en gran

medida por el dígito V y un calcáneo agrandado que se extiende posteriormente. La rotación de los dedos en el pie y el calcáneo prominente podrían explicar la variada orientación de este rasgo representado en la pintura. Con unas extremidades traseras que a menudo promovían una postura bípeda, *Megatherium* probablemente ocupaba praderas abiertas y entornos áridos a semiáridos moderadamente arbolados (Bargo 2001; Green y Kalthoff 2015). Se considera que *Eremotherium* está mejor adaptado a los hábitats boscosos semitropicales o tropicales (De Iuliis et al. 2001). Las especies fosoriales de *Glossotherium* suelen estar asociadas a hábitats templados abiertos (Boscaini et al. 2020). En conjunto, los perezosos terrestres gigantes panamericanos *Eremotherium*, *Megatherium* y *Glossotherium* tuvieron una distribución geográfica generalizada y se encuentran entre los taxones de megafauna más comunes encontrados en sitios del Pleistoceno y del Holoceno temprano en todas las regiones tropicales y ecuatoriales de América del Sur (Tito 2008; Figueroa 2016). Existe un solapamiento temporal entre los registros de la llegada de los primeros humanos a Sudamérica y la extinta megafauna del perezoso gigante de tierra (Barnosky y Lindsey 2010) que muestra una compleja relación que incluye la caza (Campo Laborde: Politis et al. 2019) y el carroñeo (Borrero y Martín 2012) de estos grandes megaherbívoros. En el noroeste de Sudamérica, se recuperaron fósiles de *Glossotherium* en el yacimiento de Taima-Taima, en las sabanas venezolanas, y se dataron entre ~15,2-17,3 ka (Bryan et al. 1978; Gruhn y Bryan 1984). Cerca de Taima-Taima, se encontraron fósiles de *Eremotherium rusconi* en la localidad de El Vano, fechados directamente en ~11,8 ka y asociados a artefactos de El Jobo (Jaimes Quero 2003). En Colombia, el registro fósil de la localidad de Pubenza incluye elementos fragmentarios de *Megatherium* así como elementos arqueológicos de obsidiana que sugieren la presencia de actividad humana (Cadena 2014). En el yacimiento de Totumo se han excavado fósiles de perezosos terrestres de adultos y juveniles asociados a artefactos líticos que se correlacionan con una fecha directa en un hueso de gomfótero [*Natiomastodon* sp.?] que arrojó una fecha de aproximadamente ~7,0 ka (Correal y Van der Hammen 2003). Es necesario realizar más dataciones de este conjunto óseo para confirmar esta anómala fecha tardía de supervivencia de la megafauna en el Holoceno. Aunque se sabe relativamente poco sobre el comportamiento o la estructura social de los perezosos terrestres gigantes extintos, las nuevas pruebas procedentes de una localidad monotípica del Pleistoceno tardío, Tanque Loma, en la costa suroccidental de Ecuador, proporcionan información sobre la posible naturaleza gregaria de estos megafaunas.

Proboscídeo (Gomphotheriidae)

Situado en la recién descubierta sección de paredes pintadas en los flancos occidentales de La Lindosa, nuestro equipo encontró una representación animal que es sugestiva de un proboscídeo (Figura 4). En vista lateral, la imagen silueteada está compuesta por una cabeza relativamente detallada y una parte posterior robusta. En general, la cabeza es más corta dorsoventralmente que anteroposteriormente. La cabeza presenta un ápice redondeado y está acentuada por una protuberancia semicurva que puede denotar unas orejas acampanadas. Una proboscíde muscular se estrecha hasta su extremo distal que parece bifurcado y podría representar los "dedos" en la punta del tronco prensil. Aunque el espécimen no tiene elementos postcraneales discernibles ni la presencia de colmillos característicos, muestra otros rasgos anatómicos representativos de los gomfoterios sudamericanos, como una proboscíde distintiva, una mandíbula que no está claramente abatida y una cabeza moderadamente abombada. Se han identificado otros posibles proboscídeos en varios soportes de arte rupestre y portátil en América. En el cercano Parque Nacional de Chiribiquete, una figura zoomorfa con claros colmillos ha sido identificada tentativamente como un "elefante" (Castaño-Urbe y Van der Hammen 2005). Se han registrado petroglifos de proboscídeos en el yacimiento de la isla de Upper Sand en Utah (Malotki y Wallace 2011) y una imagen grabada de un proboscídeo fue grabada en un hueso fósil fragmentado recogido en la playa de Vero en Florida (Purdy et al. 2011) (pero véase Bednarik 2014 para una revisión crítica) (Figura 1).

Los proboscídeos sobrevivieron en Norteamérica desde el Mioceno medio y probablemente se dispersaron hacia Sudamérica durante el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI), donde los taxones de gomótero derivados persistieron hasta el Holoceno temprano (Ferretti 2008b; Prothero et al. 2008; Mothé et al. 2017). En concreto, los gomóteros son los únicos proboscídeos reconocidos en el registro fósil del Pleistoceno a principios del Holoceno de Sudamérica y están representados por las dos especies *Cuvieronius hyodon* y *Notiomastodon platensis* (Mothé et al. 2012; Lucas et al. 2013). En comparación con los miembros más basales del orden, las dos especies de *Cuvieronius* y

Notiomastodon tenían un cráneo braquicéfalo/corto con una frente grande y una mandíbula brevístrois/reducida (Ferretti 2008a; Mothé et al. 2013). La mandíbula de estos gomfoterios neotropicales está orientada de forma relativamente horizontal y tiene síntesis mandibulares que no están fuertemente abatidas, lo que se correlaciona con la ausencia de colmillos inferiores (Lucas et al. 2013). Aunque hay diferencias significativas en la morfología de la mandíbula y la dentición de *Cuvieronius hyodon* y *Notiomastodon platensis* (véase Cozzuol et al. 2012; Mothé et al. 2013), la imagen del animal pintado en La Lindosa muestra rasgos craneales consistentes con estos gomfoterios sudamericanos. Entre *Cuvieronius hyodon*, los rasgos característicos incluyen un cráneo deprimido y alargado, así como una cresta parieto-occipital ampliada lateralmente (Lucas et al. 2013; Mothé et al. 2017). En comparación, *Notiomastodon platensis* muestra un cráneo más alto con una región parieto-occipital ampliada (Mothé et al. 2012; Mothé et al. 2019). Aunque no hay información sobre la morfología de la probóscide de los gomphotheres sudamericanos del Cuaternario, los proboscídeos existentes *Elephas maximus* (elefante asiático) y *Loxodonta africana* (elefante africano de monte) tienen uno o dos rasgos similares a dedos en la punta de sus trompas, respectivamente (Shoshani 2002). Junto con la probóscide flexible, estos "dedos" son capaces de agarrar la vegetación y facilitar la alimentación.



Figura 4. A. Pintura de Gomphothere en La Lindosa: 1. probóscide, 2. dedos, 3. orejas acampanadas?, 4. cabeza moderadamente abombada. B. Reconstrucción artística (Mike Keesey).

En Sudamérica, *Notiomastodon platensis* tenía una distribución más amplia que *Cuvieronius hyodon*, que estaba restringido en gran medida a la región andina, pero con dietas igualmente mixtas (i.e., bosques, mixtos, pastizales) (Ferretti 2008b; Domingo et al. 2012; Asevedo et al. 2021). A pesar de que sus distribuciones geográficas se superponen en las regiones media y noroeste, estos gomorfos sudamericanos rara vez se han registrado en la misma localidad (Lucas et al. 2013; Mothé et al. 2017). *Notiomastodon platensis* tiene un registro continuo a lo largo del Pleistoceno temprano hasta su extinción a principios del Holoceno, que probablemente se atribuye en parte a los primeros seres humanos en América del Sur. Mothé et al. (2020) reportan evidencia de matanza de megafauna por parte de los humanos representada por una herramienta perforadora incrustada en el cráneo de una cría de *Notiomastodon platensis* de la localidad de Lagoa Santa en Brasil. *Cuvieronius* también está presente en el yacimiento de Monte Verde, datado en ~14,6 ka (Borrero 1997; George et al. 2005).

Actualmente, la evidencia potencial más temprana de interacciones entre humanos y gomfoterios es en el noroeste de Sudamérica proviene del yacimiento de Pubenza en el río Magdalena Medio. Aquí las herramientas unificiales coexisten con restos de *Haplomastodon waringi* (= *Notiomastodon*) en estratos datados en ~19,9 y 16,2 ka (Correal Urrego et al. 2005). Muy cerca de Pubenza, en el yacimiento de Totumo., Correal (1993) desenterró un elemento circular que contenía *Haplomastodon* (= *Notiomastodon*). Mas investigaciones en este sitio son necesarias para confirmar estas fechas tempranas.

Caballo (Equidae)

Posibles representaciones de caballos fueron pintadas en el Panel 1 y en el Panel 3 de Cerro Azul (Figura 5) (véase también Urbina y Peña 2016), en las paredes adyacentes a nuestras excavaciones. El caballo del Panel 1 se encuentra en una cámara a 4 m sobre la superficie del suelo. Los caballos exhiben una cabeza grande y pesada y un cuello robusto característico de los caballos de la Edad de Hielo americana. Son ligeramente convexos en la región facial que va desde el frontal hasta la nariz, mientras que en el *Equus caballus* doméstico esto es mucho menos común, dependiendo de la raza, siendo tanto el cuello como la cabeza considerablemente más delgados. La cara esbelta y abombada se asocia a las razas de caballos árabes/persas, y la genómica antigua demuestra un aumento de la ascendencia árabe/persa en Europa desde principios del periodo medieval, llegando a ser común en el periodo de colonización europea de las Américas (Fages et al. 2019). Los caballos de los paneles 1 y 3 parecen tener crines rígidas y, aunque estas crines en forma de cepillo no son una característica esencial de un caballo de la Edad de Hielo, tales representaciones predominan, en marcado contraste con el *Equus caballus* doméstico. En general, la cabeza es relativamente grande en comparación con el cuerpo y las extremidades son robustas. En la pintura, no se aprecian los dedos en la parte más distal de las extremidades, lo que apoyaría a los équidos monodáctilos. Sin embargo, la identificación de los caballos de la Edad de Hielo no es sencilla, ya que los caballos se extinguieron a finales del Pleistoceno y posteriormente fueron reintroducidos por los europeos en América. A diferencia de Urbina y Peña (2016), que los interpretan como caballos europeos, nos inclinamos por la hipótesis de que se trata de caballos del Pleistoceno. Nuestro juicio se basa tanto en las características anatómicas de los caballos, como se ha señalado anteriormente, pero también en la observación de que la mayoría de las pictografías indígenas postcolombinas de caballos domésticos del Viejo Mundo *Equus caballus* están pintadas con jinetes humanos. Los jinetes humanos era el aspecto que más llamaba la atención y la curiosidad de los nativos americanos del Holoceno tardío cuando veían caballos por primera vez (Martínez 2009; Troncoso et al. 2017). Además, en el yacimiento PT-HT Piedra Museo se han registrado grabados que se asemejan a huellas de cascos (Carden 2009) (Figura 1).

En Sudamérica, Equidae tiene un prolífico registro fósil que abarca desde el Plioceno hasta el PT-HT (Barnosky y Lindsey 2010). La taxonomía de los équidos del Pleistoceno en Sudamérica es un tema de debate en curso centrado en los géneros o subgéneros reconocidos *Equus* (*Amerhippus*), *Hippidion*, así como un tercer género potencial, *Onohippidium*, propuesto por MacFadden (1997). Además, un estudio genético realizado por Orlando et al. (2008) cuestiona la validez de *Equus* (*Amerhippus*) y sugiere que no merece un subgénero separado dentro de los *Equus* vivos. Sin embargo, hay consenso en que *Equus* se originó en América del Norte y se dispersó a América del Sur como resultado de la GABI (MacFadden 2013) e *Hippidion* es endémico de América del Sur, pero su

origen es aún desconocido (Villavicencio et al. 2019). La aparición más temprana de caballos hippidiformes (*Hippidion devillei*) es del Plioceno tardío o Pleistoceno temprano de Uquia (Argentina: Prado et al. 1998), mientras que *Equus* data del Pleistoceno medio de Tarija (Bolivia) alrededor de 1,0-0,8 Ma (MacFadden 2013). Los caballos actuales (*Equus caballus*) fueron reintroducidos en el siglo XVI y persisten en el paisaje sudamericano moderno (Mitchell 2017). Debido a su omnipresente distribución y ocurrencia contemporánea en el paisaje sudamericano durante el Pleistoceno, los équidos fósiles de *Equus* e *Hippidion* se han registrado previamente en la misma localidad (Politis et al. 2016).

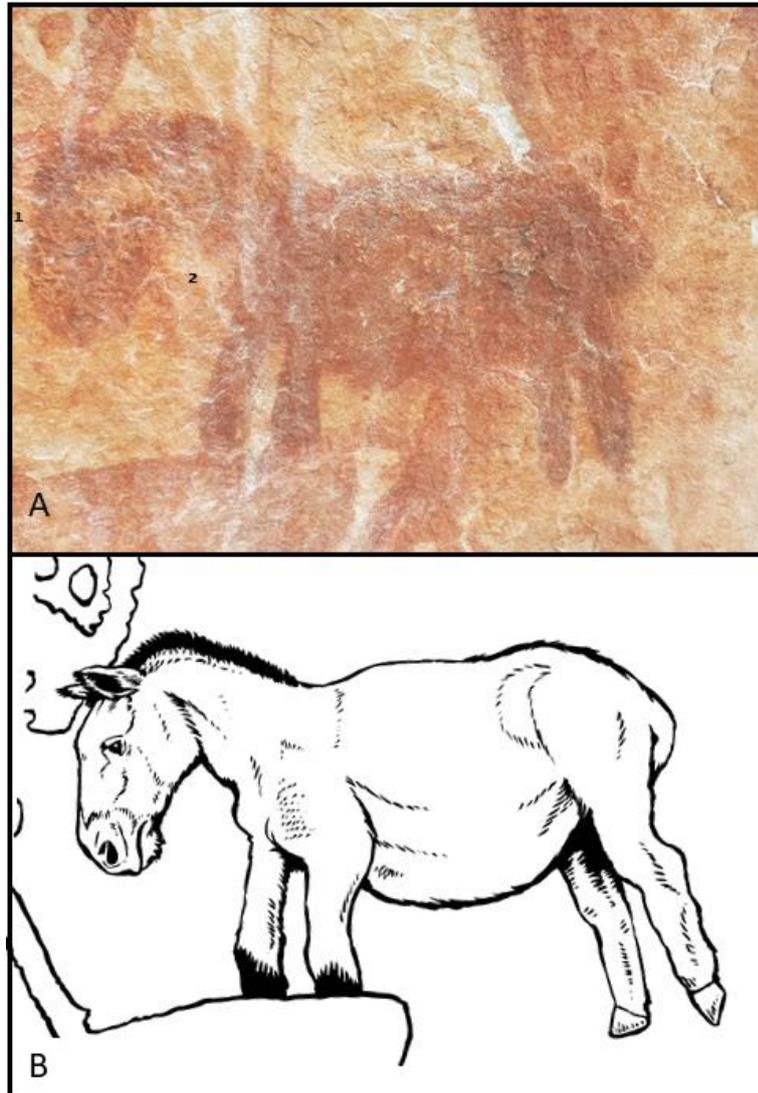


Figura 5. A. Pintura de caballo en La Lindosa: 1. cabeza grande, 2. cuello robusto B. Reconstrucción artística de *Hippidion* con patrón de *Equus* salvaje (Mike Keesey).

Las especies fósiles representadas tanto en *Equus* como en *Hippidion*, comparten características comunes incluyendo un cráneo grande en comparación con el tamaño del cuerpo. Sin embargo, a pesar de las similitudes en la morfología del cráneo, *Hippidion* se caracteriza por presentar una muesca nasal retraída (Prado y Alberdi 2017). En comparación, los taxones fósiles de *Equus* se diferencian del *Equus caballus* actual por tener un ángulo más amplio de la muesca nasal y una parte anterior del rostrum más grande (Bernardes et al. 2013). Algunas especies extintas de *Equus* (por ejemplo, *Equus andium*) se describen con rasgos diagnósticos como una mandíbula grande y extremidades relativamente robustas (MacFadden y Azzaroli 1987). Sin embargo, una evaluación posterior aclara que los metapodiales de *Equus* no son tan robustos como en *Hippidion* (Prado y

Alberdi 2017). Se ha sugerido que estas variaciones en la morfología apendicular de los équidos podrían ser el resultado de cambios en el hábitat (Alberdi et al. 2001). Los análisis morfológicos e isotópicos sugieren que *Hippidion* puede haber sido predominantemente ramoneador pero capaz de vivir en pastizales abiertos con una dieta mixta, mientras que las especies de *Equus* probablemente practicaron ecologías de alimentación variadas, incluyendo las características de los caballos de pastoreo (Prado et al. 2011).

Todos los representantes sudamericanos de los géneros *Equus* e *Hippidion* se extinguieron en la transición PT-HT cuando los humanos ya estaban presentes en la mayoría de los ambientes del continente (Villavicencio et al. 2019) y están bien documentados en contextos arqueológicos, especialmente en el sur de Sudamérica (Borrero 2009; Steele y Politis 2009). En el yacimiento de Piedra Museo, en Argentina, un húmero de *Hippidion* sp. fechado en ~11,6 ka mostraba marcas de corte e indica que los équidos pueden haber sido un recurso más importante para los primeros humanos en Sudamérica de lo que se pensaba (Alberdi et al. 2001). Además, hay evidencia de caza/carroteo humano de material de *Equus* registrado en la localidad de Arroyo Seco 2 en la región pampeana fechado en ~14,0 ka (Politis et al. 2016). En los Andes centrales, la datación directa de huesos de *Hippidion* en la cueva Casa del Diablo en Perú reportó una fecha de ~15,3 ka e ilustra aún más su probable coexistencia con los primeros humanos en la región (Villavicencio Figueroa y Werdelin 2018). Además, *Equus* sp. fue documentado en las sabanas venezolanas en la localidad de Taima-Taima en contextos que datan de ~17,3-15,2 ka (Bryan et al. 1978; Gruhn y Bryan 1984). En la localidad de Tibitó, se encontraron huesos de *Equus (Amerhippus) lasallei* asociados físicamente con artefactos líticos y fueron datados en ~13,6 ka (Borrero 2009). Hay otras apariciones fósiles de *Equus* conocidas en localidades del noroeste de Sudamérica (por ejemplo, Colombia, Ecuador, Perú, Venezuela; véase (Machado y Avilla 2019)), pero muchas carecen de una cronología refinada.

Camélido (Camelidae)

Ubicada en el panel del Nuevo Tolima en La Lindosa, esta imagen (Figura 6A) capta un animal cuadrúpedo con elementos morfológicos característicos de los taxones camélidos. Una cabeza distintivamente pequeña está adornada por dos protuberancias moderadamente afiladas que probablemente representan orejas. El cuello alargado parece tener una anchura uniforme y se extiende hacia la parte posterior del animal, que está compuesta por rasgos postcraneales más diagnósticos. El animal muestra una cola corta y extremidades semirrobustas. Las extremidades delanteras son más cortas que las traseras, lo que constituye un atributo característico de los camélidos no domesticados previamente documentado en el arte rupestre del Formativo Sudamericano (Gallardo y Yacobaccio 2005). Además, las extremidades detalladas parecen estar segmentadas con secciones superiores alargadas y secciones inferiores robustas demarcadas por una protuberancia redondeada y extendida hacia atrás. Esta segmentación puede representar un carpo y un tarso pronunciados en las extremidades anteriores y posteriores, respectivamente. Aunque la conservación y la orientación de la pintura limitan la observación, la porción más distal de un miembro posterior ilustra claramente un pie compuesto por dos dígitos que es típico de los ungulados pares Artiodactyla. Otras ilustraciones de camélidos son comunes en los sitios tempranos de la Patagonia (Troncoso et al. 2017). En general, el animal representado es marcadamente distinto a todos los cérvidos (ciervos) que están profusamente pintados en el sitio de La Lindosa y exhibe características de los camélidos sudamericanos, posiblemente representando a *Palaeolama*.

Los camélidos sudamericanos pertenecen a *Lamini*, que se originaron en América del Norte durante el Mioceno, y su posterior dispersión intercontinental se produjo a lo largo del GABI (Harrison 1985; Cione et al. 2015). Específicamente, *Lamini* comprende cinco géneros, incluyendo tanto taxones extintos (i.e., *Eulamaops*, *Hemiauchenia*, *Palaeolama*) como existentes (i.e., *Lama*, *Vicugna*) (Scherer 2013). Entre los géneros extintos de *Lamini*, *Palaeolama* y *Hemiauchenia*, las principales diferencias anatómicas están representadas por variaciones en el desarrollo craneal (por ejemplo, un *rostrum* más largo en *Palaeolama*; (Gasparini et al. 2017)), las proporciones de la mandíbula y la morfología dental (véase Scherer et al. 2007)). Sin embargo, *Palaeolama* y *Hemiauchenia* se distinguen principalmente por la proporción y el tamaño de sus huesos de las extremidades (Salas et al. 2003; Scherer et al. 2009). *Palaeolama* tenía epipodiales más largos, así como metapodiales más cortos y robustos que algunos consideran como adaptaciones para terrenos accidentados como la región montañosa de los Andes (Scherer 2013) y otros como una adaptación

para escapar de los depredadores en un entorno boscoso (Webb y Stehli 1995). Durante el Pleistoceno, *Palaeolama* probablemente logró adaptarse a diferentes ambientes, incluyendo hábitats cerrados (Cassini et al. 2016) y abiertos (Domingo et al. 2012), con un comportamiento dietético vinculado a una dieta principalmente de ramoneo (Scherer et al. 2009). El nivel de detalle de la pintura de camélidos de La Lindosa limita la evaluación exhaustiva de la cabeza, pero la morfología de las extremidades (por ejemplo, porción proximal alargada; porción distal robusta) es generalmente consistente. No obstante, serían necesarias más imágenes comparativas de los taxones de *Lamini* del yacimiento para atribuir con seguridad la identificación a nivel de género basándose únicamente en la morfología.

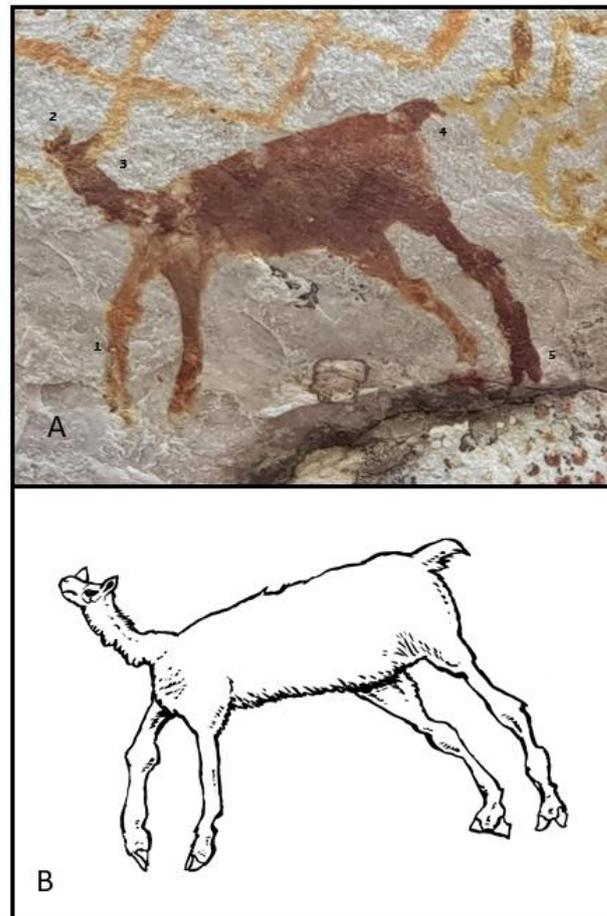


Figura 6. A. Pintura de camélido en La Lindosa, Panel de Nuevo Tolima: 1. patas delanteras más pequeñas que las traseras, 2. cabeza pequeña, 3. cuello largo y delgado, 4. cola de "camélido", 5. dos dedos. B. Reconstrucción artística de *Palaeolama* (Mike Keesey).

La identificación tentativa de *Palaeolama* está potencialmente apoyada por la distribución espacio-temporal de *Lamini* en Sudamérica. El registro putativo más antiguo de *Lamini* en Sudamérica es probablemente del Plioceno tardío (ca. 3,55-2,59 Ma) de Argentina y está representado por *Hemiauchenia* sp. (Gasparini et al. 2017). Los fósiles de camélidos de la Formación Ware en Colombia apoyan una edad mínima similar (ca. 3,2 Ma), pero la clasificación de *Lamini* no puede confirmarse debido a la falta de material (Carrillo et al. 2018). Aunque el legado de *Lamini* en el paisaje sudamericano aún está siendo refinado, en general se reconoce que muchos de estos grandes camélidos se extinguieron durante el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Gasparini et al. 2017). Antes de la extinción, el SALMA Lujaniano representa el período temporal con mayor abundancia y diversidad de *Lamini* en Sudamérica y durante este tiempo la *Palaeolama* era más prevalente en las regiones noroccidental y pampeana del continente (Scherer 2013; Figueroa 2016). A pesar de estas concentraciones geográficas de fósiles de *Palaeolama*, las dataciones directas fiables de huesos de

Lamini son más bien escasas y más aún en un contexto arqueológico (Núñez et al. 1987; Bonavia 2008). En la región pampeana, se localizaron huesos de *Hemiauchenia* en un yacimiento con artefactos líticos y especímenes de megafauna datados en ~14-11,2 ka, pero sin ninguna evidencia que apoye una asociación conductual con los humanos (Politis et al. 2016). En el yacimiento de Los Vilos, en el sur de Chile, coexisten huesos de *Palaeolama* sp. con una dudosa asociación de artefactos líticos en estratos datados en ~12,0 ka, lo que apoyaría un solapamiento temporal entre los primeros pobladores humanos y *Lamini* en el paisaje sudamericano (Méndez Melgar et al. 2011). En la región noroeste de Sudamérica, no hay asociación de huesos de paleolama con humanos, pero se han encontrado huesos de paleolama en los depósitos fosilíferos de alquitrán de la localidad pleistocena de El Breal de Orocuai en Venezuela (Rincón et al. 2009). Además, el yacimiento de Talara en Perú apoya la presencia de *Palaeolama* entre otra megafauna del Pleistoceno que ha sido datada en ~17,6-16,5 ka (Marshall et al. 1984; Seymour 2015). Cabe mencionar que los taxones existentes de *Lamini* complican aún más las cosas porque las formas fósiles de *Lama* son originarias de la región andina (Scherer 2013) y fueron domesticadas en el Holoceno (~5-3,8 ka) (Baied y Wheeler 1993; Metcalf et al. 2014). Del mismo modo, es probable que la vicuña fuera domesticada por primera vez en Perú durante el Holoceno temprano o medio (~7,0-6,9 ka) (Kadwell et al. 2001; Metcalf et al. 2014).

Macraucheniidae (Macraucheniidae)

Situada en el sector superior del panel del Raudal del Gauyabero, esta imagen zoomorfa presenta claramente un animal con elementos anatómicos característicos de Litopterna (Figura 7). La cabeza es considerablemente más corta dorsoventralmente que anteroposteriormente, lo que da la apariencia de un *rostrum* alargado. Además, la porción rostral muestra de forma prominente una extensión bien desarrollada que tiene un grosor semi-uniforme y se asemeja a una probóscide. En comparación con esta cabeza diferenciada, el largo cuello es similar al de los camélidos y la parte posterior del animal es considerable. Presentado en una postura cuadrúpeda, las extremidades parecen semigráciles y exhiben notablemente tres dígitos tanto en el pie anterior como en el posterior. Aunque se sabe que las especies existentes de tapires sudamericanos tienen probóscides, las características generales como las extremidades anteriores tetradáctilas (Maclaren et al. 2018) y un cuello robusto son fundamentalmente diferentes a esta pintura de La Lindosa. En general, la fauna presentada muestra rasgos morfológicos (i.e., probóscide, cuello definido, extremidades largas y tres dígitos en cada pie) que tentativamente interpretamos como una reminiscencia de los extintos litópteros sudamericanos.

Los Litopterna son ungulados endémicos de Sudamérica que alcanzaron una amplia distribución y sobrevivieron desde finales del Paleoceno hasta finales del Pleistoceno o principios del Holoceno (Scherer et al. 2009; de Oliveira et al. 2020). Estos taxones son considerados como uno de los órdenes de ungulados nativos sudamericanos con mayor diversidad taxonómica, alcanzando la familia Macraucheniidae su máxima diversidad en el Mioceno tardío (Forasiepi et al. 2016). Sin embargo, los registros de macrauchénidos del Pleistoceno tardío de Sudamérica están compuestos exclusivamente por géneros monoespecíficos, que incluyen *Macrauchenia* (i.e., *M. patachonica*) y *Xenorhinotherium* (i.e., *X. bahiense*) así como *Macraucheniopsis* (i.e., *M. ensenadensis*) y *Windhausenia* (i.e., *W. delacroixi*) que solo se conocen en la región más meridional del continente (Schmidt y Ferrero 2014; Lobo et al. 2017). En esta sección, elegimos centrarnos en los macrauchénidos, *Macrauchenia* y *Xenorhinotherium*, debido a su distribución espacio-temporal en Sudamérica durante el Pleistoceno tardío y a las similitudes anatómicas con el cuadro de La Lindosa.

Guérin y Faure (2004) propusieron que *Xenorhinotherium* debería ser sinónimo de *Macrauchenia*, pero esto no es ampliamente aceptado y se considera un taxón válido debido a las distinciones morfológicas (Socorro 2006; Scherer et al. 2009; Schmidt y Ferrero 2014). En concreto, los dos géneros se distinguen en gran medida por las diferencias en la anatomía craneal, la morfología dental, así como la robustez de las vértebras y el esqueleto apendicular (de Oliveira et al. 2020). Además, Lobo et al. (Lobo et al. 2017) detallan que *X. bahiense* tiene una premaxila afilada, mientras que la premaxila en *M. patachonica* es recta, lo que apoya su propuesta de diferencias en el comportamiento dietético. Otros análisis previos de la morfología craneal de *Macrauchenia* sugieren un hábito de alimentación de ramoneo en hábitats abiertos a mixtos (Varela y Fariña 2015) y refleja una dieta variada (MacFadden y Shockey 1997). Basándose en la morfología dental de *Xenorhinotherium*, se ha propuesto que eran exploradores que ocupaban ambientes boscosos (Lobo et

al. 2017). Aunque es evidente que los macrauchénidos no son monomórficos, estas variaciones morfológicas específicas son aparentemente indistinguibles en la pintura de La Lindosa. Sin embargo, las figuras detalladas muestran explícitamente rasgos representativos de los macrauchénidos. Por ejemplo, se considera que tanto *Macrauchenia* como *Xenorhinotherium* son similares en cuanto a su tamaño, así como en la composición general del esqueleto apendicular, que característicamente tenía tres dígitos funcionales en cada pie (Croft et al. 2020). Aunque no hay parientes cercanos actuales con los que comparar las estructuras externas de los tejidos blandos entre los macrauchénidos fósiles (Fariña et al. 2013), la estructura nasal empotrada de sus cráneos sugiere que podrían haber tenido una probóscide pronunciada (Defler 2019) o quizás una prórroga que carecía de la función de agarre (Moyano y Giannini 2018).

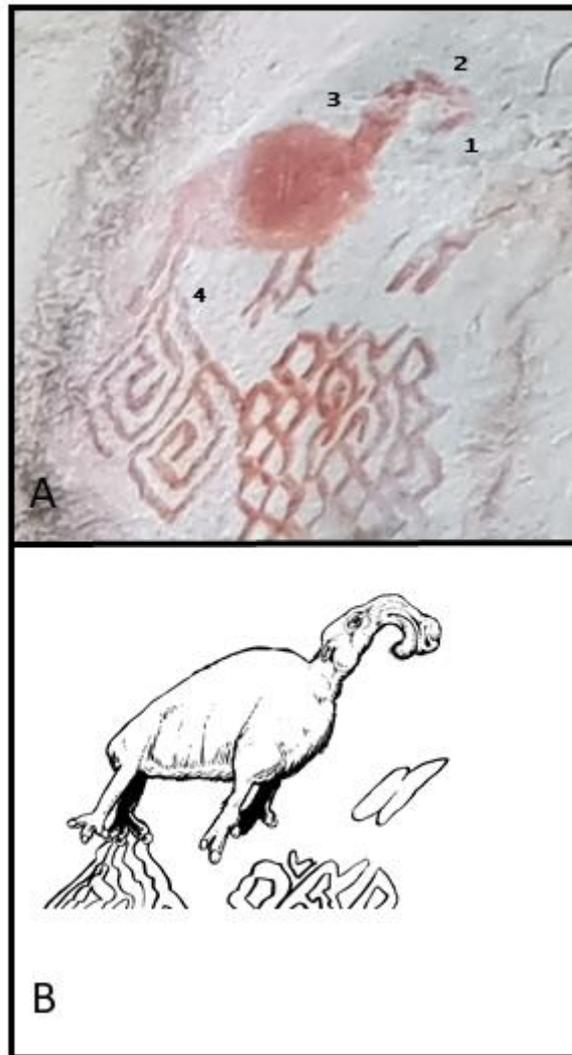


Figura 7. A. Pinturas de macrauchénidos en La Lindosa: 1. probóscide, 2. rostrum alargado, 3. cuello definido, 4. tres dígitos en cada pie. B. Reconstrucción artística de los macrauchénidos (Mike Keesey)

Además de las diferencias anatómicas, *Macrauchenia* y *Xenorhinotherium* parecen tener distribuciones geográficas distintas. Cartelle y Lessa (1988) sugieren una segregación biogeográfica entre *M. patachonica* desde Bolivia hasta el sur de Chile y *X. bahiense* desde Brasil y Venezuela (Scherer et al. 2009). En la región pampeana, la presencia de huesos de *Macrauchenia* sp. está documentada en Arroyo Seco 2, una localidad con artefactos líticos y evidencias de caza/ carroñeo humano de material megafaunístico datada en ~14,1 ka (Politis et al. 2016). En la localidad de Centinela del Mar, se obtuvo una fecha de 13,2 ka a partir de especímenes de *M. patachonica*, lo que ilustra aún más la posible contemporaneidad con los primeros humanos en Sudamérica (Prado et al. 2015). Aunque la evidencia no es tan abundante en la región noroeste, se ha registrado

Xenorhinotherium bahiense en Taima-Taima en Venezuela (Socorro 2006; Morón 2015) , una localidad fosilífera que data de ~15-16,1 ka. En definitiva, existe un probable solapamiento espacio-temporal entre Litopterna y los primeros pobladores humanos de la región noroeste del paisaje sudamericano, lo que apoya la posibilidad de que *Xenorhinotherium* esté representado en el arte rupestre de La Lindosa.

OBSERVACIONES FINALES

Nuestra comprensión de la historia humana y del arte rupestre de La Lindosa se ha visto transformada por la nueva datación de múltiples abrigos rocosos que establecen la colonización humana del Pleistoceno tardío de la región, el descubrimiento de toda una nueva sección de la Serranía de la Lindosa con arte rupestre y el análisis de las posibles representaciones de megafauna de la Edad de Hielo. A falta de una datación directa de las pinturas, nuestra identificación de la megafauna potencial de la Edad de Hielo se basa en: i) el aspecto naturalista y las características morfológicas diagnósticas de las imágenes de animales, ii) las fechas arqueológicas del Pleistoceno tardío de La Lindosa que confirman la contemporaneidad de los seres humanos y la megafauna en la región, iii) la recuperación de pigmentos ocre en los estratos arqueológicos del Pleistoceno tardío, y iv) la representación generalizada de megafauna extinta en el arte rupestre en toda América.

Aunque corremos el riesgo de haber seleccionado solo algunos rasgos desde la perspectiva 'etic', típico de observadores foráneos (por ejemplo, Bednarik 2013), hemos demostrado que existen fundamentos sólidos para apoyar el argumento de que las pinturas de La Lindosa probablemente representan megafauna ya extinta y que las pinturas son antiguas. La cronología del poblamiento de las Américas (Braje et al. 2017) y la relación depredadora de los humanos con la megafauna en Sudamérica es un tema muy debatido, en el que cada línea de evidencia se somete a altos niveles de escrutinio (Borrero 2009). Sin embargo, las pruebas arqueológicas demuestran claramente que la entrada de los humanos en Sudamérica fue anterior a la extinción de la megafauna, la cual tuvo lugar por lo menos 1000 años (Borrero 2009), por lo que no debería sorprender que estos primeros migrantes representaran en sus obras de arte a los animales que encontraron. Además, no cabe duda de que los primeros artistas de La Lindosa, que fueron de los primeros *Homo sapiens* en colonizar la Amazonia, eran capaces de conceptualizar y emplear símbolos, así como de hacer y utilizar el arte. Los humanos que emigraron al Nuevo Mundo tenían una rica tradición de creación de imágenes, incluyendo pinturas rupestres. Todavía se desconoce si esta tradición llegó con los primeros inmigrantes a las Américas o si se desarrolló de forma independiente en Sudamérica, aunque lo más probable es que el arte formara parte del repertorio cultural de los primeros grupos migrantes.

El arte rupestre potencial de la Edad de Hielo de La Lindosa no es una anomalía y los datos disponibles demuestran que la pintura rupestre estuvo muy extendida durante la transición PT-HT en toda América. A diferencia del arte paleolítico superior de Europa, donde hay múltiples repeticiones de arte rupestre, las potenciales representaciones de megafauna de La Lindosa están constituidas por hallazgos aislados en un número reducido de paneles. Esto es similar al panorama de otras regiones de América del Sur (Prous 2012), Australia (Taçon y Webb 2017), el Sudeste Asiático (Aubert et al. 2014) y África (Burney et al. 2020). Los hallazgos de La Lindosa contribuyen al panorama emergente de una considerable variación geográfica y estilística en las pinturas geométricas y figurativas que se dan en los abrigos rocosos con ocupaciones humanas tempranas (Fiore 2006; Whitley David S. 2013; Troncoso et al. 2017). Algunas de las supuestas representaciones de megafauna en La Lindosa son comparativamente grandes, están ubicadas en la parte media o superior de los paneles con respecto a la superficie del suelo actual, exhiben menos sobreposiciones de las imágenes circundantes y generalmente están acompañadas por un conjunto de figuras humanas animadas de tamaño diminuto (Figura 3). Es necesario realizar un análisis detallado de las yuxtaposiciones y superposiciones en los sectores parietales en los que se encuentran estas pinturas, pero podemos proponer como hipótesis de trabajo que estas pinturas grandes y "monumentales" fueron posiblemente las primeras en crearse, seguidas de otras gradualmente más pequeñas a menor altura en los paneles. Esta disposición temporal de las pinturas tiene similitudes con el "Período de los Grandes Animales Naturalistas" de Australia (Akerman y Willing 2009) y con las observaciones realizadas por Vialou y Vialou (2019) en Santa Elina. Se requerirá más trabajo y datación de las pinturas para probar esta hipótesis y explorar

hasta qué punto la variedad del arte temprano imita la diversidad de la cultura material en toda Sudamérica (Dillehay 2000).

El arte rupestre temprano de La Lindosa probablemente desempeñó un papel en la formación de la identidad y la territorialidad de los primeros emigrantes humanos del norte de la Amazonia. Las áreas inicialmente ocupadas por los primeros arribos humanos a Sudamérica fueron probablemente las de mayor jerarquía en alimentos y/o recursos (Borrero 1999). Los ecotonos productivos, como el de La Lindosa, que presentan mosaicos bosque-sabana-ríos con bosques dominados por palmeras, habrían sido atractivos para los primeros cazadores-recolectores para el establecimiento de campamentos temporales o semipermanentes (Iriarte et al. 2020). El Pleistoceno tardío fue un período de exploración de estos espacios vacíos en el que los primeros pioneros construyeron y definieron su lugar en el paisaje. La "apropiación" de lugares privilegiados como La Lindosa, posiblemente tuvo lugar a través de la demarcación del paisaje, a través de la creación de imágenes en estas permanentes e imponentes paredes rocosas que soportan los prominentes "tepuyes" de la región. Los futuros avances en la datación directa del arte rupestre, junto con la exploración completa de La Lindosa, nos permitirán apoyar o refutar mejor los argumentos sobre el extraordinario arte rupestre de la Edad de Hielo que hemos avanzado en este artículo. La datación de aglutinantes orgánicos y de láminas delgadas de sílice son vías prometedoras a seguir en el futuro (por ejemplo, Aubert 2012; Brook et al. 2018; Bonneau et al. 2021). El desarrollo de programas de datación innovadores para estos abrigos rocosos de arenisca será crucial para determinar la edad de estas pinturas que, a su vez, mejorarán nuestra comprensión del arte y el simbolismo tempranos de los primeros pobladores de La Lindosa y de las Américas en su conjunto.

Agradecimientos

Este proyecto fue financiado por el proyecto ERC LASTJOURNEY (ERC_Adv_ 834514) y el Instituto Colombiano de Antropología e Historia (No 199 2017). También queremos extender nuestro agradecimiento a los residentes locales por su colaboración durante ambas temporadas de campo: a las familias de José Noé Rojas (Alex, Norbey y Marcela) y Nelson Castro por su cálida hospitalidad; a nuestro guía de campo "Barbas" y a la Junta de Acción Comunal El Raudal. La investigación fue autorizada por el Instituto Colombiano de Antropología e Historia (ICANH) (permiso número 7593). PR y MZ agradecen también la financiación del Instituto Max Planck en Alemania. Agradecemos a Jonas Gregorio de Souza por ayudarnos a redactar la Figura 1 y al profesor Alceu Ranzi por sus útiles comentarios al comenzar el manuscrito.

REFERENCIAS

- Akerman K, Willing T. 2009. An ancient rock painting of a marsupial lion, *Thylacoleo carnifex*, from the Kimberley, Western Australia. *Antiquity*. 83(319):1-4.
- Alberdi MT, Miotti L, Prado JL. 2001. *Hippidion saldiasi* Roth, 1899 (Equidae, Perissodactyla), at the Piedra Museo Site (Santa Cruz, Argentina): Its implication for the regional economy and environmental reconstruction. *Journal of Archaeological Science*. 28(4):411-419.
- Alberge D. (2019, November 29). 'Sistine Chapel of the ancients' rock art discovered in remote Amazon forest. *The Guardian*. <https://www.theguardian.com/science/2020/nov/29/sistine-chapel-of-the-ancients-rock-art-discovered-in-remote-amazon-forest>.
- Aschero C. 2018. Hunting scenes in Cueva de las Manos. Styles, content and chronology (Río Pinturas, Santa Cruz – Argentinian Patagonia). In: Troncoso A, Armstrong F, Nash G, editors. *Archaeologies of Rock Art*. Oxon: Taylor and Francis; p. 209-238.
- Asevedo L, Ranzi A, Kalliola R, Pärssinen M, Ruokolainen K, Cozzuol MA, do Nascimento ER, Negri FR, Souza-Filho JP, Cherkinsky A. 2021. Isotopic paleoecology ($\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$) of late Quaternary herbivorous mammal assemblages from southwestern Amazon. *Quaternary Science Reviews*. 251:106700.
- Aubert M. 2012. A review of rock art dating in the Kimberley, Western Australia. *Journal of Archaeological Science*. 39(3):573-577.

- Aubert M, Brumm A, Ramli M, Sutikna T, Saptomo EW, Hakim B, Morwood MJ, van den Bergh GD, Kinsley L, Dosseto A. 2014. Pleistocene cave art from Sulawesi, Indonesia. *Nature*. 514(7521):223-227.
- Baeta A, Prous A. 2017. The history of the studies of prehistoric rock paintings in the Lagoa Santa karst. In: P. D-G, W. N, M. H, editors. *Archaeological and Paleontological Research in Lagoa Santa*. Cham: Springer; p. 319-344.
- Baied CA, Wheeler JC. 1993. Evolution of high Andean puna ecosystems: environment, climate, and culture change over the last 12,000 years in the Central Andes. *Mountain Research and Development*. 13:145-156.
- Bargo MS. 2001. The ground sloth *Megatherium americanum*: skull shape, bite forces, and diet. *Acta Palaeontologica Polonica*. 46(2):173-192.
- Barnosky AD, Lindsey EL. 2010. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quaternary International*. 217(1-2):10-29.
- Bednarik RG. 2013. Megafauna depictions in Australian rock art. *Rock Art Research: The Journal of the Australian Rock Art Research Association (AURA)*. 30(2):197-215.
- Bednarik RG. 2014. Pleistocene Palaeoart of the Americas. *Arts*. 3(2):190-206.
- Beltrao M, Locks M. 2006. Sur la découverte d'une représentation de tigre à dent de sabre. XV Lisbon Congress (Book of abstracts). Lisboa: UISPP; p. 729.
- Bernardes C, Sicuro FL, Avilla LS, Pinheiro AE. 2013. Rostral reconstruction of South American hippidiform equids: New anatomical and ecomorphological inferences. *Acta Palaeontologica Polonica*. 58(4):669-678.
- Bonavia D. 2008. *The South American Camelids*. Vol. 64. Los Angeles: Cotsen Institute of Archaeology.
- Bonneau A, Pearce DG, Mitchell PJ, Didier L, Eoin LN, Higham TF, Lamothe M, Arthur C. 2021. Characterization and dating of San rock art in the Metolong catchment, Lesotho: A preliminary investigation of technological and stylistic changes. *Quaternary International*.
- Borrero LA. 1997. La extinción de la megafauna en la Patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia*. 25:89-102.
- Borrero LA. 1999. The prehistoric exploration and colonization of Fuego-Patagonia. *Journal of World Prehistory*. 13(3):321-355.
- Borrero LA. 2009. The elusive evidence: the archeological record of the South American extinct megafauna. In: Haynes G, editor. *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*. New York: Springer; p. 145-168.
- Borrero LA, Martin FM. 2012. Ground sloths and humans in southern Fuego-Patagonia: taphonomy and archaeology. *World Archaeology*. 44(1):102-117.
- Boscaini A, Iurino DA, Sardella R, Tirao G, Gaudin TJ, Pujos F. 2020. Digital cranial endocasts of the extinct sloth *Glossotherium robustum* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Late Pleistocene of Argentina: description and comparison with the extant sloths. *Journal of Mammalian Evolution*. 27(1):55-71.
- Botiva A. 1986. Arte rupestre del río Guayabero. Pautas de interpretación hacia un contexto socio-cultural. *Informes Antropológicos - Instituto Colombiano de Antropología*. 2:39-74.
- Braje TJ, Dillehay TD, Erlandson JM, Klein RG, Rick TC. 2017. Finding the first Americans. *Science*. 358(6363):592-594.
- Brook GA, Franco NV, Cherkinsky A, Acevedo A, Fiore D, Pope TR, Weimar III RD, Neher G, Evans HA, Salguero TT. 2018. Pigments, binders, and ages of rock art at Viuda Quenzana, Santa Cruz, Patagonia (Argentina). *Journal of Archaeological Science: Reports*. 21:47-63.
- Bryan AL, Casamiquela RM, Cruxent JM, Gruhn R, Ochsenius C. 1978. An El Jobo Mastodon Kill at Taima-Taima, Venezuela. *Science*. 200(4347):1275-1277.
- Burney DA, Hume JP, Randalana R, Andrianaivoarivelo RA, Griffiths O, Middleton GJ, Rasolondrainy T, Ramilisonina, Radimilahy C. 2020. Rock art from Andriamamelolo Cave in the Beanka Protected Area of western Madagascar. *The Journal of Island and Coastal Archaeology*. 1-24.
- Cadena EA. 2014. El registro fósil de las tortugas en Colombia; una revisión de los descubrimientos, investigaciones y futuros desafíos. *Revista Acta Biologica Colombiana*. 19(3):333-340.

- Carden N. 2009. Prints on the rocks: a study of the track representations from Piedra Museo locality (Southern Patagonia). *Rock Art Research: The Journal of the Australian Rock Art Research Association (AURA)*. 26(1):29-42.
- Carrillo JD, Amson E, Jaramillo C, Sánchez R, Quiroz L, Cuartas C, Rincón AF, Sánchez-Villagra MR. 2018. The Neogene record of northern South American native ungulates. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Scholarly Press
- Cartelle C, Lessa G. 1988. Descrição de um novo gênero e espécie de Macraucheniiidae (Mammalia, Litopterna) do Pleistoceno do Brasil. *Paula-Coutiana*. 3:3-26.
- Cassini GH, Muñoz NA, Merino ML. 2016. Evolutionary history of South American Artiodactyla. *Historia evolutiva y paleobiogeográfica de los vertebrados de América del Sur Contribuciones del MACN*. 6:673-689.
- Castañó-Uribe C, Van der Hammen T. 2005. *Arqueología de visiones y alucinaciones del cosmos felino y chamánico de Chiribiquete*. Bogotá: Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales, Tropenbos International.
- Castañó-Uribe C. 2019. *Chiribiquete. La maloka cósmica de los hombres jaguar*. Bogotá: Villegas Editores.
- Castiblanco GM. 2020. *Estética amazónica y discusiones contemporáneas: El arte rupestre de la serranía de La Lindosa, Guaviare-Colombia*. Calle 14: *Revista de investigación en el campo del arte*. 15(27):14-39.
- Cione AL, Gasparini GM, Soibelzon E, Soibelzon LH, Tonni EP. 2015. The GABI in southern South America. In: Cione AL, Gasparini GM, Soibelzon E et al., editors. *The Great American Biotic Interchange*. New York: Springer; p. 71-96.
- Cione AL, Tonni EP, Soibelzon L. 2009. Did humans cause the late Pleistocene-early Holocene mammalian extinctions in South America in a context of shrinking open areas? In: Haynes G, editor. *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*. New York: Springer; p. 125-144.
- Correal-Urrego G. 1982. Restos de megafauna asociados a artefactos en la Sabana de Bogotá. *Caldasia*. 13:487-547.
- Correal G, Van der Hammen T. 2003. Supervivencia de Mastodontes, Megaterios y presencia del Hombre en el Valle del Magdalena (Colombia) entre 6000 y 5000 AP. *Revista Academia Colombiana de Ciencias*. 27(103):159-164.
- Correal Urrego G. 1993. Nuevas evidencias culturales pleistocénicas y megafauna en Colombia. *Boletín de Arqueología FIAN*. p. 3-13.
- Correal Urrego G, Gutiérrez Olano J, Calderón KJ, Villada Cardozo D. 2005. Evidencias arqueológicas y megafauna extinta en un salado del Tardiglacial Superior. *Boletín de Arqueología FIAN*. 20:3-58.
- Correal Urrego G, Piñeros F, Van der Hammen T. 1990. Guayabero 1: Un sitio precerámico de la localidad Angostura II San José del Guaviare. *Caldasia*. 16:245-254.
- Cozzuol MA, Mothé D, Avilla LS. 2012. A critical appraisal of the phylogenetic proposals for the South American Gomphotheriidae (Proboscidea: Mammalia). *Quaternary International*. 255:36-41.
- Croft DA, Gelfo JN, López GM. 2020. Splendid innovation: the extinct South American native ungulates. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*. 48:259-290.
- d'Errico F, Dubreuil L. 2005. A utilização dos corantes em Pré-história: O exemplo de Santa Elina. In: Vilhena-Vialou A, editor. *Pré-História do Mato Grosso-Santa Elina*. São Paulo: EdUSP; p. 177-187.
- Dantas MAT, Cozzuol MA. 2016. The Brazilian intertropical fauna from 60 to about 10 ka BP: taxonomy, dating, diet, and paleoenvironments. In: G. G, J. R, C. D et al., editors. *Marine Isotope Stage 3 in Southern South America, 60 KA BP-30 KA BP*. Cham: Springer; p. 207-226.
- De Iuliis G, Bargo MS, Vizcaíno SF. 2001. Variation in skull morphology and mastication in the fossil giant armadillos *Pampatherium* spp. and allied genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae), with comments on their systematics and distribution. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 20(4):743-754.
- De Iuliis G, Cartelle C. 1994. The medial carpal and metacarpal elements of *Eremotherium* and *Megatherium* (Xenarthra: Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 13(4):525-533.

- de Oliveira K, Araújo T, Rotti A, Mothé D, Rivals F, Avilla LS. 2020. Fantastic beasts and what they ate: Revealing feeding habits and ecological niche of late Quaternary Macraucheniidae from South America. *Quaternary Science Reviews*. 231:106178.
- Defler T. 2019. Pleistocene Mammal Communities and Their Extinction. In: Defler T, editor. *History of Terrestrial Mammals in South America*. Cham: Springer; p. 289-302.
- Dillehay TD. 2000. *The Settlement of the Americas: A New Prehistory*. New York: Basic Books.
- Domingo L, Prado JL, Alberdi MT. 2012. The effect of paleoecology and paleobiogeography on stable isotopes of Quaternary mammals from South America. *Quaternary Science Reviews*. 55:103-113.
- Fages A, Hanghøj K, Khan N, Gaunitz C, Seguin-Orlando A, Leonardi M, Constantz CM, Gamba C, Al-Rasheid KA, Albizuri S. 2019. Tracking five millennia of horse management with extensive ancient genome time series. *Cell*. 177(6):1419-1435. e1431.
- Fariña RA, Vizcaíno SF, Bargo MS. 1998. Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical*. 5(2):87-108.
- Fariña RA, Vizcaíno SF, De Iuliis G. 2013. *Megafauna: giant beasts of pleistocene South America*. Indiana University Press.
- Ferretti MP. 2008a. Enamel structure of *Cuvieronius hyodon* (Proboscidea, Gomphotheriidae) with a discussion on enamel evolution in elephantoids. *Journal of Mammalian Evolution*. 15(1):37-58.
- Ferretti MP. 2008b. A review of South American proboscideans. *New Mex Mus Nat Hist Sci Bull*. 44:381-391.
- Figueroa NAV. 2016. *Late Quaternary Megafaunal Extinctions in South America: Chronology, Environmental Changes and Human Impacts at Regional Scales*. University of California, Berkeley.
- Fiore D. 2006. Poblamiento de imágenes: arte rupestre y colonización de la Patagonia. Variabilidad y ritmos de cambio en tiempo y espacio. In: Fiore D, Podestá MM, editors. *Tramas en la piedra Producción y usos del arte rupestre*. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología; p. 43-62.
- Fontugne M, Shao Q, Frank N, Thil F, Guidon N, Boeda E. 2013. Cross-dating (Th/U-14C) of calcite covering prehistoric paintings at Serra da Capivara National Park, Piauí, Brazil. *Radiocarbon*. 55(2-3):1191-1198.
- Forasiepi AM, MacPhee RD, Del Pino SH, Schmidt GI, Amson E, Grohé C. 2016. Exceptional skull of *Huayqueriana* (Mammalia, Litopterna, Macraucheniidae) from the late Miocene of Argentina: anatomy, systematics, and paleobiological implications. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 2016(404):1-76.
- Gallardo F, Yacobaccio H. 2005. Wild or domesticated? Camelids in early formative rock art of the Atacama Desert (Northern Chile). *Latin American Antiquity*. 16:115-130.
- Gasparini GM, De los Reyes M, Francia A, Scherer CS, Poiré DG. 2017. The oldest record of *Hemiauchenia* Gervais and Ameghino (Mammalia, Cetartiodactyla) in South America: Comments about its paleobiogeographic and stratigraphic implications. *Geobios*. 50(2):141-153.
- George D, Southon J, Taylor R. 2005. Resolving an anomalous radiocarbon determination on mastodon bone from Monte Verde, Chile. *American Antiquity*. 70:766-772.
- Gheerbrant A. 1997. *La expedición Orinoco-Amazonas (1948-1950)*. Bogotá: El Áncora Editores.
- Green J, Kalthoff DC. 2015. Xenarthran tooth architecture and dietary adaptations from analyses of dental microstructure and microwear, with new data for the giant sloth *Megatherium americanum* (Megatheriidae). *Journal of Mammalogy*. 96(4):645-657.
- Gruhn R, Bryan AL. 1984. The record of Pleistocene megafaunal extinction at Taima-Taima, northern Venezuela. In: Martin PS, Klein RG, editors. *Quaternary Extinctions A Prehistoric Revolution*. Tucson: University of Arizona Press; p. 128-137.
- Guérin C, Faure M. 2004. *Macrauchenia patachonica* Owen (Mammalia, Litopterna) de la région de São Raimundo Nonato (Piauí, Nordeste brésilien) et la diversité des Macraucheniidae pléistocènes. *Geobios*. 37(4):516-535.
- Harrison JA. 1985. *Giant camels from the Cenozoic of North America*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press. 57).
- Iriarte J, Elliott S, Maezumi SY, Alves D, Gonda R, Robinson M, Gregorio de Souza J, Watling J, Handley J. 2020. The origins of Amazonian landscapes: Plant cultivation, domestication and the spread of food production in tropical South America. *Quaternary Science Reviews*. 248:106582.

- Jaimes Quero A. 2003. El Vano: una nueva localidad paleo-india en el noroccidente de Venezuela. *Maguaré*. 17:46-64.
- Kadwell M, Fernandez M, Stanley HF, Baldi R, Wheeler JC, Rosadio R, Bruford MW. 2001. Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and the alpaca. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*. 268(1485):2575-2584.
- Lewis D. 2017. Megafauna identification for dummies: Arnhem Land and Kimberley megafauna paintings. *Rock Art Research: The Journal of the Australian Rock Art Research Association (AURA)*. 34(1):82-99.
- Lindsey EL, Reyes EXL, Matzke GE, Rice KA, McDonald HG. 2020. A monodominant late-Pleistocene megafauna locality from Santa Elena, Ecuador: Insight on the biology and behavior of giant ground sloths. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 544:109599.
- Lobo LS, Lessa G, Cartelle C, Romano PS. 2017. Dental eruption sequence and hypsodonty index of a Pleistocene macraucheniid from the Brazilian Intertropical Region. *Journal of Paleontology*. 91(5):1083-1090.
- Lucas SG, Yuan W, Min L. 2013. The palaeobiogeography of South American gomphotheres. *Journal of Palaeogeography*. 2(1):19-40.
- MacFadden BJ. 2013. Dispersal of Pleistocene Equus (Family Equidae) into South America and calibration of GABI 3 based on evidence from Tarija, Bolivia. *PloS one*. 8(3):e59277.
- MacFadden BJ, Azzaroli A. 1987. Cranium of Equus insulatus (Mammalia, Equidae) from the middle Pleistocene of Tarija, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 7(3):325-334.
- MacFadden BJ, Shockey BJ. 1997. Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleobiology*. 23:77-100.
- Machado H, Avilla L. 2019. The diversity of south American Equus: did size really matter? *Frontiers in Ecology and Evolution*. 7:235.
- Maclaren JA, Hulbert Jr RC, Wallace SC, Nauwelaerts S. 2018. A morphometric analysis of the forelimb in the genus Tapirus (Perissodactyla: Tapiridae) reveals influences of habitat, phylogeny and size through time and across geographical space. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 184(2):499-515.
- Malotki E, Wallace HD. 2011. Columbian mammoth petroglyphs from the San Juan River near Bluff, Utah, United States. *Rock Art Research: The Journal of the Australian Rock Art Research Association (AURA)*. 28(2):143-152.
- Marshall LG, Berta A, Hofstetter R, Pascual R, Reig O, Bombin M, Mones A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. 1-76.
- Martínez JL. 2009. Registros andinos al margen de la escritura: el arte rupestre colonial. *Boletín del Museo Chileno de Arte Precolombino*. 14(1):9-35.
- McDonald HG. 2012. Evolution of the pedolateral foot in ground sloths: patterns of change in the astragalus. *Journal of Mammalian Evolution*. 19(3):209-215.
- Méndez Melgar C, Jackson Squella D, Seguel R. 2011. Equus and Palaeolama Direct 14C Ages at Las Monedas Site, Semiarid North of Chile. *Current Research in the Pleistocene*. 18:107-109.
- Metcalf JL, Cooper A, Wheeler JC. 2014. Alpaca and Llama: Domestication. In: Smith C, editor. *Encyclopedia of Global Archaeology*. New York, NY: Springer New York; p. 145-147.
- Miotti L, Carden N. 2007. The relationships between rock art and archaeofaunas in the Central Patagonian Plateau. *Taphonomy and Archaeology in Argentina British Archaeological Reports*. 203-218.
- Mitchell P. 2017. I rode through the desert: Equestrian adaptations of indigenous peoples in southern hemisphere arid zones. *International Journal of Historical Archaeology*. 21(2):321-345.
- Morcote-Ríos G, Aceituno FJ, Iriarte J, Robinson M, Chaparro-Cárdenas JL. 2021. Colonisation and early peopling of the Colombian Amazon during the Late Pleistocene and the Early Holocene: New evidence from La Serranía La Lindosa. *Quaternary International*. 578:5-19.
- Morón C. 2015. Panorama geológico, paleontológico, arqueológico, histórico y mitológico del estado Falcón. *Boletín Antropológico*. 33(89):104-126.
- Mothe D, Avilla L, Araújo-Júnior H, Rotti A, Prous A, Azevedo S. 2020. An artifact embedded in an extinct proboscidean sheds new light on human-megafaunal interactions in the Quaternary of South America. *Quaternary Science Reviews*. 229:106125.

- Mothé D, Avilla LS, Cozzuol M, Winck GR. 2012. Taxonomic revision of the Quaternary gomphotheres (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the South American lowlands. *QUATERNARY INTERNATIONAL*. 276:2-7.
- Mothé D, Avilla LS, Cozzuol MA. 2013. The south American gomphotheres (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae): taxonomy, phylogeny, and biogeography. *Journal of Mammalian Evolution*. 20(1):23-32.
- Mothé D, dos Santos Avilla L, Asevedo L, Borges-Silva L, Rosas M, Labarca-Encina R, Souberlich R, Soibelzon E, Roman-Carrion JL, Ríos SD. 2017. Sixty years after 'The mastodonts of Brazil': The state of the art of South American proboscideans (Proboscidea, Gomphotheriidae). *Quaternary International*. 443:52-64.
- Mothé D, Ferretti MP, Avilla LS. 2019. Running over the same old ground: Stegomastodon never roamed South America. *Journal of Mammalian Evolution*. 26(2):165-177.
- Moyano SR, Giannini NP. 2018. Cranial characters associated with the proboscis postnatal-development in *Tapirus* (Perissodactyla: Tapiridae) and comparisons with other extant and fossil hoofed mammals. *Zoologischer Anzeiger*. 277:143-147.
- Naish D. 2005. Fossils explained 51: sloths. *Geology Today*. 21(6):232-238.
- Neves WA, Araujo AG, Bernardo DV, Kipnis R, Feathers JK. 2012. Rock art at the Pleistocene/Holocene boundary in eastern South America. *PLoS One*. 7(2):e32228.
- Núñez L, Varela J, Casamiquela R. 1987. Ocupación paleoindio en el Centro-Norte de Chile: adaptación circunlacustre en las tierras bajas. *Estudios Atacameños*.(8):142-185.
- Orlando L, Male D, Alberdi MT, Prado JL, Prieto A, Cooper A, Hänni C. 2008. Ancient DNA clarifies the evolutionary history of American late Pleistocene equids. *Journal of molecular evolution*. 66(5):533-538.
- Paunero, R. 2012. Arte rupestre pleistoceno de Santa Cruz, Patagonia Argentina. In: Clottes J, editor. *Pleistocene Art of the World; Tarascon-sur-Ariege: Société préhistorique Ariège-Pyrénées*.
- Pereira EdS, Moraes Cdp. 2019. A cronologia das pinturas rupestres da Caverna da Pedra Pintada, Monte Alegre, Pará: revisão histórica e novos dados. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Humanas*. 14(2):327-342.
- Podesta, MM, Aschero, A. 2012. Evidencias tempranas del arte rupestre de los cazadores-recolectores de la Puna (NO de la Argentina). In: Clottes J, editor. *Pleistocene Art of the World; Tarascon-sur-Ariege: Société préhistorique Ariège-Pyrénées*.
- Pessis A-M. 2003. Imagens da pré-história. Parque Nacional Serra da Capivara. São Paulo: FUMDHAM.
- Politis GG, Gutiérrez MA, Rafuse DJ, Blasi A. 2016. The arrival of *Homo sapiens* into the Southern Cone at 14,000 years ago. *PLoS One*. 11(9):e0162870.
- Politis GG, Messineo PG, Stafford TW, Lindsey EL. 2019. Campo Laborde: A Late Pleistocene giant ground sloth kill and butchering site in the Pampas. *Science advances*. 5(3):eaau4546.
- Prado JL, Alberdi MT. 2017. *Fossil Horses of South America. Phylogeny, systemics and ecology* Cham: Springer.
- Prado JL, Alberdi MT, Reguero MA. 1998. El registro mas antiguo de *Hippidion* OWEN, 1869 (Mammalia, Perissodactyla) en America del Sur. *Estudios Geológicos*. 54:85-91.
- Prado JL, Martinez-Maza C, Alberdi MT. 2015. Megafauna extinction in South America: A new chronology for the Argentine Pampas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 425:41-49.
- Prado JL, Sánchez B, Alberdi MT. 2011. Ancient feeding ecology inferred from stable isotopic evidence from fossil horses in South America over the past 3 Ma. *BMC ecology*. 11(1):1-13.
- Prothero D, Davis EB, Hopkins SB. 2008. Magnetic stratigraphy of the massacre lake beds (Late Hemingfordian, Early Miocene), Northwest Nevada, and the age of the 'Proboscidean Datum' in North America. In: Lucas SG, editor. *Neogene Mammals*. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin; p. 239-246.
- Prous, A.P. 2012. Le plus ancien art rupestre du Brésil central: état de la question. Clottes J, editor. *Pleistocene Art of the World*. Tarascon-sur-Ariege: Société préhistorique Ariège-Pyrénées.
- Pujos F. 2008. Paleogeographic distribution and anatomical adaptations in Peruvian megatheriine ground sloths (Xenarthra: Megatherioidea). In: Vizcaíno SF, Loughry WJ, editors. *The Biology of the Xenarthra*. Gainesville: University Press of Florida; p. 56-63.

- Pujos F, Gaudin TJ, De Iuliis G, Cartelle C. 2012. Recent advances on variability, morpho-functional adaptations, dental terminology, and evolution of sloths. *Journal of Mammalian Evolution*. 19(3):159-169.
- Purdy BA, Jones KS, Mecholsky JJ, Bourne G, Hulbert Jr RC, MacFadden BJ, Church KL, Warren MW, Jorstad TF, Stanford DJ. 2011. Earliest art in the Americas: incised image of a proboscidean on a mineralized extinct animal bone from Vero Beach, Florida. *Journal of Archaeological Science*. 38(11):2908-2913.
- Püschel HP, Püschel TA, Rubilar-Rogers D. 2017. Taxonomic comments of a *Glossotherium* specimen from the Pleistocene of central Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*. 66:223-262.
- Ramsey CB. 2009. Dealing with outliers and offsets in radiocarbon dating. *Radiocarbon*. 51(3):1023-1045.
- Rincón AD, Parra GE, Prevosti FJ, Alberdi MT, Bell CJ. 2009. A preliminary assessment of the mammalian fauna from the Pliocene-Pleistocene El Breal de Orocuál locality, Monagas State, Venezuela. *Museum of Northern Arizona Bulletin*. 64:593-620.
- Rincón AD, Soibelzon LH. 2007. The fossil record of the short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae) from Venezuela. Systematic, biogeographic, and paleoecological implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*. 244:287-298.
- Roosevelt AC, Lima da Costa M, Lopes Machado C, Michab M, Mercier N, Valladas H, Feathers J, Barnett W, Imazio da Silveira M, Henderson A. 1996. Paleoindian cave dwellers in the Amazon: the peopling of the Americas. *Science*. 272:373-384.
- Salas R, Stucchi M, Devries TJ. 2003. The presence of *Plio-Pleistocene palaeolama sp.*(artiodactyla: camelidae) on the southern coast of Peru. *Bulletin de l'Institut français d'études andines*.32 (2):347-359.
- Sanchez G, Holliday VT, Gaines EP, Arroyo-Cabrales J, Martínez-Tagüeña N, Kowler A, Lange T, Hodgins GW, Mentzer SM, Sanchez-Morales I. 2014. Human (Clovis)-gomphothere (*Cuvieronius* sp.) association~ 13,390 calibrated yBP in Sonora, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 111(30):10972-10977.
- Scaramelli K, Scaramelli F. 2017. Anchoring the landscape: human utilization of the Cerro Gavilán 2 rockshelter, middle Orinoco, from the early Holocene to the present. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Humanas*. 12(2):429-452.
- Scherer CS. 2013. The Camelidae (Mammalia, Artiodactyla) from the quaternary of South America: cladistic and biogeographic hypotheses. *Journal of Mammalian Evolution*. 20(1):45-56.
- Scherer CS, Ferigolo J, Ribeiro AM, Guerra CC. 2007. Contribution to the knowledge of *Hemiauchenia paradoxa* (Artiodactyla, Camelidae) from the Pleistocene of southern Brazil. *Revista brasileira de paleontología*. 10(1):35-52.
- Scherer CS, Pitana VG, Ribeiro A. 2009. Proterotheriidae and Macraucheniidae (Litopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista brasileira de paleontologia*. 12(3):231-246.
- Schmidt GI, Ferrero BS. 2014. Taxonomic reinterpretation of *Theosodon hystatus* Cabrera and Kraglievich, 1931 (Litopterna, Macraucheniidae) and phylogenetic relationships of the family. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 34(5):1231-1238.
- Schubert BW, Chatters JC, Arroyo-Cabrales J, Samuels JX, Soibelzon LH, Prevosti FJ, Widga C, Nava A, Rissolo D, Erreguerena PL. 2019. Yucatán carnivorans shed light on the Great American Biotic Interchange. *Biology letters*. 15(5):20190148.
- Seda P. 2007. Arte rupestre do centro, norte e noroeste de Minas Gerais, Brasil. Oliveira, Ana Paula de P Loures de (Org) *Arqueologia e Patrimônio em Minas Gerais MAEA, UFJF, Juiz de Fora, MG*.
- Seymour KL. 2015. Perusing Talara: Overview of the Late Pleistocene fossils from the tar seeps of Peru. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*. 42:97-109.
- mShoshani J. 2002. Proboscidea (Elephants). *Encyclopedia of Life Sciences*. Hoboken Willey. p. 1-16.
- Socorro OAA. 2006. Tesoros paleontológicos de Venezuela: el cuaternario del Estado Falcón. *Taima-Taima: Instituto de Patrimonio Cultural*.
- Steele J, Politis G. 2009. AMS 14C dating of early human occupation of southern South America. *Journal of archaeological science*. 36(2):419-429.

- Taçon PS, Webb S. 2017. Art and megafauna in the Top End of the Northern Territory, Australia: Illusion or reality? In: David B, Taçon P, Delannoy J-J et al., editors. *The Archaeology of Rock Art in Western Arnhem Land, Australia*. Aucton: ANU Press; p. 145-161.
- Tito G. 2008. New remains of *Eremotherium laurillardii* (Lund, 1842)(Megatheriidae, Xenarthra) from the coastal region of Ecuador. *Journal of South American Earth Sciences*. 26(4):424-434.
- Toledo N, De Iuliis G, Vizcaíno SF, Bargo MS. 2018. The concept of a pedolateral pes revisited: The giant sloths *Megatherium* and *Eremotherium* (Xenarthra, Folivora, Megatheriinae) as a case study. *Journal of Mammalian Evolution*. 25(4):525-537.
- Troncoso A, Armstrong F, Basile M. 2017. Rock art in Central and South America: Social settings and regional diversity. In: David B, McNiven IJ, editors. *The Oxford Handbook of the Archaeology and Anthropology of Rock Art*. Oxford: Oxford University Press; p. 282-314.
- Trujillo Téllez J, Muñoz GC, Rodríguez CA, Rodríguez OC, Amaya Z-Z, Castañeda AJ, Franco JA. 2018. *Estudios Arqueométricos, Documentación y Registro del Arte Rupestre de la Serranía de la Lindosa y Raudal del Guayabero*. Departamento de Guaviare. Bogota: Fundación Investigaciones Arqueológicas Nacionales.
- Urbina F, Peña J. 2016. Perros de guerra, caballos, vacunos y otros temas en el arte rupestre de la serranía de La Lindosa (río Guayabero, Guaviare, Colombia): una conversación. *Ensayos: Historia y Teoría del Arte*. 20(31):7-37.
- Varela L, Fariña R. 2015. Masseter moment arm as a dietary proxy in herbivorous ungulates. *Journal of zoology*. 296(4):295-304.
- Vialou AV, Vialou D. 2019. Manifestações simbólicas em Santa Elina, Mato Grosso, Brasil: representações rupestres, objetos e adornos desde o pleistoceno ao holoceno recente. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Humanas*. 14(2):343-366.
- Villavicencio Figueroa NA, Werdelin L. 2018. The Casa del Diablo cave (Puno, Peru) and the late Pleistocene demise of megafauna in the Andean Altiplano. *Quaternary Science Reviews*. 195:21-31.
- Villavicencio NA, Corcoran D, Marquet PA. 2019. Assessing the causes behind the Late Quaternary extinction of horses in South America using Species Distribution Models. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 7:226.
- Webb SD, Stehli FG. 1995. Selenodont artiodactyla (Camelidae and Cervidae) from the Leisey shell pits, hillsborough county, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*. 37(19):621-644.
- Whitley DS. 1999. A possible Pleistocene camelid petroglyph from the Mojave Desert, California. *San Bernardino County Museum Association*. 46(3):107-108.
- Whitley DS. 2013. Rock Art Dating and the Peopling of the Americas. *Journal of Archaeology*. 2013:713159.
- Yacobaccio HD, Catá MP, Morales MR, Joly D, Cáceres M, Oxman BI, Samec C. 2014. Ocupaciones humanas tempranas en la Puna de Atacama: el alero Hornillos 2, Susques (Jujuy). In: Escola PS, Hocsman S, editors. *Artefactos Líticos, movilidad y funcionalidad de sitios: problemas y perspectivas*. Oxford: Archaeopress; p. 1-10.