

'Moviéndose hacia el Sur': La explotación vegetal del Pleistoceno tardío y la importancia de la palma en la Amazonia colombiana

Mark Robinson^{1*}, Gaspar Morcote-Rios², Francisco Javier Aceituno³, Patrick Roberts⁴, Juan Carlos Berrío⁵ y Jose Iriarte¹

¹ Departamento de Arqueología, 222 Laver Building, North Park Road, Exeter, Universidad de Exeter, Reino Unido, J.Iriarte@exeter.ac.uk; markrobinson.uk@gmail.com, j.iriarte@exeter.ac.uk

² Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia, hgmorcoter@unal.edu.co

³ Departamento de Antropología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. francisco.aceituno@udea.edu.co

⁴ Instituto Max Planck para la Ciencia de la Historia Humana, Alemania. roberts@shh.mpg.de

⁵ Escuela de Geografía, Geología y Medio Ambiente, Universidad de Leicester, Leicester, Reino Unido. jcb34@leicester.ac.uk

*Correspondencia : markrobinson.uk@gmail.com

Resumen: El papel de las plantas en las primeras migraciones humanas a través del globo ha recibido poca atención en comparación con la caza mayor. Los bosques tropicales, en particular, han sido considerados como una barrera para las dispersiones humanas del Pleistoceno tardío debido a las dificultades percibidas para obtener suficientes recursos de subsistencia. Los datos arqueobotánicos del afloramiento rocoso de Cerro Azul, en la Amazonia colombiana, detallan la explotación de las plantas del Pleistoceno tardío, proporcionando una visión de la subsistencia humana temprana en el bosque tropical. El predominio de taxones de palmeras en el conjunto, que data de 12,5 ka BP, nos permite especular sobre los procesos de transferencia de conocimientos ecológicos y la identificación de recursos comestibles en un entorno novedoso. Siguiendo la hipótesis de Martin Jones en su trabajo de 20091, *Moving North: archaeobotanical evidence for plant diet in Middle and Upper Paleolithic Europe*, sostenemos que la familia de las palmeras (Arecaceae), reconocible al instante y económicamente útil, proporcionó una "puerta de entrada" a los recursos desconocidos de la selva amazónica.

Palabras clave: Amazonas, Pleistoceno tardío, Arqueobotánica, palma, conocimiento ecológico, explotación de plantas, Poblamiento de América del Sur

1. Introducción

La dieta de los primeros cazadores-recolectores es un tema clave para entender la ecología y la evolución humanas, ya que permite comprender los orígenes de las interacciones entre las personas y su entorno y el desarrollo de las formas de alimentación como parte de la expansión humana global del Pleistoceno. Los debates sobre la colonización humana y de los homínidos de los distintos continentes y entornos durante el Pleistoceno suelen centrarse en la forma en que las sociedades pudieron obtener recursos animales. Más concretamente, los debates sobre la migración humana fuera de África y en todo el mundo se han vinculado al desarrollo y la aplicación de tecnologías y estrategias de caza más sofisticadas, como el arco y la flecha²⁻⁴. Sin embargo, el papel de las plantas en estas primeras migraciones de nuestra especie ha recibido menos atención, centrándose más en la posterior domesticación de los cultígenos y la transición a la agricultura⁵⁻⁸. En los casos en los que se ha hablado de las plantas en las primeras colonizaciones, la atención se ha centrado normalmente en la disponibilidad potencial de recursos comestibles y en las limitaciones del hábitat, especialmente en el caso de los bosques tropicales^{9,10}, con poca discusión sobre los procesos de comportamiento que permitieron a los pioneros explotar con éxito las plantas al entrar en nuevos entornos.

En 2009, Martin Jones escribió el artículo *Moving North: archaeobotanical evidence for plant diet in Middle and Upper Paleolithic Europe*¹, en el que revisaba las pruebas del papel de los alimentos vegetales en la expansión hacia el norte del *Homo sapiens* en el Paleolítico. Argumentó que el componente vegetal de la dieta es esencial para diluir la carga de nitrógeno de la proteína animal y que una parte crucial de la expansión latitudinal del *Homo sapiens* estuvo ligada a la capacidad de adquirir suficientes alimentos vegetales en los nuevos entornos que las primeras generaciones de humanos atravesaron y colonizaron. Jones¹ analiza el desarrollo y el despliegue de una "inteligencia ecológica" en las decisiones de búsqueda de alimentos mediante el conocimiento transferible a medida que se encuentran nuevos entornos. La capacidad de identificar rápidamente los rasgos físicos clave en los taxones de plantas recién encontrados que comparten similitudes con los comestibles conocidos permitió potencialmente la adaptación exitosa a los nuevos entornos. Este avance de los conocimientos y recursos botánicos en las dispersiones del *Homo sapiens* en el Pleistoceno ha quedado limitado más allá de este trabajo seminal.

Los debates sobre el poblamiento de América del Sur han tendido a estar dominados, como en el resto del Pleistoceno, por la suposición de que los humanos preferían los entornos costeros y de sabana^{11,12}. Por el contrario, los bosques tropicales, como los del interior de Sudamérica, han sido vistos como barreras para los primeros forrajeadores humanos debido a las dificultades para obtener una nutrición suficiente de las actividades de caza y forrajeo^{9,10}. Sin embargo, un creciente número de investigaciones está transformando nuestra comprensión de las prácticas de subsistencia y las opciones migratorias de los colonos pioneros en la región¹³⁻¹⁸. De hecho, la llegada a Sudamérica parece representar una migración prácticamente sin precedentes de los humanos modernos a través de paisajes muy diversos durante la transición Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (ca. 16-11ky BP). Aquí, los humanos encontraron una amplia diversidad de ambientes desafiantes, incluyendo sabanas, mesetas altoandinas, valles interandinos, e incluso los bosques de las tierras bajas del Amazonas^{17,18}, en una distancia relativamente pequeña, ofreciendo una riqueza de especies de plantas comestibles desconocidas y se han encontrado evidencias tempranas de actividad humana a través de estos escenarios¹⁸⁻²⁵. Los estudios arqueobotánicos están proporcionando una mayor apreciación de las plantas en la dieta de estos primeros pobladores en el neotrópico^{13-16,18,23,25} y en otras partes de Sudamérica²⁶⁻²⁷, aunque los procesos de toma de decisiones humanas y el desarrollo de estrategias adaptativas en la explotación de las plantas siguen siendo poco estudiados.

Aquí exploramos la evidencia de la explotación de las plantas durante la migración humana hacia el sur en América del Sur, con un enfoque en la Serranía la Lindosa (SLL) en la Amazonía colombiana. Revisamos la evidencia paleobotánica, zooarqueológica y arqueológica de los contextos humanos más tempranos recientemente descubiertos en la Amazonía colombiana en Cerro Azul¹⁸, donde la evidencia que comienza en ~12.600 cal BP contribuye a nuestra comprensión de la dieta y las opciones de subsistencia de los colonos iniciales en la cuenca amazónica. Estos resultados demuestran la importancia de la explotación de la palma para los primeros colonos, abordando procesos centrales de la ecología y la evolución humana en entornos de bosques tropicales y sentando las bases para los desarrollos posteriores de subsistencia. Discutimos las pruebas de las estrategias de

búsqueda de plantas y especulamos sobre el papel de las palmeras visualmente distintas para facilitar la entrada en la selva amazónica. El proceso refleja el ejemplo del paleolítico europeo analizado por Jones¹, aunque en la dirección inversa, ya que la transferencia de conocimientos ecológicos en las decisiones de subsistencia permitió a los humanos "moverse hacia el sur" en una de las últimas fronteras de la colonización tropical humana.

1.1 Antecedentes teóricos

El principio central del manuscrito de Jones¹ subraya que el reto de adquirir alimentos vegetales y la creciente necesidad de procesar en varias fases el material vegetal comestible aumentan con la expansión hacia el norte. Jones identifica tres obstáculos principales con las latitudes progresivamente más septentrionales de Europa: 1) la producción de tejido vegetal blando y comestible se vuelve cada vez más estacional y está disponible durante menos tiempo en el año, 2) la productividad total de la biomasa en el ecosistema es menor, y 3) hay un aumento de los mecanismos defensivos de las plantas, incluyendo toxinas, espinas y otras barreras para la digestión. Para superar estos problemas, Jones especula que ciertos rasgos visualmente distintivos de las familias de plantas pueden haber facilitado la identificación de especies comestibles entre ecosistemas en hábitats recién encontrados, incluso cuando las especies reales conocidas no están presentes. Esta inteligencia ecológica permitió la transferencia de conocimientos ecológicos y la experimentación de bajo riesgo entre distintos ecosistemas y sus conjuntos de plantas.

Dos ejemplos citados son las similitudes de las vainas de las semillas entre las leguminosas y las distintivas hojas con venas paralelas de las monocotiledóneas. Las semillas de las leguminosas han sido una importante fuente de alimento a lo largo de la evolución de los homínidos y los taxones de la familia están representados en una amplia gama geográfica y ecológica²⁸. Las vainas fructíferas de las leguminosas son visualmente similares entre la gran diversidad de plantas de la familia taxonómica y podrían haber sido una fuente de alimento potencial fácilmente identificable¹. Del mismo modo, las venas paralelas de las hojas de las monocotiledóneas pueden haber actuado como guía visual de las plantas con potencial para producir material comestible. A nivel mundial, las monocotiledóneas son una parte esencial de la dieta de los homínidos y, más concretamente, de la alimentación y la cultura humanas²⁹. Entre ellas se encuentran los principales cereales (arroz, trigo, maíz, etc.), las hierbas (caña de azúcar, bambú, etc.), las palmeras y muchas otras plantas comestibles (por ejemplo, jengibre, plátano, cebolla, ajo, etc.). La parte comestible de las monocotiledóneas varía según los taxones, desde las puntas del tallo y los frutos (por ejemplo, la palma) hasta los tubérculos y rizomas subterráneos (por ejemplo, *Dioscorea* [ñame]). A pesar de la diversidad entre los taxones, las hojas distintivas pueden actuar como una pista visual destacada del alto potencial dietético de una especie recién encontrada. Así pues, cuando se enfrentan a un nuevo paisaje y a plantas desconocidas, las pistas visuales clave, como las venas de las hojas y las vainas de las semillas, pueden haber facilitado el éxito de la ocupación y la adaptación humanas¹.

El ejemplo del Paleolítico europeo analizado por Jones proporciona un modelo conceptual sencillo y útil, aunque es problemático aplicarlo directamente a la expansión humana del Pleistoceno en Sudamérica. En primer lugar, la colonización inicial de Sudamérica se produce plenamente en latitudes tropicales. Los marcados cambios climáticos y ecológicos con la latitud a lo largo de la Europa templada favorecen una caracterización tan amplia y lineal, mientras que las latitudes tropicales abarcan menos variabilidad de temperatura y horas de luz. Además, la cadena montañosa andina añade complejidad a las simples discusiones latitudinales sobre el "desplazamiento hacia el sur". Cuando los seres humanos llegaron al noroeste de Sudamérica se encontraron con una importante heterogeneidad del paisaje reflejada en la topografía, el clima y la vegetación que está más relacionada con los gradientes altitudinales de la cadena montañosa que con la latitud. Por lo tanto, tal vez los mayores desafíos enfrentados durante la expansión humana hacia el noroeste de Sudamérica y la Amazonia fueron: 1) los ambientes altamente contrastantes que los colonos enfrentaron inmediatamente al entrar en Sudamérica, y antes de entrar en la región amazónica, y 2) la inestabilidad de los ambientes durante la transición LP-EH. Sin embargo, la preocupación central de Jones¹, en relación con el reto de conseguir alimentos vegetales en un nuevo entorno, se mantiene, y "moverse hacia el sur" en los bosques tropicales de la región proporciona un contexto ideal para ver si los mismos procesos de transferencia de conocimientos ecológicos se producen en la dirección opuesta.

Aunque los bosques tropicales tienen una gran producción de biomasa y biodiversidad, se ha argumentado que representan una barrera para los primeros humanos preagrícolas (ver ^{30,31}). Se ha sugerido que la caza, la recolección y la pesca, en ausencia de cultivos domésticos independientes, no podían proporcionar suficientes recursos para mantener permanentemente a las poblaciones humanas⁹⁻³². En particular, se postuló que la escasez de fauna rica en grasas y proteínas y de plantas ricas en carbohidratos impedía el éxito de las prácticas de subsistencia basadas en el forrajeo ^{9,10,33}. A pesar de la elevada biomasa, la productividad y la diversidad de especies, la mayor parte de la energía de los bosques tropicales se encuentra en el tejido leñoso no comestible, y la energía disponible para el consumo humano es proporcionalmente escasa. Los frutos comestibles suelen estar en lo alto del dosel, fuera del alcance de los buscadores humanos bípedos, y muy dispersos en el espacio, lo que requiere una gran cantidad de trabajo y tiempo⁹. Además, la escasez y la estacionalidad de los alimentos silvestres con almidón hacen que los bosques tropicales sean ecosistemas pobres en alimentos para los cazadores-recolectores. En última instancia, estos retos, junto con la falta de ejemplos etnográficos de cazadores-recolectores puros, condujeron a una visión estereotipada de que los bosques tropicales no podían mantener a las comunidades preagrícolas.

Aunque estas preocupaciones tienen peso, la investigación ha demostrado que la caza tropical puede ser rica en grasa y que muchos recursos vegetales son ricos en carbohidratos, y los ejemplos arqueológicos también demuestran que la búsqueda especializada de alimentos tropicales ha tenido éxito en tiempos profundos (véase ³⁴ para la discusión). Headland y Bailey³¹ señalan que la falta de ejemplos etnográficos claros de subsistencia puramente cazadora-recolectora se vio agravada por el legado de los impactos humanos del pasado sobre la composición de los bosques y la disponibilidad de recursos³¹. Los cazadores-recolectores modernos se beneficiaban así de los impactos de la domesticación de plantas y animales y de la gestión forestal del pasado. El descubrimiento y análisis de contextos de LP-EH en entornos forestales tropicales, anteriores a los cultivos, es por tanto esencial para comprender la ecología y la evolución humanas. El reciente análisis de los yacimientos arqueológicos de LP en la Serranía la Lindosa, en Colombia, evidencia una próspera cultura dedicada a la caza, la recolección y la pesca, miles de años antes de que se domesticaran los cultivos y se adoptara la agricultura¹⁸. Este contexto ofrece la oportunidad de explorar los conceptos de transferencia de conocimientos ecológicos en las decisiones migratorias a nuevos ecosistemas y cómo los colonos pioneros superaron los retos de la obtención de alimentos en los bosques tropicales.

2. Antecedentes geográficos y arqueológicos

2.1 Entorno geográfico

El cambio climático y su impacto en diferentes entornos y paisajes desempeñó un papel importante en las dispersiones humanas globales durante el Pleistoceno tardío ³⁵⁻³⁸. Este fue el caso, en particular, de los primeros humanos que entraron en Sudamérica durante un periodo de deglaciación gradual tras el Último Máximo Glacial (LGM) (23-19 ka BP), así como de los episodios climáticos abruptos del Evento seco de Heinrich (H1) (17-16 ka BP) y el retorno a las condiciones glaciales del Younger Dryas (YD) ~12,9-11,5 ka BP³⁹⁻⁴⁰. En comparación con el clima actual, el Neotrópico era al menos 6 °C más frío y recibía entre un 30 y un 50% menos de precipitaciones durante el Pleistoceno tardío⁷, mientras que el clima global también significaba que el nivel del mar era más de 100 m inferior^{41,42}. Durante la transición LP-EH, las líneas arbóreas andinas se desplazaron, los límites del ecotono entre la sabana y los bosques estacionales se movieron y los ecosistemas de las tierras bajas sufrieron fluctuaciones en su composición vegetal ^{43,44}. El cambio de la vegetación tuvo a su vez profundas implicaciones para los hábitats animales, con graves consecuencias para la megafauna, ahora extinta⁴⁵.

Estos cambios en el paisaje hicieron que los humanos que llegaron necesitaran un proceso de aprendizaje e innovación en las prácticas tecnológicas para negociar la gama de paisajes locales en proceso de cambio. Los primeros humanos que llegaron a Sudamérica se vieron obligados a pasar por el cuello de botella formado por el istmo de Panamá y la Puerta del Darién. Los humanos migrantes habrían tenido la oportunidad de encontrar y potencialmente transitar inevitablemente por bosques

tropicales húmedos durante su paso por Centroamérica. Esto habría permitido, o necesitado, el desarrollo de conocimientos ecológicos específicos del bosque húmedo. Se desconoce si estos migrantes centroamericanos pudieron emplear estos conocimientos específicos en el Amazonas, o si pudieron transmitirlos a través de generaciones sucesivas. En la actualidad, la evidencia arqueológica sugiere que los primeros migrantes siguieron una ruta costera en el Pacífico a través de masas terrestres ahora sumergidas⁴⁶. Una espina central de montañas desde Costa Rica hasta Colombia forma la divisoria continental, que separa en gran medida el istmo en los lados del Caribe y del Pacífico. Esta cadena de colinas y montañas influye en gran medida en las precipitaciones, siendo éstas mucho más elevadas en el lado del Caribe, lo que crea una distribución distinta de los hábitats, con bosque tropical húmedo principalmente en el lado del Caribe y bosque seco en el lado del Pacífico. Los contextos arqueológicos del LP-EH se limitan al lado del Pacífico de la divisoria continental⁴⁶. La reconstrucción del nivel del mar del Pleistoceno tardío sugiere que la llanura costera del Pacífico se extendió 80 km más, con una temperatura y precipitación hipotéticas que favorecen un paisaje de arbustos espinosos⁴⁷. Los conjuntos líticos recuperados en contextos del LP-EH en Panamá, incluyendo puntas Clovis, Clovis con cintura y de cola de pez, indican la importancia de la caza como actividad de subsistencia, con conjuntos de herramientas similares utilizados en contextos de América del Norte y del Sur que se asocian con una gama de restos de fauna, desde pequeños mamíferos hasta megafauna ahora extinta^{46,48}. El arrurruz (*Maranta arundinacea*), la calabaza (*Cucurbita moschata*) y el lerén (*Calathea allouia*) aparecen en el registro de fitolitos hacia 8 ka BP⁴⁹. Pruebas posteriores demuestran la transferencia de conocimientos específicos y tecnología entre América Central y América del Sur en ambas direcciones, con importantes cultivos, tecnología lítica y poblaciones humanas genéticas que se desplazan en ambas direcciones^{48,50-52}. Es necesario seguir investigando para confirmar las rutas que siguieron los primeros migrantes y los ecosistemas por los que transitaron, qué conocimientos ecológicos se desarrollaron y cómo influyeron en las elecciones migratorias y de subsistencia. La transferencia del conocimiento de los taxones vegetales encontrados en los diversos ambientes de Centroamérica a los ambientes de Sudamérica será fundamental para entender estas decisiones. Además, una mejor comprensión del calendario y las rutas de migración a través de los distintos hábitats facilitará el cuestionamiento de la longevidad del conocimiento ecológico y de si éste requiere una aplicación inmediata o puede transmitirse a través de generaciones sucesivas.

Al entrar en Sudamérica, los recién llegados habrían encontrado una gran variedad de paisajes. Las costas, las sabanas, los bosques húmedos de las tierras bajas y los elevados Andes ofrecen distintas opciones de paisajes para los colonos que emigran. Colombia puede dividirse a grandes rasgos en cinco regiones biogeográficas: i) Pacífico, ii) Caribe, iii) Andina, iv) Orinoco y v) Amazonas (Figura 1), cada una de ellas caracterizada por ecosistemas distintos. La región del Pacífico, que abarca el Chocó biogeográfico, se extiende a lo largo de la costa occidental desde el Golfo de Urabá hasta Ecuador, y limita al este con la Cordillera Occidental⁵³. La región es una de las tierras bajas más húmedas del planeta, ya que recibe más de 7.500 mm de lluvia al año⁵⁴. La mayor parte del paisaje está cubierta por espesos bosques tropicales, con manchas de manglares a lo largo del margen costero^{55,56}.

En la actualidad, la región está escasamente poblada y muchas zonas son inaccesibles, lo que preserva la gran diversidad de la selva tropical. Los datos paleoecológicos, climatológicos y arqueológicos de la región son muy limitados. Los inventarios forestales modernos documentan una vegetación muy diversa⁵⁷. Sin embargo, los historiales de vegetación largos consisten únicamente en un registro de sedimentos de la Laguna Piusbi⁵⁵, que data de 7670 años AP, pero que sólo tiene abundante polen de 4400 años AP, y un registro de 4200 años del Lago Jotaordó⁵⁸. Aunque se carece de una reconstrucción paleoecológica para el LP-EH, la extrema pluviosidad de la región habría permitido una reducción sustancial de las precipitaciones antes de que se alcanzara cualquier umbral ecológico y se percibieran amplios cambios en el ecosistema. Así, se prevé que los bosques hiperhúmedos hayan dominado el paisaje desde el LGM. No se dispone de datos arqueológicos sobre este período inicial. La inaccesibilidad y un clima poco propicio para la conservación han limitado la cantidad de investigaciones y la recuperación de materiales arqueológicos, que fue potencialmente una ruta migratoria atractiva para los primeros colonos. La combinación de recursos costeros y terrestres es una opción atractiva y, aunque las elevadas precipitaciones suponen un reto, la estabilidad y fiabilidad del clima podrían facilitar estrategias de subsistencia fiables. La presencia de asentamientos bien establecidos en Monte Verde en el sur de Chile ca. 14000 cal BP, con evidencias

de una amplia explotación de los recursos marinos⁵⁹, quizás insinúe una rápida migración hacia el sur a lo largo de la costa del Pacífico. En el futuro será necesario explorar esta región para conocer su historia humana temprana, su potencial como corredor para la expansión humana hacia el sur y las relaciones entre los primeros humanos y los recursos vegetales.



Figura 1. Mapa que muestra la ubicación de los sitios clave mencionados en el texto y las cinco zonas biogeográficas de Colombia: Caribe, Pacífico, Andino, Orinoco y Amazonas.

Al este del Darién se encuentra la región del Caribe. La región está compuesta en gran parte por sabanas bajas, incluyendo los Llanos Orientales, pero también incluye la Sierra Nevada de Santa Marta y el desierto de la Guajira. La vegetación en los Llanos Orientales varía desde pastizales de sabana sin árboles hasta sabanas-bosques con hasta un 80% de cobertura arbórea⁶⁰⁻⁶². Se han publicado varios registros de polen de núcleos lacustres de los Llanos Orientales^{61,63-65} con una vegetación herbácea seca que dominaba el paisaje entre 20 y 7 ka BP. El registro de polen de la Laguna El Pinal⁶⁵ registra un 85-92% de *Poaceae* entre ca. 22.400-12.500 ka BP. Los taxones de arbustos y árboles representan sólo el 5% del polen de este período, aumentando a alrededor del 15% hacia 10.300 ka BP. Los árboles y arbustos están especialmente representados por taxones de bosques de galería, como *Mauritia*, *Alchornea*, *Arecaceae*, *Cecropia*, *Melastomataceae*, *Myrtaceae* y *Celtis*. La ausencia de taxones acuáticos sugiere un ambiente seco y la desecación estacional del lago⁶⁵. Las palmeras *Mauritia* y *Mauritiella* están presentes en el registro del lago de Sardinas desde aproximadamente 12.300 ka BP⁶³. Los datos arqueológicos para los Llanos Orientales están ausentes para el LP-EH, aunque el sitio de Taima-taima en Venezuela proporciona un registro de la actividad de caza humana temprana¹⁹. El sitio de matanza de megafauna incluye artefactos líticos de El Jobo en asociación directa con restos de mastodonte descuartizado (*Haplomastodon*) fechados hace unos 13000 años⁹. No cabe duda de que la región del Caribe constituyó un corredor esencial en la migración de los primeros pobladores, especialmente en la explotación de la fauna de mediano y gran tamaño de las sabanas. Es de esperar que futuras investigaciones determinen si, y en qué medida, hubo presencia humana en los Llanos Orientales durante la temprana expansión humana por Sudamérica.

La región andina es muy heterogénea y abarca tres cordilleras con mesetas de gran altitud, valles intermontanos y una diversidad de ecosistemas y regímenes climáticos⁶⁶⁻⁷⁰. La elevación se eleva desde el fondo de los valles hasta un punto alto de 5755 msnm. La elevación y el aspecto afectan en gran medida a la cubierta vegetal, y el cambio climático a lo largo del Holoceno ha provocado cambios en la distribución altitudinal de las zonas de vegetación. Por debajo de las cumbres heladas, el páramo (por encima del límite arbóreo) ocupa actualmente la zona entre 3900 - 4600 m. Los bosques andinos y subandinos constituyen los principales biomas forestales a menor altitud, con una

mezcla de bosque seco y pastizales de sabana presentes dependiendo de las condiciones edáficas y el régimen climático local.

2.2 Entorno arqueológico

La evidencia potencial más temprana de seres humanos en el noroeste de Sudamérica proviene del yacimiento de Pubenza, en el valle interandino del Magdalena Medio, donde posibles herramientas unifaciales asociadas a restos de mastodonte (*Haplomastodon waringi*) datan de entre 19,9 y 16,2 ka BP dentro de un probable contexto de bosque tropical estacional^{71,72}. Se necesitan más investigaciones para confirmar el componente antropogénico del contexto y las relaciones entre humanos y plantas. Las primeras evidencias humanas seguras en Colombia provienen actualmente de contextos en el altiplano de Bogotá (ca. 2600 msnm). Estos sitios están asociados a una industria lítica conocida como tradición abriense o de herramientas de filo⁷³. Contextos seguros del Pleistoceno tardío se registran en el sitio Tibitó, que data de ca. 13.600 ka BP⁷⁴, el refugio rocoso Tequendama, que data de ca. 12.850 ka BP²⁰, y El Abra. Las excavaciones realizadas en el yacimiento de El Abra II permitieron obtener una fecha de unos 15.236 cal BP, aunque la naturaleza antropogénica del contexto ha sido discutida^{71,75,76}. Los contextos humanos seguros en El Abra, recientemente excavados por los autores de este manuscrito, contienen artefactos líticos y carbón en una superficie de uso que data de ca. 12,5 ka BP (Informe en el archivo del ICANH). El yacimiento al aire libre de Tibitó es un sitio de carnicería donde se recuperaron restos de mastodonte (*Haplomastodon* sp. y *Cuvieronius* sp.), caballo americano (*Equus* sp.) y ciervo (*Odocoileus virginianus*) en asociación con herramientas del Abriense y carbón vegetal⁷⁷. Los líticos del Abriense se fabrican por percusión directa para extraer lascas sin preparación de plataforma^{22,73,75}. Las lascas se retocan con percusión directa y, por lo tanto, se consideran dentro de la tradición de herramientas de borde recortado^{20,75}. La industria lítica de los abrigos rocosos del Tequendama, fechada en ~12,5 ka BP y denominada Tequendamiense, difiere de la tradición abriense, presentando el uso de materiales alóctonos, un fragmento de punta de proyectil, raspadores y lascas de adelgazamiento de materias primas exóticas⁶⁸. Tecnológicamente, el adelgazamiento bifacial es la diferencia clave entre la lítica tequendamiense y la abriense⁷³. Ubicados dentro de bosque enano de páramo fresco y pastizales abiertos en el altiplano andino de Bogotá, los líticos fueron recuperados en asociación con ciervos de raza (*Mazama americana*), ciervos de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y roedores (Cricetidae).

El Cauca Medio, en el valle interandino entre las cordilleras occidental y central, tiene uno de los registros humanos más ricos del LP-EH, que comienza en ca. 12,6 ka BP. El conjunto arqueológico del Holoceno Temprano incluye una gama de tecnologías líticas que incluyen puntas de proyectil^{73,78}, herramientas de lascas unifaciales hechas de materias primas locales (andesita, basalto, dacita, cuarzo), así como unos pocos ejemplos de herramientas de procesamiento de plantas, incluyendo piedras de mano, una piedra de moler plana y azuelas. La explotación vegetal temprana se revela en el registro arqueobotánico, incluyendo restos de *Xanthosoma*, Fabaceae y *Dioscorea* entre otros^{21,79}. Contextos en los bosques subandinos alrededor de Calima reportan hallazgos similares⁸⁰.

En la cuenca alta del río Cauca, en la selva subandina alrededor de Popayán a 1600 msnm, el sitio de San Isidro data de aproximadamente 10 ka BP. Un conjunto lítico diverso acompaña al sitio, incluyendo miles de artefactos de cuarzo y obsidiana, bifaces, preformas de proyectil y lascas retocadas. El conjunto también incluye cantos rodados molidos, piedras planas de moler, cantos rodados con surcos cóncavos y un hacha de piedra molida⁸⁰. El registro arqueobotánico de San Isidro incluye semillas de aguacate (*Persea* cf. *americana*), basul (*Erythrina* cf. *edulis*), *Caryocar* spp., *Viola* spp. y macro restos de palmeras, probablemente pertenecientes a *Acrocomia*^{8,80}. El análisis de los granos de almidón de un canto rodado identificó cf. *Xanthosoma/Ipomoea* y/o *Manihot* y *Maranta* cf. *arundinacea*, y hierbas y legumbres no identificadas⁸. La mezcla de árboles frutales y tubérculos en el registro sugiere que se practicaba una forma de agroecología hacia 10 ka BP¹⁶.

La región amazónica de baja altitud al este de la Cordillera Oriental comprende tanto la sabana como el bosque tropical húmedo. Los ríos Caquetá y Guaviare dominan la zona. El sitio de Peña Roja a lo largo del río Caquetá y los sitios arqueológicos del SLL, en los que se centra este trabajo, son los sitios más antiguos de la región y proporcionan la limitada evidencia arqueobotánica del uso de las plantas. Peña Roja, con una ocupación inicial fechada entre ca. 11.069 y 9168 cal BP^{17,23,81,82}, incluye un conjunto lítico compuesto por piedras de mano, piedras de moler, taladros, picadores, martillos,

azadas y lascas unificiales, todas ellas fabricadas sobre cuarzo y piedra ígnea locales⁸¹. Una diversidad de palmeras y árboles frutales comestibles están representados en el conjunto macrobotánico^{82,83}, incluyendo: *Anaueria brasiliensis*, *Astrocaryum aculeatum*, *Astrocaryum chambira*, *Astrocaryum jauari*, *Bactris* sp., *Euterpe precatoria*, *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua*, *O. minor*, *Mauritia flexuosa*, *Parkia multijuga*, *Inga* spp., *Passiflora quadrangularis*, *Brosimum guianense*, *Sacoglottis* spp. y *Caryocar* spp.^{82,83}. También se han documentado fitolitos de calabaza (*Cucurbita* spp.), calabaza de botella (*Lagenaria siceraria*) y leren (*Calathea* sp.)⁸ y granos de almidón de *Xanthosoma* spp. en dos herramientas de piedra datadas en ca. 8,8 ka BP⁸².

Las excavaciones en la Serranía de Chiribiquete, a 160 km al sur de SLL, registran 36 abrigos rocosos, con pinturas rupestres similares a las de SLL. La datación por radiocarbono de un hogar en el abrigo rocoso del Arco 1, que incluía fragmentos de ocre y restos de fauna, proporcionó una fecha de ~ 5,5 ka BP⁸⁴. La similitud de la expresión artística con la de SLL sugiere una interacción cultural entre las dos zonas y contextos anteriores, contemporánea a las primeras fechas de SLL y muy probable.

2.3 Región de estudio

El SLL, en el departamento de Guaviare, es una serie de 20 km² de afloramientos rocosos a lo largo del río Guaviare en el ecotono entre las sabanas y la selva amazónica⁸⁵. El clima actual es cálido y húmedo, con una precipitación anual de ~2800 mm. El clima es estacional, con una estación seca de noviembre a febrero y una estación húmeda de marzo a octubre⁸⁶. Se carece de reconstrucciones paleoambientales para la región. El registro de polen más cercano es el de la laguna de Loma Linda⁸⁷, a 150 km al norte, que presenta la zona como sabana con bosque de galería desde ca. 9,6 ka BP. Piperno y Pearsall⁸, extrapolaron a partir de los registros polínicos existentes para sugerir que las zonas que hoy albergan bosques tropicales en la región eran sabanas a finales del Pleistoceno. Sin embargo, datos paleoclimáticos y paleoecológicos combinados recientes muestran que durante los eventos climáticos más secos del Pleistoceno tardío, incluso las partes más secas de la Amazonia (como el "corredor seco") siguieron albergando bosques tropicales⁸⁸. Unos registros paleoambientales más localizados ayudarán a calibrar estas reconstrucciones.

Los registros arqueobotánicos de SLL¹⁸ y Peña Roja⁸², atestiguan la presencia de vegetación de selva tropical junto a taxones de sabana durante el LP. Una diversidad de palmeras, las monocotiledóneas *Heliconia* y *Phenakospernum*, y especies arbóreas como el *Brosimum lactescens*, una especie arbórea dominante del bosque de tierra firme⁸⁹, confirman la presencia de elementos de selva tropical, junto a los pastos de la sabana. En comparación con el entorno actual, el paisaje probablemente incorporaba un bosque más abierto y fragmentado, con una composición de especies que reflejaba la menor precipitación y las temperaturas más frías del LP. Los inventarios vegetales recientes registran 884 especies de plantas vasculares, correspondientes a árboles, arbustos, enredaderas, plantas herbáceas y palmeras. Los árboles y arbustos son más pequeños donde los sedimentos son poco profundos en el sustrato rocoso^{85,86}. Hay un total de 449 especies de vertebrados, incluyendo peces (89), anfibios (30), reptiles (56), aves (226) y mamíferos (48), entre los que se encuentran el mono, el armadillo, el tapir, el agutí, la zarigüeya y el oso hormiguero⁸⁵.

El SLL está compuesto por roca sedimentaria cretácea de la formación Araracuara, formando extensos abrigos y paredes rocosas que han sido decoradas con pictografías^{18,90,91}. Las primeras excavaciones se realizaron en SLL durante 1989 en el abrigo rocoso de Angosturas II. Se recuperaron artefactos líticos, restos botánicos carbonizados, huesos de fauna y fragmentos de ocre, datados entre ca. 8155 y 3977 cal BP⁸³. Estudios y excavaciones recientes en la región han documentado muchos más abrigos rocosos pintados y han establecido contextos de LP (ca. 12,5 ka BP) en tres abrigos rocosos distintos¹⁸.

El Cerro Azul es un afloramiento rocoso distinto (Figura 2) y un hito local (322 msnm, 2° 31'



(a)



(b)

47,2" N y 72° 51' 59,0" W). Las excavaciones más extensas de la zona se han realizado en el afloramiento, que contiene uno de los mayores conjuntos de pinturas rupestres de la región (Figura 2), con un total de 12 paneles y miles de imágenes que representan seres humanos, animales, plantas, huellas de manos y formas geométricas¹⁸. Se realizaron análisis arqueobotánicos, líticos y zooarqueológicos en el material excavado, que se reportan en detalle en Morcote-Rios et al.¹⁸. En este artículo se repasan los métodos y resultados de los análisis para facilitar la discusión.

Figura 2. (a) Fotografía aérea del prominente afloramiento de Cerro Azul. (b) Panel pintado de arte rupestre en Cerro Azul.

3. Materiales y Métodos

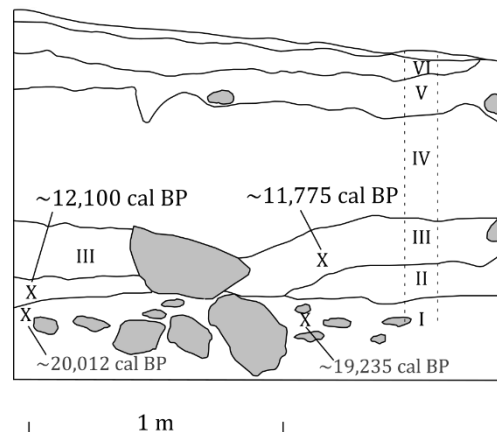
En 2017 se realizó una excavación de 12 m² siguiendo la estratigrafía cultural. Todo el sedimento retirado se cribó para recoger artefactos y ecofactos. Se realizaron análisis macrobotánicos y faunísticos de todo el material recuperado en niveles arbitrarios de 5 cm para mantener un control vertical de mayor resolución, siguiendo procedimientos estándar⁹². Las muestras de fitolitos se recogieron en una columna de la pared de la unidad de excavación tras la finalización de la misma. Los fitolitos se analizaron siguiendo los protocolos estándar⁹³ y la comparación con la colección de referencia de fitolitos del Laboratorio de Arqueología del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN-MHN-FIT) y los atlas de fitolitos⁹⁴. Cada muestra se basó en un recuento de 200. Se recolectaron muestras de carbón vegetal para su datación por radiocarbono AMS con el fin de establecer el momento de la ocupación inicial.

4. Resultados

4.1 Cronología

Las excavaciones revelaron una estratigrafía intacta (Figura 3) y una fecha segura de ocupación humana de 12.180-11.826 cal BP. Dos fechas de AMS inferiores, de unos 20 ka BP, no pueden confirmarse como antropogénicas por el momento¹⁸.

Figura 3. Perfil estratigráfico de la Excavación 1 de Cerro Azul mostrando los estratos (etiquetados con números romanos) y las fechas de radiocarbono por AMS. Las líneas discontinuas indican la columna de muestreo para el análisis de fitolitos. Para el dibujo completo del perfil y su descripción, véase Morcote-Rios et al.¹⁸.



4.2 Litos

Se recuperaron artefactos líticos de pedernal y cuarzo de todos los estratos culturales de Cerro Azul. En total, se recuperaron 2478 piezas de desechos de manufactura, 289 herramientas identificables y 128 núcleos. No se recuperó lítica pulida. El ensamblaje incluye pequeñas herramientas unificiales de cuarzo (216), cuarzo (48), y cuarcita y arenisca (25), incluyendo ejemplos de desgaste por uso y micro-serraciones a lo largo de los bordes. Los núcleos tienen una longitud media de 60 mm, lo que coincide con el tamaño de los nódulos naturales del paisaje actual. Los abundantes núcleos de cuarzo y chert a lo largo del río Guayabero raramente exceden los 100 mm de longitud, sugiriendo que la disponibilidad de recursos naturales limitó el tamaño potencial de las herramientas manufacturadas. En términos generales, la tecnología lítica de Cerro Azul forma parte de la tradición de formas unificiales y herramientas expeditivas encontradas a lo largo del Pleistoceno

Tardío en muchas regiones de Sudamérica, con similitudes a la tecnología Abriense identificada en contextos de LP en la Meseta de Bogotá. No hay evidencia de cambio tecnológico en el conjunto lítico a través de la secuencia cultural.

4.3 Restos vegetales

Los análisis arqueobotánicos se realizaron en semillas carbonizadas, carbón vegetal y fitolitos. El cribado húmedo y seco en Cerro Azul recuperó 32.489 semillas carbonizadas a lo largo del perfil estratigráfico (Figura 4). Las monocotiledóneas están particularmente bien representadas. La palma (Arecaceae) es la familia más representada con diez taxones identificados: *Astrocaryum chambira* (nombre vernáculo 95-97 en Colombia: chambira, cumare, en Brasil: tucuma), *Attalea maripa* (CO: palma real, inaya, BR: inajai), *Attalea racemosa* (CO: coco, BR: babassu), *Attalea* sp., *Bactris* sp., *Euterpe precatoria* (CO: asai, guasaí, BR: açai), *Mauritia flexuosa* (CO: moriche, canangucho, BR: buriti), *Oenocarpus bataua* (CO: milpesos, seje, BR: batauà), *Oenocarpus minor* (CO: milpesillo, vacaba, BR: bacaba), y *Syagrus orinocensis* (CO: churrubay, coco). La mala conservación (demasiado fragmentada, rasgos morfológicos distorsionados) impidió la identificación taxonómica más allá de la familia. Las características morfológicas de estos restos sugieren la subfamilia Arecoideae (posibles géneros: *Astrocaryum*, *Bactris* o *Syagrus*).

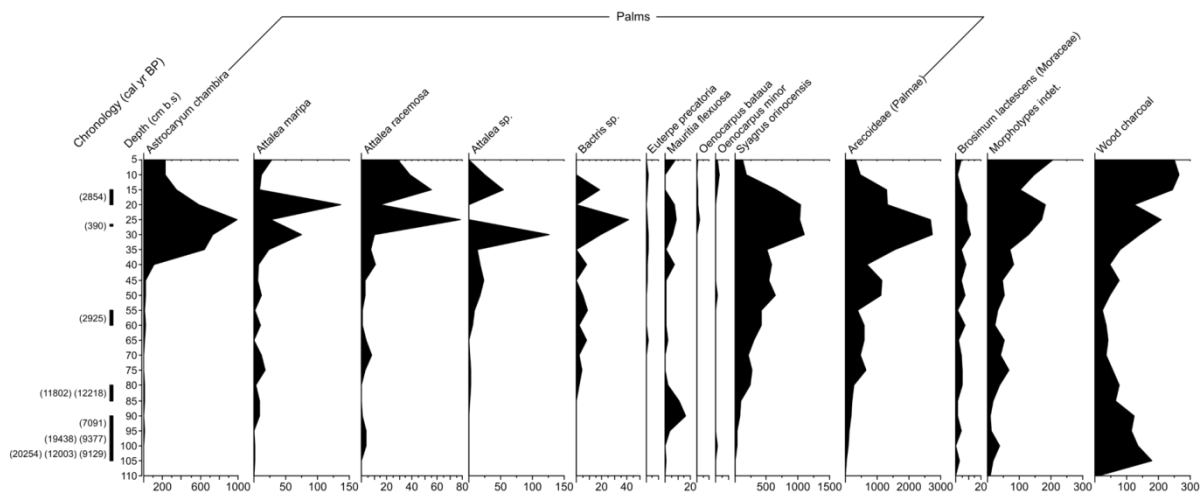


Figura 4. Diagrama de restos macrobotánicos de la Unidad de Excavación 1 de Cerro Azul. Los restos macrobotánicos fueron analizados a partir de niveles arbitrarios de 5 cm recogidos durante la excavación. Los datos se presentan por profundidad bajo la superficie. Reproducido de Morcote-Rios et al. ¹⁸.

Syagrus orinocensis, *Astrocaryum chambira*, *A. maripa* y *A. racemosa* tienen la mayor representación, mientras que *Euterpe precatoria*, *Mauritia flexuosa*, *Oenocarpus bataua* y *O. minor* están presentes en menor cantidad. Los macrorrestos carbonizados de *Brosimum lactescens* (Moraceae) están presentes en todos los estratos, lo que indica su uso continuado como comestible. Las semillas pertenecientes a las familias Araceae, Euphorbiaceae, Humiriaceae y Poaceae están asociadas a una actividad humana más investigada en la estratigrafía superior. También se recuperó un total de 2.388 fragmentos de carbón vegetal leñoso, que probablemente representan diversas actividades domésticas en el abrigo rocoso, como la generación de calor y la preparación de alimentos. Los fragmentos correspondientes a troncos de palmera pueden indicar su uso como combustible.

La familia de las palmeras es también la mejor representada en el conjunto de fitolitos (Figura 5). *Mauritia flexuosa* y los grupos *Astrocaryum-Bactris*, *Euterpe-Oenocarpus*, así como otras palmas indet. (globulares equinadas), son los más abundantes. Los fitolitos trapezoidales, rectangulares y

bilobados, así como las células bulliformes, diagnósticas de gramíneas, indican la presencia de zonas abiertas en las proximidades del yacimiento.

Otros taxones identificados en el conjunto de fitolitos son *Heliconia* sp. Los rizomas comestibles de *Heliconia hirsute* se siguen consumiendo en el Amazonas, mientras que las hojas de *H. hirsuta* se utilizan en la construcción de cestas. También se recuperaron fitolitos de la especie polivalente *Phenakospermum guyanense* (Strelitziaceae). Las semillas de esta especie son comestibles y sus hojas son utilizadas en la construcción de campamentos por los modernos Nukak^{86,98,99}. Los fitolitos de dicotiledóneas arbóreas y herbáceas están presentes en toda la secuencia arqueológica (indet. morfotipos). Desafortunadamente, estos grupos no producen morfotipos diagnósticos que permitan una mayor resolución taxonómica.

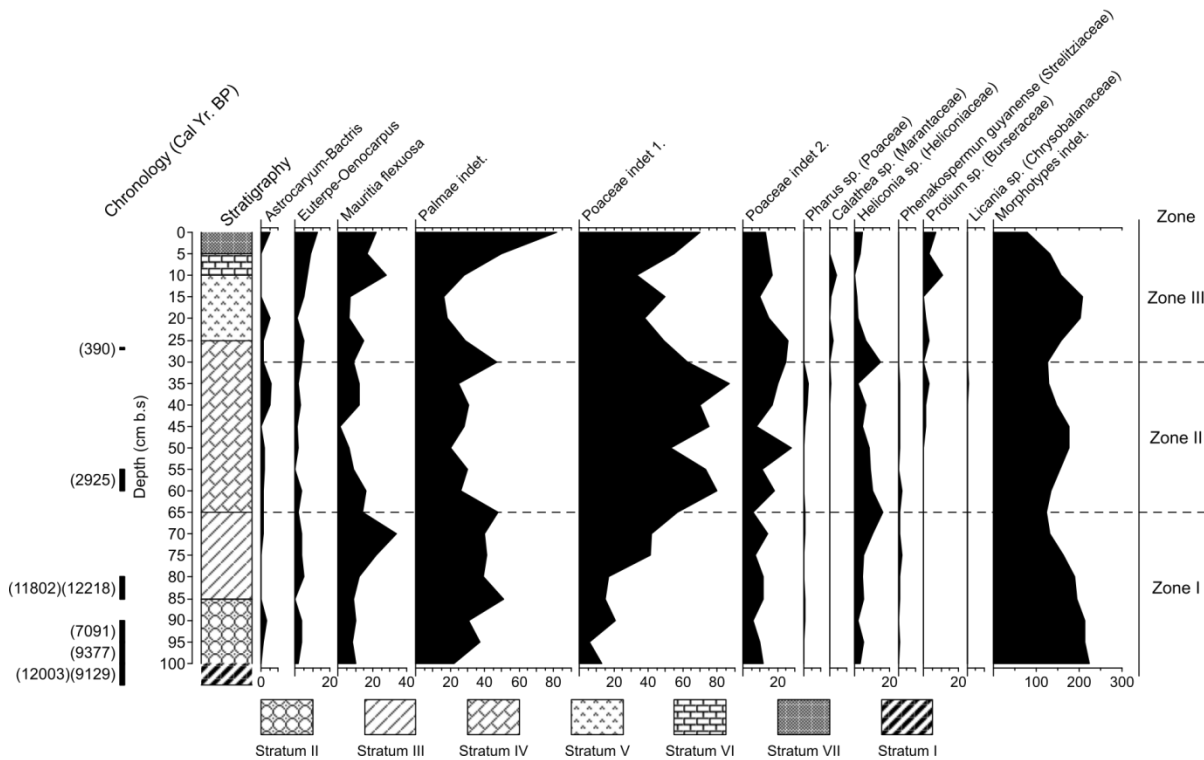


Figura 5. Diagrama de fitolitos de la Unidad de Excavación 1 de Cerro Azul. Reproducido de Morcote-Rios et al.¹⁸.

4.4 Restos de fauna

En la excavación de Cerro Azul se analizaron un total de 81.669 fragmentos de fauna, de los cuales 14.594 (18%) son diagnósticos y 67.075 (82%) no lo son. El conjunto incluye peces, mamíferos, reptiles, un pequeño número de bivalvos y un solo hueso de ave. Los peces son los más abundantes, representando el 58% (8.484) del conjunto. El más abundante es la cachama (*Piaractus* sp.), una especie que migra a lo largo de los ríos, entrando en las zonas estacionalmente inundadas y en los lagos durante la época de fructificación de muchos taxones del bosque arbóreo. También están representadas las pirañas (*Pygocentrus* sp.), que habitan en zonas herbáceas inundadas a lo largo de las riberas de los ríos, lagos y arroyos¹⁰⁰, los Cynodontidae (characines diente de perro), depredadores carnívoros que se encuentran en ríos y lagos estacionalmente inundados, y los Doradidae (bagres), que habitan en ríos y lagos de movimiento lento^{100,101}.

Los restos de mamíferos (4930) representan el 34% del conjunto faunístico. Las placas óseas del caparazón del *Dasypus* (armadillo), que habita en diversos hábitats como la selva tropical y la sabana abierta, constituyen el 89% del conjunto. Los roedores también están bien representados (5,37%), siendo las especies más abundantes la paca (*Cuniculus paca*) y el capibara (*Hydrochoerus*

hydrochaeris), que habitan en bosques y sabanas, donde se alimentan de semillas, frutos y tubérculos¹⁰². Los cérvidos representan el 1,8%.

Los reptiles, incluyendo caimanes, cocodrilos, iguanas, serpientes y tortugas, representan el 6% del conjunto (824 fragmentos). Estas especies se asocian principalmente a los medios acuáticos del bosque tropical húmedo¹⁰³. El único hueso de ave del conjunto es un fragmento de falange de una garceta (familia Ardeidae), asociada a rápidos y humedales. Los bivalvos de la familia Mycetopodidae representan el 2% (326) del conjunto. Estos bivalvos son más abundantes y fáciles de recolectar cuando el nivel del agua es el más bajo¹⁰⁴.

El conjunto se caracteriza por la explotación de un amplio espectro de recursos faunísticos, centrándose en los asociados a los medios acuáticos. Este enfoque se enfatiza aún más cuando se considera la ausencia de mamíferos de tamaño mediano y grande, como el pecarí (Tayassuidae), el tapir (Tapiridae), los primates, los carnívoros y las aves. Si los ocupantes de Cerro Azul cazaban y consumían animales de mayor tamaño, éstos eran procesados en un sitio diferente, y sólo los animales pequeños eran procesados en el refugio rocoso. Proporciones similares de restos faunísticos entre peces, mamíferos y reptiles se mantuvieron a lo largo de la historia de ocupación del sitio, revelando una continuidad en las prácticas de subsistencia de caza.

5. Debate

Jones habló de la importancia de los rasgos visuales clave en las comunidades vegetales que permitían la transferencia de conocimientos ecológicos entre diferentes hábitats, lo que permitía el éxito de la búsqueda de alimentos en un entorno nuevo. Su hipótesis sobre cómo la transferencia de conocimientos ecológicos podría superar los crecientes desafíos de la explotación de las plantas con la expansión de los homínidos hacia latitudes más septentrionales. Aquí especulamos que los mismos procesos de transferencia y experimentación ecológica se produjeron en sentido inverso cuando los humanos emigraron hacia el sur, a los bosques tropicales húmedos de la Amazonia, de gran biodiversidad. Discutimos la dieta de estos primeros colonos en el SLL, sus elecciones dietéticas que les permitieron establecerse en la región, y la potencial aplicación del conocimiento ecológico en las elecciones de subsistencia. En particular, nos centramos en el predominio de las palmeras dentro del conjunto arqueobotánico y sugerimos que la familia de plantas proporcionó una "puerta de entrada" al diverso bosque tropical.

5.2 Dieta

Los restos faunísticos y botánicos de Cerro Azul sugieren que los primeros pobladores tenían una dieta de amplio espectro centrada en la caza y la pesca para su subsistencia primaria, con la recolección de plantas como complemento de la dieta. Los cazadores-recolectores de SLL utilizaban una amplia gama de recursos animales. No se han recuperado grandes mamíferos en el conjunto, pero se habrían necesitado diversas estrategias y tecnologías para la captura y el procesamiento de los recursos faunísticos, que incluyen peces, pequeños vertebrados y moluscos¹⁸. A pesar de estas habilidades de caza, el cambio tecnológico lítico es limitado y la explotación de los diversos recursos faunísticos fue consistente a lo largo de la historia del yacimiento (es decir, hay proporciones similares de peces, mamíferos y reptiles en toda la secuencia estratigráfica). El conjunto lítico de Cerro Azul está compuesto por herramientas unifaciales y expeditivas, con ausencia de formas bifaciales o puntas talladas. La ausencia de herramientas especializadas en el procesamiento de plantas sugiere que hubo un desarrollo limitado del procesamiento intensivo de plantas. En particular, la ausencia de piedras de moler sugiere el uso de tecnología precedera o que las raíces y los tubérculos no eran tan importantes como en otras regiones, como los valles interandinos¹⁵, y que se podían obtener suficientes alimentos vegetales de manera eficiente sin necesidad de una inversión de mano de obra más intensiva, desarrollos tecnológicos o experimentación de procesamiento. Una característica interesante en el caso del registro arqueobotánico de SLL es que la explotación de las plantas parece haberse centrado en una amplitud bastante limitada de familias de plantas, aunque estudios posteriores utilizando métodos específicos que puedan recoger otros restos vegetales (por ejemplo, almidón, parénquima), podrían revelar una dieta más compleja. Los frutos de los árboles (por ejemplo, *B. lactescens*) están representados, pero el conjunto está dominado por la familia de las palmeras.

5.3 Palmeras

Se identifican diez taxones de palmeras en el conjunto de Cerro Azul: *Astrocaryum chambira*, *Attalea maripa*, *Attalea racemosa*, *Attalea* sp., *Bactris* sp., *Euterpe precatoria*, *Mauritia flexuosa*, *Oenocarpus bataua*, *O. minor*, y *Syagrus orinocensis*, y el predominio y la diversidad de las palmas en el conjunto arqueobotánico demuestra que la familia de plantas fue específicamente seleccionada como recurso. La concentración en los taxones de palmeras puede haber proporcionado una estrategia de forrajeo de bajo riesgo y alto potencial dentro de la biodiversidad de la selva tropical.

Las palmeras son uno de los grupos de plantas dominantes en el paisaje de la SLL en la actualidad, y crecen en bosques tropicales húmedos, inundados estacionalmente y en bosques inundados. Algunas especies, como *A. maripa* y *M. flexuosa*, forman grandes poblaciones. Los taxones de palmeras del conjunto de Cerro Azul se caracterizan por tener una fenología productiva con alta productividad de frutos, semillas ricas en proteínas y aceites, y un periodo de fructificación de varios meses del año¹⁰⁵. Las hojas de varias especies de palmeras se utilizan para el techado de las viviendas y los campamentos temporales, mientras que sus fibras se utilizan para diversos implementos. Los troncos se utilizan en la construcción o para fabricar cerbatanas, arcos y arpones para la caza y la pesca⁹⁶. Todas las especies de palmeras identificadas en el ensamblaje de Cerro Azul producen componentes comestibles, y muchas especies son multiusos, produciendo fibras, paja y aceites deseables¹⁰⁵. *Attalea* y *Astrocaryum* producen semillas comestibles, aceite, paja y fibras. La *Mauritia flexuosa* es una de las palmeras más abundantes y útiles del paisaje sudamericano. El fruto de la *Mauritia* es comestible, pero también puede producir harina. La *Oenocarpus bataua* es una palmera alta, productora de aceite, y se utilizan prácticamente todas las partes del árbol¹⁰⁶¹⁰⁷. Se ha sugerido que la alta diversidad de especies de *Oenocarpus* en el río Caquetá medio refleja el centro de diversificación del género y que los humanos pueden haber tenido un papel importante en su propagación por las tierras bajas húmedas¹⁰⁵. En su mayor parte, la recolección y el procesamiento de los frutos de la palma no requieren una tecnología compleja, aunque algunas especies sí requieren cierto grado de procesamiento. Por ejemplo, se necesita agua caliente para ablandar la pulpa de *O. bataua*, *E. precatoria* y *M. flexuosa*, que luego se macera y se pasa por un colador.

Se han recuperado restos de palmeras en sitios arqueológicos de toda América, desde el sur de Estados Unidos hasta el sur de Uruguay, con múltiples géneros y más de 50 especies registradas en conjuntos arqueobotánicos¹⁰⁵. En el Estado de Pará, en la Amazonia Oriental, se recuperaron macro restos de palmeras en contextos de LP en Caverna de Pedra Pintada²⁵, Gruta do Pequia¹⁰⁸ y Capela¹⁰⁹. Los sitios de LP Santana do Riacho¹¹⁰¹¹¹ y Lapa do Boquete²⁷ en Minas Gerais contienen restos de *Astrocaryum* y *Syagrus*. El yacimiento de bosque tropical de montaña LP/EH de San Isidro en el valle interandino de Popayán¹⁷, fechado en 12.465-11.829 cal BP, contiene abundantes restos de palmeras. Se recuperaron cáscaras y semillas de palma, potencialmente del género *Acrocomia*. En el yacimiento de Peña Roja, en la Amazonia colombiana, el 60% del conjunto macrobotánico corresponde a la familia de las palmeras (Arecaceae)^{17,83}. Los taxones de palmeras identificados son: *Astrocaryum aculeatum*, *A. jauri*, *A. sciophilum*, *Attalea insignis*, *A. maripa*, *A. racemosa*, *Mauritia flexuosa*, *Oenocarpis bacaba*, *O. bataua* y *O. mapora*. La palma sigue siendo uno de los recursos más importantes para las comunidades actuales de los bosques amazónicos¹¹²⁻¹¹⁶. Los modernos Nukak de Colombia, por ejemplo, manejan once especies de palmeras (de siete géneros) como fuente de alimento o de materias primas⁸³, siendo *Oenocarpus*, *Attalea*, *Bactris*, *Mauritia* y *Astrocaryum* explotadas como comestibles⁸³⁹⁸.

5.4 Conocimientos ecológicos

El predominio y la diversidad de los taxones de palmeras en el conjunto arqueobotánico del SLL son de especial interés cuando se considera la aplicación de los conocimientos ecológicos en un nuevo entorno. Las diversas especies de palmeras son reconocibles al instante en el paisaje, no sólo como monocotiledóneas, sino específicamente a la familia Arecaceae. Los distintos taxones de palmeras no sólo comparten una morfología distinta, sino que también se distinguen físicamente de la gran variedad de dicotiledóneas que constituyen la variada vegetación del bosque. Es probable que su aspecto visual sea un identificador clave del valor económico potencial, que permite el rápido desarrollo de una estrategia de explotación de recursos y la adaptación al nuevo entorno.

Los múltiples usos de la palma y la explotación de la familia por parte de los grupos amazónicos están bien documentados^{113,115,117,118} y las pruebas arqueobotánicas de contextos arqueológicos del Pleistoceno tardío y del Holoceno temprano se han utilizado como evidencia para establecer el papel de la palma como un componente importante de las estrategias de adaptación en el entorno tropical húmedo^{17,105,119}. Sin embargo, aún queda una duda sobre el proceso de comportamiento que se encuentra detrás de la explotación de la palma. ¿Fueron las palmeras una especie de entrada que permitió la identificación temprana de recursos en un entorno nuevo? ¿Los colonos del SLL transfirieron el conocimiento de las palmeras de encuentros anteriores en otros paisajes, o el conocimiento se desarrolló a través de la experimentación in situ? La evaluación del posible proceso de comportamiento puede aportar información sobre cómo se colonizaron los nuevos paisajes, con implicaciones para la dinámica humano-planta a corto y largo plazo y para la expansión global de los seres humanos.

La familia de las palmeras está presente en diversos hábitats de América Central y del Sur. La riqueza de especies de palmeras en Colombia es alta en comparación con otros países del Neotrópico. Galeano y Bernal⁹⁶ registran 231 especies de palmeras en 44 géneros en la actual Colombia. Sólo Brasil tiene más especies (233), aunque en menos géneros (36). Ecuador ocupa un lejano tercer lugar en cuanto a riqueza de especies, con 134 especies en 30 géneros. La topografía dinámica y la ubicación en la encrucijada entre América Central y América del Sur han creado un mosaico de distribución de palmeras en Colombia que ha dado lugar a una gran riqueza de los taxones⁹⁶. Galeano y Bernal⁹⁶ documentan 92 especies de palmeras en el Amazonas (incluyendo los Llanos Orientales). Los taxones del sotobosque *Geonoma*, y los espinosos *Bactris* y *Astrocaryum* son particularmente diversos, mientras que las especies *Attalea septuagenata*, *Oenocarpus circumtextus* y *O. makeru*, son exclusivas de Colombia. El reciente estudio botánico de Balslev et al.¹¹² registró una densidad de palmeras de 2.900 individuos por hectárea en el bosque amazónico de *tierra firme* y una densidad de 3.737 individuos por hectárea en los bosques de llanura inundable. Un total de 86 especies están presentes en las tierras bajas del Pacífico (incluyendo los bosques tropicales húmedos del Chocó), trece de las cuales son exclusivas de Colombia. La zona tiene una diversidad increíblemente alta para su tamaño relativo en comparación con la Amazonia. La región andina, incluyendo los valles del Cauca y del Magdalena, incluye 82 especies. *Ceroxylon* es exclusivo de los Andes y los géneros *Wettinia* y *Aiphanes* son los más diversos. Galeano y Bernal⁹⁶ llaman particularmente la atención sobre las especies endémicas del Valle del Magdalena, señalando que mientras algunos de los taxones de las tierras bajas son compartidos con las regiones del Amazonas y del Pacífico, algunos son exclusivos del valle (especialmente en el género *Astrocaryum*). La región del Caribe tiene la menor diversidad de palmeras, con sólo 14 especies. La región seca incluye los géneros *Sabal*, *Acoelorrhaphe* y *Copernicia*.

Aunque Colombia se beneficia de una extensa investigación paleoecológica, los registros están lejos de ser completos para sus paisajes altamente diversos, y muchas áreas carecen de reconstrucciones de la vegetación del LP-EH. Por lo tanto, la presencia, distribución y diversidad de las palmas en el paisaje del LP-EH no puede ser determinada con un alto nivel de certeza en la actualidad. En su reconstrucción de los biomas del LP a partir de los núcleos de polen existentes, Marchant et al.⁶⁷ asocian principalmente las palmas con los biomas del Bosque Tropical Lluvioso y del Bosque Tropical Estacional, los cuales están restringidos geográficamente a las regiones del Pacífico y la Amazonía. El núcleo de Pantano de Mónica 1120 de la cuenca media del río Caquetá en la Amazonía colombiana central contiene abundante polen del tipo *Mauritia* de ca. 11 ka BP (edad extrapolada), con un número bajo de *tipo Euterpe/Geonoma* también documentado¹²⁰. Sin embargo, la diversidad de palmas en la región está mejor ejemplificada por el rango de taxones de palma recuperados en el ensamblaje arqueobotánico del sitio arqueológico de Peña Roja¹⁷, el cual es además apoyado por el ensamblaje arqueobotánico de Cerro Azul.

En las otras regiones y biomas de LP Colombia, aunque había una alta diversidad de especies de palmeras endémicas, éstas eran menos abundantes, presentándose como individuos dispersos o en pequeñas poblaciones. El bosque de galería, las llanuras de inundación, los humedales, los suelos aluviales, etc. habrían proporcionado hábitats adecuados para palmeras como *Astrocaryum*, *Euterpe*, *Geonoma*, *Mauritia*, *Mauritiella* y *Oenocarpus*. Los valles interandinos probablemente contenían una gama de taxones de palmeras. Los registros del Valle del Cauca sugieren un paisaje heterogéneo. El polen de *Arecaceae* está presente en baja abundancia en los núcleos sedimentarios de Quilichao (1020

msnm) y La Teta (1020 msnm)⁶⁶. El ensamblaje polínico sugiere la presencia de bosque seco durante el LP66, y las palmas pueden haber estado más restringidas a la proximidad de cuerpos de agua. El conjunto arqueobotánico del sitio arqueológico de San Isidro (1690 msnm), fechado en 11802-11271 cal BP8, incluye macrorrestos de palmeras probablemente pertenecientes a *Acrocomia*¹⁷. El conjunto de San Isidro sugiere la presencia de un bosque subandino, similar al bosque húmedo tropical, aunque con menos especies y menos abundantes y sin análogos modernos¹⁷.

La falta de sitios arqueológicos estratificados del LP-EH o de registros paleoecológicos en el Valle del Magdalena impide la confirmación de taxones de palmeras durante el poblamiento inicial de la región. El registro polínico de la Laguna Pedro Palo¹²¹ de 2000 msnm en la vertiente occidental de la Cordillera Oriental no registra ningún taxón de palma durante el LP-EH. Hooghiemstra y van der Hammen¹²¹ señalan la distribución actual de la palma en el cinturón de vegetación tropical de tierras bajas (0 - 1000 msnm) del valle, así como una ocurrencia más limitada en el cinturón de bosque subandino (ca. 1000-2300 msnm), aunque reconocen dos tipos de bosque subandino, con la zona superior (por encima de 2000 msnm) caracterizada por el bosque de *Quercus* con ciertos taxones, como la palma, que no se extienden a las altitudes más altas. Durante el LP-EH, el valle del Magdalena constituyó el principal refugio forestal de todos los valles interandinos. Estos refugios forestales habrían contribuido al desarrollo de una diversidad de especies endémicas, lo que explica la elevada riqueza de especies de palmeras en el paisaje moderno del valle. El yacimiento arqueológico de El Prodigio, en la vertiente oriental de la Cordillera Central (1800 msnm), contiene restos de palmeras carbonizadas datadas en unos 6,4 ka BP¹²². Los sitios arqueológicos fechados en el Valle del Magdalena en ca. 10 ka BP están ubicados en áreas que se predice albergaron bosques tropicales lluviosos de tierras bajas^{123,124}, que probablemente habrían contenido una variedad de palmas. La futura investigación arqueobotánica en estos sitios proporcionaría información importante sobre el uso de las plantas, así como la reconstrucción de la presencia de taxones específicos en el paisaje.

En las sabanas de los Llanos Orientales, los núcleos de polen de Laguna Sardinias y Laguna Angel⁶³ registran la presencia de la palma *Mauritia* como una de las principales especies arbóreas alrededor de los cuerpos de agua durante el LP. Los datos arqueológicos están actualmente ausentes para la región durante el LP-EH. Cualquier población de cazadores-recolectores en las sabanas habría tenido que depender de los cuerpos de agua permanentes y como tal habría estado familiarizada con los taxones de palma.

La omnipresencia endémica de la palma en los diversos hábitats de Colombia, junto con la evidencia del uso de la palma en los primeros sitios arqueológicos, sugiere que los colonos del SLL probablemente habían encontrado y desarrollado previamente el conocimiento del potencial económico de las palmas. Es posible que los primeros emigrantes, o más probablemente sus antepasados, hayan encontrado bosques tropicales húmedos en Centroamérica, el Chocó o parches aislados en los valles andinos, en su viaje a la Amazonia. Sin embargo, la separación espacial de la Amazonia de otros posibles bosques tropicales húmedos, junto con los datos arqueológicos actuales que establecen que los seres humanos estuvieron en entornos de sabana y bosque seco durante más de un milenio antes de los primeros contextos de bosque húmedo, apoyan firmemente el bosque tropical húmedo como un nuevo entorno para los colonos pioneros. Además, cualquier conocimiento potencial de la gama de taxones comestibles del bosque tropical húmedo, ya sea por experiencia previa directa o transmitida por los antepasados, no parece haber sido aplicado en Cerro Azul, como lo demuestra el enfoque en la única familia de plantas. Al encontrar la vegetación del bosque tropical amazónico, la apariencia física distintiva de la palma podría haber sido un marcador saliente clave que permitió la transferencia de conocimiento ecológico a través de la rápida identificación de potenciales comestibles. La experimentación exitosa con los frutos de un taxón de palma probablemente habría facilitado la experimentación posterior dentro de la familia. Así pues, la experimentación de bajo riesgo basada en la transferencia de conocimientos ecológicos puede explicar la notable preferencia humana por la palma como estrategia de adaptación en los bosques húmedos recién encontrados^{17,125,126}.

La naturaleza ecotonal de la región del SLL puede haber sido especialmente atractiva para los colonizadores humanos, sobre todo cuando los pioneros empezaron a navegar por el nuevo entorno forestal tropical. Los cazadores-recolectores podían confiar en las estrategias de subsistencia establecidas, mientras desarrollaban nuevas habilidades y conocimientos para el nuevo entorno. Las

palmeras eran claramente los taxones clave en las primeras estrategias de subsistencia de la región, ya que proporcionaban una puerta de entrada a la vegetación del bosque tropical, mientras que la caza y la pesca aportaban una contribución sustancial a la dieta, especialmente en forma de proteínas. Esta estrategia podría superar los retos que se han planteado como una barrera para la obtención de alimentos vegetales en el bosque tropical^{30,31}. Con el tiempo, la dependencia de las plantas podría aumentar a medida que el conocimiento y la experimentación aumentaran y las comunidades se volvieran más sedentarias, con implicaciones para la diversificación, domesticación y propagación de los taxones a través de Sudamérica^{105,127-129}. Aunque actualmente están ausentes en el SLL, los microrrestos de *Cucurbita*, *Calathea* y *Xanthosoma*, y las herramientas de procesamiento de plantas de piedra molida, ca. 8,8 ka BP en Peña Roja⁸³, demuestran una estrategia de explotación de plantas más diversa empleada en un entorno de bosque tropical. La naturaleza aditiva del conocimiento ecológico, a su vez, podría haber facilitado una mayor exploración, más profunda en el bioma del bosque tropical, aumentando la dependencia de los recursos del bosque tropical e iniciando procesos de domesticación de plantas y paisajes.

6. Conclusiones

La evidencia del uso de las plantas durante el poblamiento inicial de la Amazonia es clave para entender la ecología humana temprana, ya que sugiere estrategias que permitieron la experimentación, la gestión del riesgo y el desarrollo del conocimiento. Los diversos taxones de palma recuperados en Cerro Azul en el SLL, en el límite del ecotono de la Amazonia colombiana, sugieren que esta era una familia de plantas clave que permitía la recolección exitosa en un nuevo entorno tropical. La apariencia física distintiva de la palma, junto con la importancia económica de la familia para los comestibles, el material de construcción, las fibras y el aceite, podría haber facilitado la rápida identificación de estas plantas económicamente útiles entre la diversa vegetación de la selva amazónica sobre la base de los conocimientos previamente desarrollados y la experimentación de bajo riesgo. La presencia de taxones de palmeras, en mayor o menor abundancia y diversidad, en los distintos ambientes del Neotrópico habría facilitado la transferencia de conocimientos y el éxito del desplazamiento entre hábitats. Es probable que la anticipación de los conocimientos botánicos sea un componente esencial de las dispersiones de *Homo sapiens* en el Pleistoceno.

Agradecimientos: Deseamos extender nuestro agradecimiento a los residentes locales, a nuestro guía de campo "Barbas", a la Junta de Acción Comunal El Raudal, a las familias de José Noé Rojas y Nelson Castro por su cálida hospitalidad.

Contribuciones de los autores: Conceptualización, MR y JI; Metodología, MR, GMR, FA y JI; Análisis formal, MR, GMR, JA y JI; Redacción - Preparación del borrador original, MR, GMR, JA, PR, JCB y JI; Redacción - Revisión y edición, MR, GMR, JA, PR, JCB y JI; Visualización, MR, GMR; Adquisición de fondos, JI, GM y FA.

Financiación: Esta investigación fue financiada por el Instituto Colombiano de Antropología e Historia (No 199 2017), el Fondo de Exploración de la Universidad de Exeter (2018), el ERC LASTJOURNEY (ERC_Adv_ 834514), y el Centro Santo Domingo (SDCELAR) del British Museum.

Declaración de disponibilidad de datos: datos brutos están disponibles previa solicitud a los autores.

Conflictos de intereses: Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Referencias

- 1 Jones, M. Moving north: archaeobotanical evidence for plant diet in Middle and Upper Paleolithic Europe. *The Evolution of Hominin Diets*, 171-180 (2009).
- 2 Ambrose, S. H. Paleolithic technology and human evolution. *Science* **291**, 1748-1753 (2001).
- 3 Langley, M. C. *et al.* Bows and arrows and complex symbolic displays 48,000 years ago in the South Asian tropics. *Science Advances* **6**, eaba3831 (2020).
- 4 Shea, J. J. & Sisk, M. L. Complex projectile technology and *Homo sapiens* dispersal into western Eurasia. *PaleoAnthropology* **2010**, 100-122 (2010).

- 5 Kennett, D. J. & Winterhalder, B. *Behavioral ecology and the transition to agriculture*. (University of California Press, 2019).
- 6 Lombardo, U. *et al.* Early Holocene crop cultivation and landscape modification in Amazonia. *Nature* **581**, 190-193 (2020).
- 7 Piperno, D. R. The origins of plant cultivation and domestication in the New World tropics: patterns, process, and new developments. *Current anthropology* **52**, S453-S470 (2011).
- 8 Piperno, D. R. & Pearsall, D. M. The origins of agriculture in the lowland Neotropics. (1998).
- 9 Bailey, R. C. *et al.* Hunting and gathering in tropical rain forest: Is it possible? *American Anthropologist* **91**, 59-82 (1989).
- 10 Headland, T. N. The wild yam question: How well could independent hunter-gatherers live in a tropical rain forest ecosystem? *Human Ecology* **15**, 463-491 (1987).
- 11 Erlandson, J. M. *et al.* The kelp highway hypothesis: marine ecology, the coastal migration theory, and the peopling of the Americas. *The Journal of Island and Coastal Archaeology* **2**, 161-174 (2007).
- 12 Mellars, P., Gori, K. C., Carr, M., Soares, P. A. & Richards, M. B. Genetic and archaeological perspectives on the initial modern human colonization of southern Asia. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**, 10699-10704 (2013).
- 13 Aceituno, F. J. & Loaiza, N. Early and middle Holocene evidence for plant use and cultivation in the middle Cauca river basin, Cordillera central (Colombia). *Quaternary Science Reviews* **86**, 49-62 (2014).
- 14 Aceituno, F. J. & Loaiza, N. The role of plants in the early human settlement of Northwest South America. *Quaternary International* **363**, 20-27 (2015).
- 15 Aceituno, F. J. & Loaiza, N. The origins and early development of plant food production and farming in Colombian tropical forests. *Journal of Anthropological Archaeology* **49**, 161-172 (2018).
- 16 Gnecco, C. Against ecological reductionism: Late Pleistocene hunter-gatherers in the tropical forests of northern South America. *Quaternary International* **109**, 13-21 (2003).
- 17 Gnecco, C. & Mora, S. Late pleistocene/early holocene tropical forest occupations at San Isidro and Pena Roja, Colombia. *Antiquity* **71**, 683 (1997).
- 18 Morcote-Ríos, G., Aceituno, F. J., Iriarte, J., Robinson, M. & Chaparro-Cárdenas, J. L. 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 (2021).
- 19 Bryan, A. L., Casamiquela, R. M., Cruxent, J. M., Gruhn, R. & Ochsenius, C. An El Jobo Mastodon Kill at Taima-Taima, Venezuela. *Science* **200**, 1275-1277 (1978).
- 20 Correal-Urrego, G. Exploraciones Arqueológicas en la costa Atlántica y valle del Magdalena: sitios precerámicos y tipologías líticas. *Caldasia*, 33-128 (1977).
- 21 Dickau, R. *et al.* Radiocarbon chronology of terminal Pleistocene to middle Holocene human occupation in the Middle Cauca Valley, Colombia. *Quaternary International* **363**, 43-54 (2015).
- 22 Hurt, W. R., Van Der Hammen, T. & Urrego, G. C. Preceramic sequences in the El Abra rock-shelters, Colombia. *Science* **175**, 1106-1108 (1972).
- 23 Mora, S. & Camargo, S. M. *Early inhabitants of the Amazonian tropical rain forest: a study of humans and environmental dynamics*. Vol. 3 (Center for Comparative Arch, 2003).
- 24 Ranere, A. J. & López, C. E. Cultural diversity in late Pleistocene/early Holocene populations in northwest South America and lower Central America. *International Journal of South American Archaeology* **1** (2007).

- 25 Roosevelt, A. C. *et al.* Paleoindian cave dwellers in the Amazon: the peopling of the Americas. *Science* **272**, 373-384 (1996).
- 26 Dillehay, T. D. & Rossen, J. Plant food and its implications for the peopling of the New World: a view from South America. *The First Americans: The Pleistocene Colonization of the New World*, 237-253 (2002).
- 27 Prous, A. & Fogaça, E. Archaeology of the Pleistocene-Holocene boundary in Brazil. *Quaternary International* **53**, 21-41 (1999).
- 28 Akibode, C. S. & Maredia, M. K. Global and regional trends in production, trade and consumption of food legume crops. (2012).
- 29 Stahl, A. B. *et al.* Hominid dietary selection before fire [and Comments and Reply]. *Current Anthropology* **25**, 151-168 (1984).
- 30 Bailey, R. C. & Headland, T. N. The tropical rain forest: Is it a productive environment for human foragers? *Human Ecology* **19**, 261-285 (1991).
- 31 Headland, T. N. & Bailey, R. C. Introduction: Have hunter-gatherers ever lived in tropical rain forest independently of agriculture? *Human Ecology* **19**, 115-122 (1991).
- 32 Milton, K. Protein and carbohydrate resources of the Maku Indians of northwestern Amazonia. *American Anthropologist* **86**, 7-27 (1984).
- 33 Hart, T. B. & Hart, J. A. The ecological basis of hunter-gatherer subsistence in African rain forests: the Mbuti of Eastern Zaire. *Human Ecology* **14**, 29-55 (1986).
- 34 Roberts, P., Boivin, N., Lee-Thorp, J., Petraglia, M. & Stock, J. Tropical forests and the genus Homo. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* **25**, 306-317 (2016).
- 35 Dillehay, T. D. Climate and human migrations. *Science* **298**, 764-765 (2002).
- 36 Gamble, C., Davies, W., Pettitt, P. & Richards, M. Climate change and evolving human diversity in Europe during the last glacial. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **359**, 243-254 (2004).
- 37 Kuper, R. & Kröpelin, S. Climate-controlled Holocene occupation in the Sahara: motor of Africa's evolution. *Science* **313**, 803-807 (2006).
- 38 Núñez, L., Grosjean, M. & Cartajena, I. Human occupations and climate change in the Puna de Atacama, Chile. *science* **298**, 821-824 (2002).
- 39 Van Der Hammen, T. & Hooghiemstra, H. The el Abra stadial, a Younger Dryas equivalent in Colombia. *Quaternary Science Reviews* **14**, 841-851 (1995).
- 40 Zhang, Y. *et al.* Equatorial Pacific forcing of western Amazonian precipitation during Heinrich Stadial 1. *Scientific reports* **6**, 1-7 (2016).
- 41 Groot, M. *et al.* Ultra-high resolution pollen record from the northern Andes reveals rapid shifts in montane climates within the last two glacial cycles. *Climate of the Past* **7**, 299-316 (2011).
- 42 Ludt, W. B. & Rocha, L. A. Shifting seas: The impacts of Pleistocene sea-level fluctuations on the evolution of tropical marine taxa. *Journal of Biogeography* **42**, 25-38 (2015).
- 43 Bogotá-A, R., Hooghiemstra, H. & Berrio, J. North Andean environmental and climatic change at orbital to submillennial time-scales: Vegetation, water-levels and sedimentary regimes from Lake Fúquene between 284 and 130 ka. *Review of Palaeobotany and Palynology* **226**, 91-107 (2016).
- 44 Leite, Y. L. *et al.* Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **113**, 1008-1013 (2016).

- 45 Barnosky, A. D. & Lindsey, E. L. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quaternary International* **217**, 10-29 (2010).
- 46 Cooke, R., Ranere, A., Pearson, G. & Dickau, R. Radiocarbon chronology of early human settlement on the Isthmus of Panama (13,000–7000 BP) with comments on cultural affinities, environments, subsistence, and technological change. *Quaternary International* **301**, 3-22 (2013).
- 47 Piperno, D. R., Bush, M. B. & Colinvaux, P. A. Paleocological perspectives on human adaptation in central Panama. I. The Pleistocene. *Geoarchaeology* **6**, 201-226 (1991).
- 48 Cooke, R. Prehistory of native Americans on the Central American land bridge: Colonization, dispersal, and divergence. *Journal of Archaeological Research* **13**, 129-187 (2005).
- 49 Dickau, R. in *Integrating Zooarchaeology and Paleoethnobotany* 99-134 (Springer, 2010).
- 50 Kistler, L. *et al.* Multiproxy evidence highlights a complex evolutionary legacy of maize in South America. *Science* **362**, 1309-1313 (2018).
- 51 Posth, C. *et al.* Reconstructing the deep population history of Central and South America. *Cell* **175**, 1185-1197. e1122 (2018).
- 52 Prufer, K. M. *et al.* Linking late Paleoindian stone tool technologies and populations in North, Central and South America. *PloS one* **14**, e0219812 (2019).
- 53 Pérez-Escobar, O. A. *et al.* The origin and diversification of the hyperdiverse flora in the Chocó biogeographic region. *Frontiers in plant science* **10**, 1328 (2019).
- 54 Gentry, A. H. Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. *Caldasia*, 71-91 (1986).
- 55 Behling, H., Hooghiemstra, H. & Negret, A. J. Holocene history of the Chocó rain forest from Laguna Piusbi, Southern Pacific lowlands of Colombia. *Quaternary Research* **50**, 300-308 (1998).
- 56 Poveda, I. C., Rojas, C. A., Rudas, A. & Rangel, O. El Chocó biogeográfico: ambiente físico. *Colombia diversidad biótica IV, El Chocó biogeográfico/Costa Pacífica*, 1-21 (2004).
- 57 Forero, E. & Gentry, A. H. Lista Anotada de las plantas del departamento del Chocó, Colombia. (1989).
- 58 Berrío, J. C., Behling, H. & Hooghiemstra, H. Tropical rain-forest history from the Colombian Pacific area: a 4200-year pollen record from Laguna Jotaordó. *The Holocene* **10**, 749-756 (2000).
- 59 Dillehay, T. D. *et al.* Monte Verde: seaweed, food, medicine, and the peopling of South America. *science* **320**, 784-786 (2008).
- 60 Gassón, R. A. Orinoquia: the archaeology of the Orinoco River Basin. *Journal of World Prehistory* **16**, 237-311 (2002).
- 61 Hooghiemstra, H. & Flantua, S. Colombia in the Quaternary: An overview of environmental and climatic change. (2019).
- 62 Rangel-Ch, J. O. *et al.* Distribución de los tipos de vegetación en las regiones naturales de Colombia. Aproximación inicial. *Diversidad Biótica II. Tipos de Vegetación en Colombia*, 403-436 (1997).
- 63 Behling, H. & Hooghiemstra, H. Late Quaternary palaeoecology and palaeoclimatology from pollen records of the savannas of the Llanos Orientales in Colombia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **139**, 251-267 (1998).
- 64 Berrio, J. C., Hooghiemstra, H., Behling, H., Botero, P. & Van der Borg, K. Late-Quaternary savanna history of the Colombian Llanos Orientales from Lagunas Chenevo and Mozambique: a transect synthesis. *The Holocene* **12**, 35-48 (2002).

- 65 Behling, H. & Hooghiemstra, H. Environmental history of the Colombian savannas of the Llanos Orientales since the Last Glacial Maximum from lake records El Pinal and Carimagua. *Journal of Paleolimnology* **21**, 461-476 (1999).
- 66 Berrío, J. C., Hooghiemstra, H., Marchant, R. & Rangel, O. Late-glacial and Holocene history of the dry forest area in the south Colombian Cauca Valley. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association* **17**, 667-682 (2002).
- 67 Marchant, R. *et al.* Pollen-based biome reconstructions for Colombia at 3000, 6000, 9000, 12 000, 15 000 and 18 000 14C yr ago: Late Quaternary tropical vegetation dynamics. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association* **17**, 113-129 (2002).
- 68 Marchant, R. *et al.* Mid-to Late-Holocene pollen-based biome reconstructions for Colombia. *Quaternary Science Reviews* **20**, 1289-1308 (2001).
- 69 Van der Hammen, T. & González, E. Upper pleistocene and holocene climate and vegetation of the “Sabana de Bogota”(Colombia, South America). *Leidse Geologische Mededelingen* **25**, 261-315 (1960).
- 70 Vélez, M., Hooghiemstra, H., Metcalfe, S., Wille, M. & Berrío, J. Late Glacial and Holocene environmental and climatic changes from a limnological transect through Colombia, northern South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **234**, 81-96 (2006).
- 71 Correal Urrego, G. Nuevas evidencias culturales pleistocénicas y megafauna en Colombia. (1993).
- 72 Van der Hammen, T. & Urrego, G. C. Mastodontes en el humedal pleistocénico en el valle del Magdalena (Colombia) con evidencias de la presencia del hombre en el pleniglacial. *Boletín de Arqueología*, 1 (2001).
- 73 Aceituno, F. J. & Rojas-Mora, S. Lithic technology studies in Colombia during the late Pleistocene and early Holocene. *Chungara, Revista de Antropología Chilena* **47**, 13-23 (2015).
- 74 Correal Urrego, G. Evidencias culturales y megafauna pleistocénica en Colombia. (1981).
- 75 Correal, G. Apuntes sobre el medio ambiente pleistocénico y el hombre prehistórico en Colombia. *New evidence for the Pleistocene peopling of the Americas*, 115-131 (1986).
- 76 Mutillo, B., Lembo, G., Rufo, E., Peretto, C. & Pérez, R. L. Revisiting the oldest known lithic assemblages of Colombia: A review of data from El Abra and Tibitó (Cundiboyacense Plateau, Eastern Cordillera, Colombia). *Journal of Archaeological Science: Reports* **13**, 455-465 (2017).
- 77 Correal-Urrego, G. Restos de megafauna asociados a artefactos en la Sabana de Bogotá. *Caldasia*, 487-547 (1982).
- 78 Arroyave, V., Herrera, L. & López, C. Tecnología, forma y función de instrumentos bifaciales multiuso enmangables (IBME) del Aeropuerto del Café (Palestina, Caldas, Colombia). *International Journal of South American Archaeology* **12**, 26-43 (2018).
- 79 Aceituno, F. J. & Bocanegra, F. J. A. *Entre el río y la montaña: nuevos datos para el poblamiento temprano del Cauca medio colombiano*. (Fondo Editorial FCSH, 2019).
- 80 Gnecco, C. *Ocupación temprana de bosques tropicales de montaña*. (Universidad del Cauca, 2000).
- 81 Cavalier, I., Rodríguez, C., Herrera, L. F., Morcote, G. & Mora, S. No sólo de caza vive el hombre: ocupación del bosque amazónico, Holoceno temprano. *Ambito y ocupaciones tempranas de la América tropical*, 27-44 (1995).
- 82 Morcote, G., Aceituno, F. & León, T. Recolectores del Holoceno temprano en la floresta amazónica colombiana. *Antes de Orellana. Actas del 3er Encuentro Internacional de Arqueología Amazónica*, 39-50 (2013).
- 83 Ríos, G. M., Becerra, G. C., Rubio, D. M., Calvo, C. E. F. & Cavalier, I. Las palmas entre los grupos cazadores-recolectores de la Amazonía colombiana. *Caldasia* **20**, 57-74 (1998).

- 84 Van der Hammen, T. Bases para una prehistoria ecológica amazónica y el caso de Chiribiquete. *En: G. Morcote, S. Mora, C. Franky (editores). Pueblos y Paisajes antiguos de la selva amazónica. Universidad Nacional de Colombia, Facultad Ciencias, Taraxacum, Bogotá, 19-28 (2006).*
- 85 Reyes, D. A. *et al. Colombia: La Lindosa, Capricho, Cerritos.* (Field Museum, 2018).
- 86 Cárdenas, D. & Politis, G. *Territorio, movilidad, etnobotánica y manejo del bosque de los nukak orientales: Amazonia colombiana.* (Ediciones Uniandes, Departamento de Antropología, 2000).
- 87 Behling, H. & Hooghiemstra, H. Holocene Amazon rainforest–savanna dynamics and climatic implications: high-resolution pollen record from Laguna Loma Linda in eastern Colombia. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association* **15**, 687-695 (2000).
- 88 Bush, M. B. The resilience of Amazonian forests. *Nature* **541**, 167-168 (2017).
- 89 Ter Steege, H. *et al.* Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* **342** (2013).
- 90 Correal, G., Piñeros, F. & Van Der Hammen, T. Guayabero I: un sitio precerámico de la localidad Angostura II, San José del Guaviare. *Caldasia*, 245-254 (1990).
- 91 Gheerbrant, A. *La expedición Orinoco-Amazonas (1948-1950).* (Banco de la República, 1997).
- 92 Andrefsky, W. Lithic studies. *Handbook of Archaeological Methods* **1**, 715 (2005).
- 93 Piperno, D. R. *Phytoliths: a comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists.* (Rowman Altamira, 2006).
- 94 Ríos, H. G. M., Cañas, D. A. G. & Raz, L. *Catálogo ilustrado de fitolitos contemporáneos con énfasis arqueológico y paleoecológico. I. Gramíneas amazónicas de Colombia.* (Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Instituto de ..., 2015).
- 95 Pesce, C. Oil palms and other oilseeds of the Amazon. *Oil palms and other oilseeds of the Amazon.* (1985).
- 96 Galeano, G. & Bernal, R. *Palmas de Colombia: guía de campo.* (2010).
- 97 Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R. *Field guide to the palms of the Americas.* (Princeton University Press, 2019).
- 98 Politis, G. *Nukak: ethnoarchaeology of an Amazonian people.* (Left Coast Press, 2009).
- 99 Kress, W. J., Betancur, J. & Echeverry, B. *Heliconias: llamaradas de la selva colombiana.* (Cristina Uribe Ediciones, 1999).
- 100 Galvis, G. *et al. Peces del medio Amazonas región de Leticia.* (Panamericana, formas e impresos SA, 2006).
- 101 Toledo-Piza, M. Family Cynodontidae. *Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America. Edipucrs, Porto Alegre, 23-237 (2003).*
- 102 Arévalo, H. F. L., Rodríguez, J. V. D., Carrillo-Villamizar, J. Z. & Ordóñez, N. C. D. *Guía de mamíferos de San José del Guaviare: Guía de Campo del Instituto de Ciencias Naturales no 25.* (Universidad Nacional de Colombia, 2019).
- 103 Medina-Rangel, G. F., Méndez-Galeano, M. Á. & Calderón-Espinosa, M. L. Herpetofauna of San José del Guaviare, Guaviare, Colombia. *Biota colombiana* **20**, 75-90 (2019).
- 104 Lasso, C. A., Morales-Betancourt, M. A., Vera-Ardila, M. L. & Linares, E. L. Moluscos dulceacuícolas de Colombia. (2019).
- 105 Morcote-Rios, G. & Bernal, R. Remains of palms (Palmae) at archaeological sites in the New World: a review. *The botanical review* **67**, 309-350 (2001).
- 106 Balick, M. J. Systematics and economic botany of the Oenocarpus-Jessenia (Palmae) complex. *Advances in Economic Botany*, 1-140 (1986).

- 107 Balick, M. J. & Gershoff, S. N. Nutritional evaluation of the *Jessenia bataua* palm: source of high quality protein and oil from tropical America. *Economic Botany* **35**, 261-271 (1981).
- 108 Magalhães, M. P. *A Phýsis da origem: o sentido da história da Amazônia*. (Museu Paraense Emílio Goeldi, 2005).
- 109 LIMA, P. *Paleoambiente e Paisagem durante o Holoceno em Cannã dos Carajás, Pará, Brasil*, Tese de Doutorado. Recife, Universidade Federal Rural do Pernambuco. 189pp, (2018).
- 110 Prous, A. Fouilles de l'abri du Boquete, Minas Gerais, Brésil. *Journal de la Société des Américanistes*, 77-109 (1991).
- 111 Resende, E. T. & Prous, A. Os vestígios vegetais do Grande Abrigo de Santana do Riacho. *Arquivos do Museu de História Natural da Universidade Federal de Minas Gerais* **12**, 87-111 (1991).
- 112 Balslev, H., Bernal, R. & Fay, M. F. Palms—emblems of tropical forests. *Botanical Journal of the Linnean Society* **182**, 195-200 (2016).
- 113 Macía, M. J. *et al.* Palm uses in northwestern South America: a quantitative review. *The Botanical Review* **77**, 462-570 (2011).
- 114 Mesa, L. & Galeano, G. USOS DE LAS PALMAS EN LA AMAZONIA COLOMBIANA: Palms uses in the Colombian Amazon. *Caldasia* **35**, 351-369 (2013).
- 115 Zambrana, N. Y. P. *et al.* Diversity of palm uses in the western Amazon. *Biodiversity and Conservation* **16**, 2771-2787 (2007).
- 116 Smith, N. *Palms and People in the Amazon*. (Springer, 2014).
- 117 Henderson, A. *The palms of the Amazon*. (Oxford University Press, 1995).
- 118 Wallace, A. R. *Palm trees of the Amazon and their uses*. (J. van Voorst, 1853).
- 119 Roosevelt, A. C. The Amazon and the Anthropocene: 13,000 years of human influence in a tropical rainforest. *Anthropocene* **4**, 69-87 (2013).
- 120 Behling, H., Berrio, J. C. & Hooghiemstra, H. Late Quaternary pollen records from the middle Caquetá river basin in central Colombian Amazon. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **145**, 193-213 (1999).
- 121 Hooghiemstra, H. & van der Hammen, T. Late Quaternary vegetation history and paleoecology of Laguna Pedro Palo (subandean forest belt, Eastern Cordillera, Colombia). *Review of palaeobotany and palynology* **77**, 235-262 (1993).
- 122 Rodríguez, C. Asentamientos de los bosques subandinos durante el Holoceno Medio. *Ámbito y ocupaciones tempranas de la América Tropical* **115**, 123 (1995).
- 123 López Castaño, C. E. Ocupaciones tempranas en las tierras bajas tropicales del valle medio del río Magdalena Sitio 05-yon-002, Yondo-Antioquia. (1999).
- 124 López, C. E. Landscapes variability and the early peopling of the inter-Andean Magdalena Valley, Colombia (South America). *Quaternary International* **578**, 139-154 (2021).
- 125 Balick, M. J. Ethnobotany of palms in the Neotropics. *Advances in economic botany* **1**, 9-23 (1984).
- 126 Balick, M. J. The use of palms by the Apinayé and Guajajara Indians of Northeastern Brazil. *Advances in Economic Botany*, 65-90 (1988).
- 127 Clement, C. R. *et al.* The domestication of Amazonia before European conquest. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **282**, 20150813 (2015).
- 128 Levis, C. *et al.* Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science* **355**, 925-931 (2017).
- 129 Galluzzi, G. *et al.* An integrated hypothesis on the domestication of *Bactris gasipaes*. *PloS one* **10**, e0144644 (2015).