

Historia de la Amazonía: contribución de la paleoecología al debate de ocupación precolombina y sus efectos en el ecosistema

E. Montoya ^{1,*}

(1) Instituto de Ciencias de la Tierra Jaume Almera (CSIC), c/ Sole Sabaris s/n, 08028 Barcelona España

* Autor de correspondencia: E. Montoya [encarnacionmontoya@gmail.com]

> Recibido el 16 de mayo de 2017 - Aceptado el 28 de agosto de 2017

Montoya, E. 2018. Historia de la Amazonía: contribución de la paleoecología al debate de ocupación precolombina y sus efectos en el ecosistema. *Ecosistemas* 27(1): 18-25. Doi.: 10.7818/ECOS.1444

La cuenca Amazónica representa hoy en día, uno de los últimos pulmones verdes del planeta. La región ha sido y continúa hoy siendo objeto de numerosos estudios dirigidos a mejorar el entendimiento de las dinámicas que gobiernan una región marcada por la diversidad. Desde un punto de vista socio-ecológico, muchas han sido las hipótesis propuestas acerca de las poblaciones humanas anteriores a la invasión europea, y de sus efectos en la diversidad biológica. Así, existen numerosos debates en la comunidad científica, siendo algunos: i) la extensión y densidad de las poblaciones nativas (ej: desde grupos unifamiliares nómadas a urbes masivas con sobrepoblación), ii) la contribución de estas poblaciones a la diversidad (ej: siendo la diversidad actual un producto humano o un relicto de especies supervivientes al hombre), y iii) el impacto ocasionado en las comunidades vegetales (ej: hipótesis de parque natural manufacturado vs. paisaje prístino). El presente trabajo aborda la historia de algunas de estas hipótesis resultado de disciplinas como la arqueología, sociología, ecología y biogeografía. Específicamente, ahonda en cómo la paleoecología ha contribuido a apoyar o refutar algunas de estas hipótesis de forma empírica y holística. Finalmente se proponen posibles direcciones futuras para esta investigación multidisciplinar.

Palabras clave: archivos sedimentarios; dinámicas de vegetación; diversidad vegetal; ecología en escalas temporales largas; indígenas; usos del suelo

Montoya, E. 2018. Amazonia history: Contribution of palaeoecology to the scientific debate of pre-Columbian occupation and its effects on the ecosystems. *Ecosistemas* 27(1): 18-25. Doi.: 10.7818/ECOS.1444

The Amazon basin is considered nowadays amongst the last "green lungs" on Earth. This region has been subjected to a variety of studies aimed to improve the understanding of the ecological dynamics that govern such a diverse location. From a socio-ecological point of view, several hypotheses have been proposed about pre-Columbian human populations and their effects on biodiversity. Thus, some of these debates deal with: i) The extent and density of inhabitants (i.e., from nomadic single-family groups to over populated cities), ii) Human population contribution to diversity (e.g., is current diversity human-driven or a relic of surviving species), and iii) The impact occurred on plant communities (including hypotheses ranging from natural parklands to pristine landscapes). This work presents the history of some of these hypotheses resulting from disciplines such as archaeology, sociology, ecology and biogeography. Specifically, I will try to highlight how palaeoecology has contributed to support or reject some of these thoughts from a holistic and empirical approach. In addition, some future directions for multidisciplinary research are proposed.

Keywords: indigenous; land use; long-term ecology; plant diversity; sedimentary archives; vegetation dynamics

Introducción

La naturaleza del hombre hacia lo desconocido comprende reacciones tan dispares desde el miedo, que puede llegar a generar sentimientos de rechazo o incluso odio, hasta la fascinación más delirante, que puede dar rienda suelta a la imaginación y obsesión. Fuera de extremos, lo desconocido puede provocar interés, de manera que investigadores y/o curiosos en general vuelcan su motivación y esfuerzo en desentrañar los misterios ocultos y contribuir así al avance en el conocimiento. En este sentido, las regiones tropicales en general, y Sudamérica y la Amazonía en particular, siguen despertando hoy en día un elevado interés en multitud de audiencias de diferentes niveles, tanto dentro de las regiones como a nivel internacional.

A finales del siglo XV la puesta en conocimiento de la existencia de un continente al otro lado del Océano Atlántico supuso un fre-

nesí socio-cultural en Europa. La llegada de europeos al continente americano conllevó la realización de extensivas campañas de exploración y reconocimiento del territorio, que prometía ser una nueva y amplia fuente de riqueza. Estas expediciones se centraron en la ocupación, dominación, y anexión de esas tierras indómitas a las diferentes coronas europeas. Con la llegada de los primeros informes a Europa sobre el "Nuevo Mundo", comenzaron a despertar también otro tipo de intereses. Así, desde el s.XVI se empiezan a obtener informes elaborados por conquistadores, principalmente expedicionarios o religiosos, donde se habla de la exacerbada magnitud de la diversidad biológica del continente, que algunos definieron como el edén terrenal. Igualmente, la existencia de numerosos grupos indígenas de diversa naturaleza en cuanto a lenguas, culturas, sistemas políticos y religiones, supuso un proceso de conversión de los salvajes, a través de los llamados "requerimientos" (Levis 2011). Dichos requerimientos consistían en la lectura, en

castellano, de unos documentos a través de los cuales los indígenas abrazaban la fe cristiana y pasaban a ser súbditos de la corona, dueña desde ese instante de los territorios habitados por los nuevos cristianos. También desde los inicios, los intrépidos exploradores comprobaron el peligro inherente a la selva. Una vegetación densa capaz de ocultar animales desconocidos, la inexistencia de caminos o vías de acceso y una climatología y topografías extremas formaban un cóctel al que pocos europeos permanecían inmunes. Así, las expediciones contaban con un número elevado de muertes de los participantes (Medina 1934). Estas muertes se debían principalmente a la contracción de enfermedades, la inanición o al enfrentamiento con nativos. Los contactos provocaron un diezmo masivo de la población nativa, finalmente doblegada en su gran mayoría a los reinos europeos, con la excepción de algunos grupos de pequeño tamaño habitantes en zonas de difícil acceso, o sin interés para el virreinato establecido en la zona (inicialmente el virreinato del Perú dependiente de España y las Capitanías del Brasil de Portugal, que después se fueron diversificando en diferentes entidades territoriales dependientes en su mayoría de estas dos coronas europeas). Algunos autores estiman que la aniquilación de nativos como consecuencia del contacto europeo pudo llegar a ser hasta del 90% de la población (O'Fallon y Fehren-Schmitz 2001). El profundo efecto ocasionado por la invasión europea ha marcado un umbral temporal bien definido en el año 1492 en cuanto a cuestiones científicas, diferenciando estudios basados en la diversidad cultural y biológica tanto pre- como post-colombinos.

Desde el comienzo de la investigación con fines puramente científicos, estas dos cuestiones han sido generalmente separadas en la literatura. Así, mientras temas relacionados con el hombre o las poblaciones nativas han sido estudiados principalmente desde el punto de vista humanístico (sociología, antropología, arqueolo-

gía), el estudio de la diversidad biológica, el paisaje o medio ambiente ha sido objeto de las ciencias naturales (botánica, zoología, ecología). Cabe destacar sin embargo que es más fácil encontrar dentro de las investigaciones sobre poblaciones humanas información sobre el paisaje que rodeaba a las comunidades indígenas o el uso que hacían del medio natural, que viceversa. Actualmente esta desconexión sigue existiendo y a pesar de los avances en investigación, un debate científico intenso se mantiene en cuanto a diferentes aspectos de la interacción entre nativos, europeos, y la diversidad biológica (en este caso me referiré de aquí en adelante a diversidad vegetal) en el Amazonas. El presente trabajo no pretende ser una revisión exhaustiva dada la extensión y complejidad del tema, sino que está dirigido a resaltar la contribución de las investigaciones paleoecológicas al avance en la aceptación o refutación de algunas de las hipótesis generadas.

Antecedentes: trayectoria de algunas de las principales cuestiones en debate

El Río Amazonas posee una cuenca hidrográfica de magnitudes similares a Europa continental (Fig. 1). Al igual que el viejo continente, una región de esta extensión se caracteriza por multitud de ecosistemas diferentes, incluyendo bosques tropicales lluviosos, bosques secos, zonas de pantanales, sabanas, o sistemas deltáicos entre otros (Fig. 2). La diversidad de hábitats influye en las especies vegetales dominantes de cada zona, así como en la diferencia de culturas indígenas propias de cada lugar (Fig. 3). Un factor importante a la hora de abordar cualquier estudio amazónico es que la principal ruta de transporte y/o comunicación, sigue siendo en la actualidad la red fluvial. Esto se traduce a que aún hoy en día, existe una gran parte de la cuenca escasamente explorada.

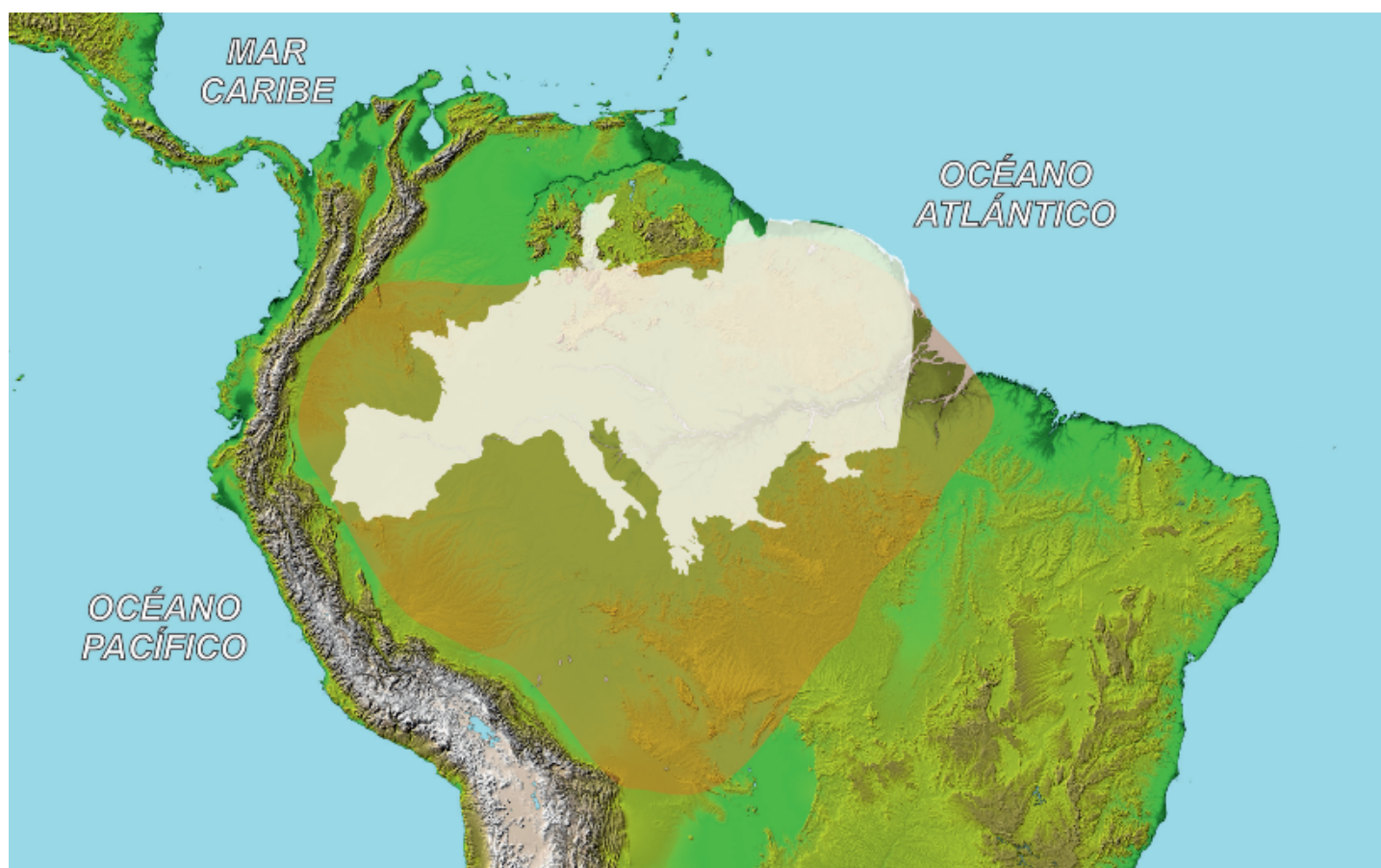


Figura 1. Mapa del norte de Sudamérica con la silueta de Europa continental superpuesta en la cuenca Amazónica (imagen modificada de Colinvaux et al. 1999). Como referencia de tamaño, se ha dibujado de manera aproximada la silueta de la cuenca Amazónica en rojo. Imagen radar cortesía de NASA/JPL/NIMA.

Figure 1. Map of northern South America with Europe silhouette in the Amazon basin (modified from Colinvaux et al. 1999). For size reference, an approximate Amazon basin is shown by a red silhouette. Source: NASA/JPL/NIMA.

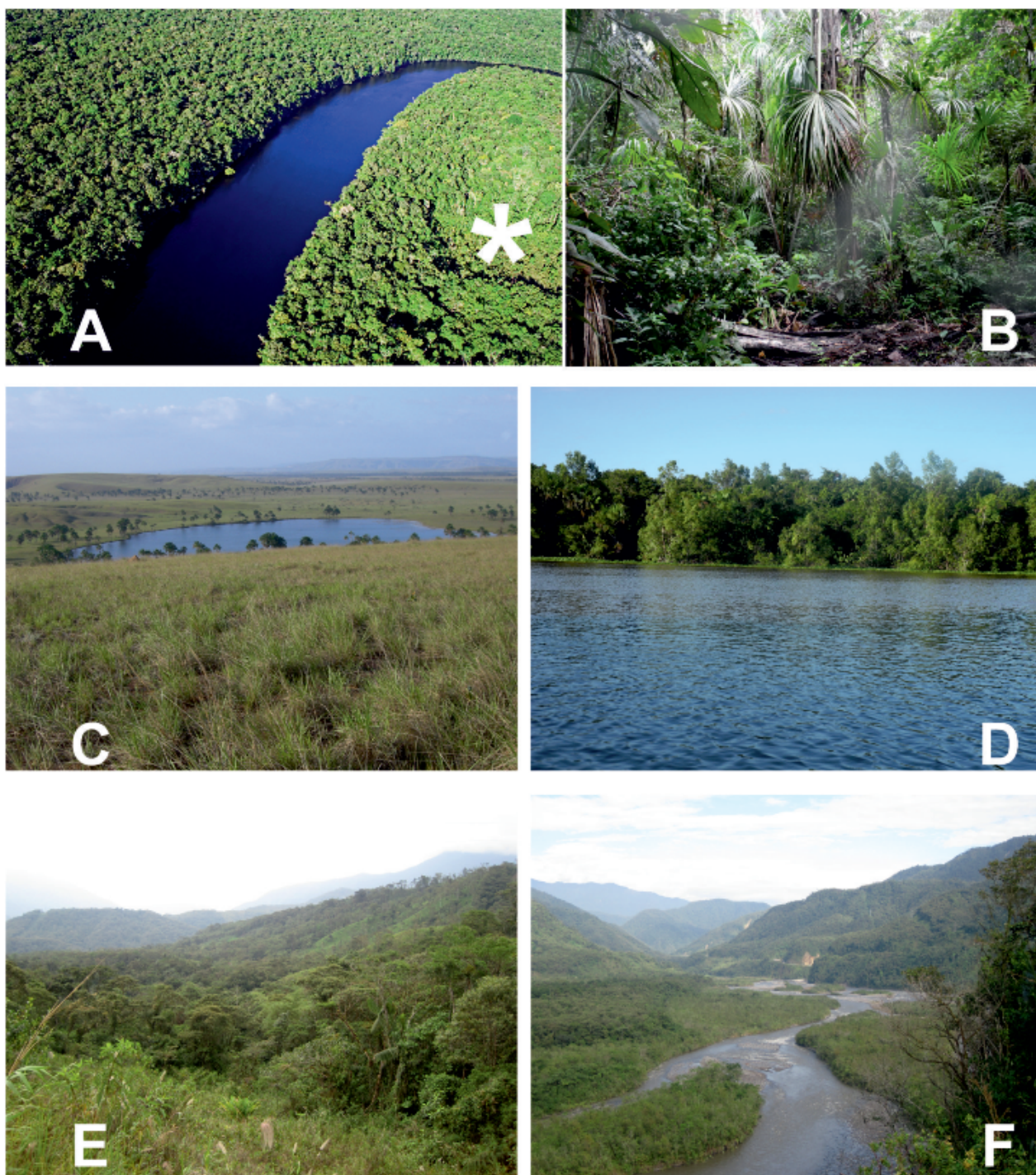


Figura 2. Fotografías de varios paisajes amazónicos. **A.** Típico meandro tropical con vegetación densa alrededor. El asterisco marca un área talada en el bosque típica de asentamientos indígenas para la agricultura (localmente llamada conucos o chacras). **B.** Pantanal de palmeras de la baja Amazonía. **C.** Sabana abierta. **D.** Delta. **E.** Bosque lluvioso amazónico. **F.** Bosque lluvioso rodeando el Río Pastaza. Autores: A: Valentí Rull, B-D: Encarni Montoya, D-E: Hayley F. Keen.

Figure 2. Examples of some Amazonian landscapes. **A.** Tropical meander with close canopy surrounding. Asterisk marks a human-driven forest clearance for agricultural purposes (locally called conucos or chacras). **B.** Lowland Amazonia palm swamp. **C.** Open (treeless) savannah. **D.** Delta. **E.** Amazonian rainforest. **F.** Amazonian rainforest surrounding Pastaza River. Picture authors: A: Valentí Rull, B-D: Encarni Montoya, D-E: Hayley F. Keen.

Desde un punto de vista práctico, es lógico pensar que, si las vías actuales son las fluviales, también lo fueron en el pasado, y por tanto los asentamientos cercanos a los ríos eran una práctica común, como así lo demuestran las evidencias arqueológicas (Hec-kenberger et al. 2008). De igual manera, es lógico pensar que las comunidades vegetales cercanas a asentamientos humanos podrían tener una composición diferente a zonas más alejadas con el mismo ambiente (Levis et al. 2017). La mera presencia de comunidades indígenas puede afectar las comunidades vegetales de

diversos modos: i) por favorecimiento directo de algunas especies útiles para el asentamiento humano, mediante su cultivo o propagación; o ii) por favorecimiento indirecto, bien sea por eliminación de competidores a través de quemas o talas, o por la eliminación de depredadores por las actividades de caza. El debate comienza, como se verá más adelante, cuando de datos dispersos espacialmente y con información relevante mayoritariamente a escala local, se intenta generalizar obviando la heterogeneidad ambiental y la vasta extensión geográfica mencionadas (Bush et al. 2015).

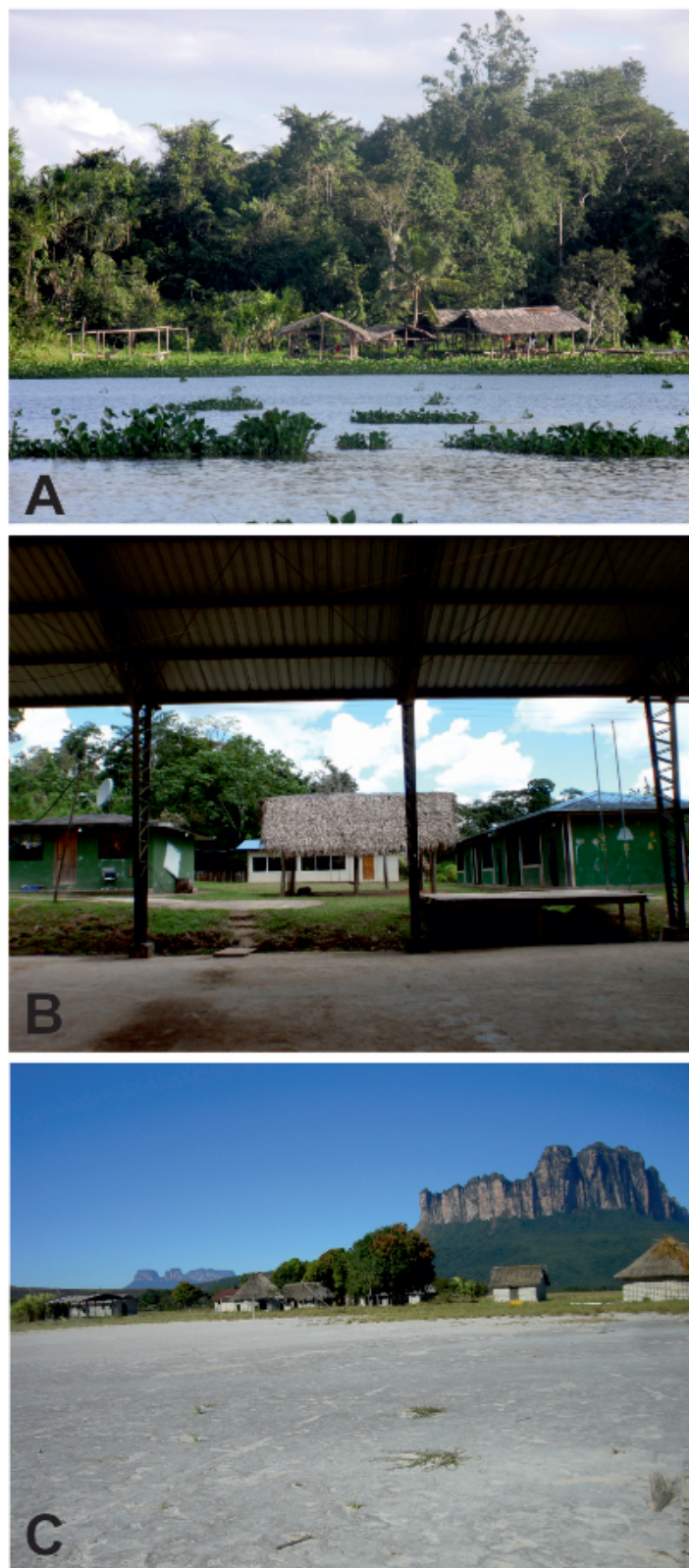


Figura 3. Ejemplos de asentamientos indígenas actuales del norte de Sudamérica. **A.** Palafitos de Waraos del Delta del Orinoco (llamados la gente de la barca). **B.** Comunidad Huaorani Guyero, en el Yasuní de la Amazonía Ecuatoriana. **C.** Comunidad Pemón del sur de la Gran Sabana (Venezuela). Autora: Encarni Montoya.

Figure 3. Examples some current indigenous settlements from northern South America. **A.** (Palafitos from the Waraos (the people of the boat), Orinoco Delta. **B.** Huaorani settlement Guyero, in the Yasuní of the Ecuadorian lowlands. **C.** Pemón settlement of south Gran Sabana (Venezuela). Author: Encarni Montoya.

Arqueología y Ciencias Sociales o Humanísticas

Existen diferentes estimaciones sobre el tamaño de la población nativa que existía en la Amazonía baja previa al contacto europeo que van desde 1 hasta 20 millones de personas (Bush y Silman 2007; Bush et al. 2015; Clement et al. 2015a; Denevan 1996; Mann 2005). Dichas estimaciones proceden tanto de documentos históricos de la época de la invasión como del avance en el descubrimiento de yacimientos arqueológicos que tuvo lugar durante la segunda mitad del s. XX. Así, la concepción de la presencia humana en la Amazonía (que excluye grandes núcleos urbanos como los de Perú o México) se entendía principalmente como la existencia de pequeños asentamientos y poblaciones nómadas o semi-nómadas situados principalmente cerca de ríos. En este contexto, los trabajos arqueológicos relacionaban la falta de desarrollo tecnológico (y por tanto social y económico), visto en otras partes del mundo con la naturaleza adversa del medio ambiente en el que vivían. Esta hipótesis se conoce como *Determinismo Ambiental* (corriente antropológica también conocida como *Ecología Cultural*), y fue aceptada por gran parte de la comunidad arqueológica durante un tiempo, teniendo a Betty Meggers como una de sus principales defensoras (Meggers 1954). Sin embargo, esta visión comenzó a cambiar con la aparición de complejos sistemas urbanos como por ejemplo: (i) la existencia de vastas extensiones con montículos elevados como Llanos de Moxos en Bolivia o la Guayana Francesa (Iriarte et al. 2012; Lombardo et al. 2011), (ii) las grandes infraestructuras como los geoglifos en Acre o la red de caminos de Xingu (Heckenberger et al. 2003, 2008; Watling et al. 2017), o (iii) las complejas y amplias urbes de la isla Marajó y Santarém en Brasil (Roosevelt 1991; Stenborg et al. 2012). La existencia de esta diversidad cultural tan compleja comenzó a cambiar la manera de ver el bosque amazónico. Así, de la idea bucólica de edén terrenal o vegetación prístina, se pasó a considerar la cuenca amazónica como una extensión altamente gestionada por el hombre, llegando incluso a sugerir la Amazonía como una especie de jardín o paisaje fuertemente modelado (hipótesis de *Cultural Parkland*) (Denevan 1992; Heckenberger et al. 2003; Balee y Erickson 2006; Erickson 2006).

Ciencias Naturales o Ambientales

Desde el punto de vista naturalista, la principal atención que ha recibido la Amazonía está relacionada con su alta diversidad. Fruto de esta exuberancia cabe mencionar la contribución neotropical a la elaboración de *El Origen de las Especies* de Charles Darwin, y sus posteriores teorías evolutivas. Pero antes de Darwin, hubo otros grandes naturalistas interesados en la diversidad tropical (p.e., Georges-Louis Leclerc). Las expediciones de Alexander von Humboldt y Aimé Bonpland a principios del siglo XIX (1799-1804) dieron fruto, además de una extensa bibliografía, a la creación de la disciplina moderna de biogeografía (Humboldt 1845-1862). A medida que se avanzaba en las expediciones científicas en Sudamérica, quedaba patente que la diversidad en las zonas tropicales era de magnitudes mayores a la conocida en Europa. Concretamente, se vio que la diversidad disminuía conforme se avanzaba desde el trópico hacia los polos. Este hecho es lo que se conoce como el Gradiente Latitudinal de Diversidad (GLD). La variedad de hipótesis propuestas para explicar el GLD se pueden agrupar en dos grandes temáticas principales: 1) Menor tasa de extinción de especies en los trópicos; o bien 2) Mayor tasa de especiación en los trópicos. El debate científico se mantiene en la actualidad a la hora de explicar la/s causa/s por la/s que se producen cualquiera de estos dos hechos (Hillebrand 2004; Allen y Gilooly 2006). Una de las hipótesis propuestas propone que la estabilidad climática respecto a las zonas extratropicales sería causa de la mayor diversidad tropical (Pianka 1966). Esta hipótesis sugiere que las glaciaciones producidas durante el Cuaternario (últimos 2.6 Ma), caracterizadas en Europa y Norte América por la existencia de grandes masas de hielo debidas a la expansión de glaciares, ocasionaron una drástica reducción de ambientes adecuados para mantener la mayoría de especies que se encuentran hoy en día en los ecosistemas templados. Esta hipótesis se sustenta en la idea de que las

glaciaciones no fueron tan acusadas en los trópicos y, por tanto, los hábitats tropicales tienen una edad más longeva que se traduce en una mayor diversificación y especiación (Maslin et al. 2005). Según las primeras hipótesis, las glaciaciones en el trópico se caracterizaron principalmente por ser periodos más secos. La disminución de la precipitación se traduciría en una reducción de las masas forestales amazónicas y la aparición de extensas áreas de sabana. Las masas forestales supervivientes a la glaciación formarían lo que se conoce como refugios, y al igual que en Europa, adquirirían el rol de pool de especies que en periodos interglaciares eran capaces de recolonizar nuevos hábitats (Haffer 1969). El conjunto de hipótesis climáticas desechaba, por la mera definición temporal en la que se emplazaban, cualquier influencia humana sobre la diversidad biológica actual. Recientemente, gracias a una iniciativa internacional de seguimiento de las dinámicas de vegetación actual en diferentes parcelas permanentes, la idea de la diversidad exuberante se ha recalculado. Ter Steege et al. (2013) proyectaron, basados en más de 1000 parcelas de vegetación, un total superior a 16 000 especies arbóreas para la cuenca Amazónica. Curiosamente, tan solo 227 (lo que supone el 1.4% del total de especies) resultaron ser hiperdominantes representando la mitad de los individuos presentes y reduciendo así drásticamente los valores de equitatividad de la cuenca amazónica (Ter Steege et al. 2013).

Contribución de la paleoecología

La paleoecología se define dentro de la ecología como la disciplina que estudia las relaciones entre organismos pasados y el ambiente en el que vivieron (Birks y Birks 1980). Tiene pues un vínculo muy fuerte con el estudio de los registros sedimentarios donde se conservan los fósiles y, por tanto, con disciplinas que están centradas en el estudio de escalas temporales largas como la geología. Uno de los fundamentos de la paleoecología es el principio de uniformitarismo ideado por Charles Lyell (recopilado en Blundell y Scott 1998), que se podría simplificar como que el presente es la clave para entender el pasado (Tomkeieff 1962). Así, los paleoecólogos se nutren de la biología actual para entender mediante analogías las interacciones o procesos ocurridos en el ecosistema de estudio. Se parte de la base de que el tiempo es continuo, siendo pasado, presente y futuro ventanas artificiales creadas por el ser humano para una mejor comprensión de los procesos ambientales (Rull 2010). Estas analogías temporales entre las ventanas del presente y el pasado son una de las bases por las que se empezaron a incluir en los estudios paleoecológicos del Neotrópico las actividades antrópicas como agentes de cambio del paisaje o ecosistema. Por ejemplo, Bush et al. (2007a) sugerían como factor a tener en cuenta a la hora de encontrar evidencias de presencia de actividades humanas en registros sedimentarios, el hecho de que en la localidad de estudio existiesen poblaciones en la actualidad (de Toledo y Bush 2007). Desde el punto de vista arqueológico, la paleoecología es una herramienta fundamental para obtener un contexto temporal continuo, ya que pueden proporcionar información de la vegetación existente previa a la ocupación, inferencias sobre el inicio de las actividades humanas y el momento de abandono de la localidad de estudio (Mayle y Iriarte 2014).

Contribución de la paleoecología a las estimaciones de densidad de población

Debido a la variabilidad de culturas presentes en el Amazonas, la mera evidencia de presencia pasada en una determinada localidad o no, es con frecuencia difícil de obtener, debido a la existencia de comunidades nómadas y/o recolectoras. En ausencia de infraestructuras arquitectónicas, evidencias como la existencia de *terras pretas* y/o los suelos con horizontes edáficos negros procedentes de quemadas han sido ampliamente usadas (Glaser et al. 2001; McMichael et al. 2012). Otra estrategia de investigación ha sido el uso de diferentes indicadores indirectos y/o el enfoque multi-indicador, que ha posibilitado la obtención de evidencias de presencia humana en localidades donde esa huella es apenas imperceptible, o no ha permanecido hasta la actualidad. Así, a través del estudio

de polen se han podido establecer prácticas de cultivo, principalmente de maíz, en zonas donde no existen yacimientos arqueológicos. El estudio de cambios abruptos en los regímenes de incendios a través del análisis de partículas de carbones conservadas en registros sedimentarios ha evidenciado la presencia humana en zonas o intervalos temporales considerados no antropizados (Bush et al. 2016). Igualmente, la identificación de fitolitos, en especial aquellos producidos por plantas cultivadas, ha sido clave para la mejora del entendimiento de las relaciones entre hombre y ambiente (Piperno et al. 2002). Cabe destacar la importancia de los fitolitos, ya que estas estructuras biológicas son resistentes a la degradación por contacto con el oxígeno al contrario que el polen, por lo que su estudio puede ser llevado a cabo en suelos no protegidos por láminas de agua. Finalmente, otras técnicas como la teledetección y los SIG han permitido aumentar la escala espacial sobre la que se dirige la investigación, en contraposición a estudios realizados en localidades discretas (Lombardo et al. 2013a; McMichael et al. 2014).

El uso de estos indicadores de carácter indirecto como los mencionados ha supuesto un antes y un después en cuanto al estudio del área de ocupación de la Amazonía. Así, la idea de escasos núcleos de pequeño tamaño ha sido yendo desterrada debido al número de estudios paleoecológicos que sugieren presencia humana. No es de extrañar la abundancia de trabajos en paleoecología donde se propone algún tipo de actividad humana, debido a la fuente de origen de los propios registros sedimentarios, esto es, diferentes cuerpos de agua como los lagos. Estos cuerpos de agua probablemente servirían de abastecimiento a grupos indígenas, independientemente del estilo de vida que llevaran, que pudieron no construir estructuras o bien que éstas no se hayan preservado hasta la actualidad, pero que dejaron huella en los alrededores del lago.

Contribución de la paleoecología a la comprobación de la Hipótesis Refugio

A partir de los años 60 comenzaron a publicarse de manera regular los primeros estudios paleoecológicos de Sudamérica, lo que tuvo grandes implicaciones en ecología. Por un lado, se vio, al igual que en otras partes del mundo, que las especies se comportan de manera individualista a la hora de responder a agentes externos, como podrían ser los cambios climáticos producto de las glaciaciones (Colinvaux et al. 2000). Este comportamiento resulta en la existencia de comunidades vegetales pasadas sin análogos en la actualidad, producto de la mezcla entre taxones que en la actualidad viven en zonas bajas y otros de zonas más elevadas (Jackson y Williams 2004). Ese reagrupamiento afecta a, entre otros factores, al número de nichos existentes y la capacidad de dispersión y especiación involucrada en algunas hipótesis de GLD.

Por otro lado, la abundancia de registros donde se evidenciaban la existencia de bosques durante periodos glaciares en lugar de sabanas, puso en entredicho la hipótesis de refugio de Haffer (1969) (ej.: Haberle y Maslin 1999). En este sentido, algunos partidarios de la hipótesis de Haffer argumentaron la parcialidad de las localidades adecuadas para la recolección de registros sedimentarios, debido a la humedad proporcionada por los cuerpos de agua. Sin embargo, estudios metodológicos han sugerido la procedencia mayoritariamente extra-local o regional de los granos de polen en aquellos lagos mayores de 150 m de diámetro (Jacobson y Bradshaw 1981). Si existieran extensas regiones de sabana rodeando las manchas de bosque que rodean al lago objeto de estudio, la señal polínica de éstas debería reflejarse en el registro sedimentario (Gosling et al. 2008). Finalmente, conforme se ha ido avanzando en la taxonomía polínica, se ha visto que los bosques glaciares y los actuales pueden diferir además de en composición, en el dinamismo (Bush et al. 2011). Así, algunos bosques holocenos (presente interglaciar: últimos 11 700 años) pueden caracterizarse por poseer unas altas tasas de reposición o sucesión de taxones, algo que también se ha visto con datos neoecológicos y botánicos, y esta característica tiene una importancia especial dentro del debate de ocupación humana de la Amazonía.

Contribución de la paleoecología al estudio del efecto de las actividades humanas en la diversidad e impacto producido en las comunidades vegetales

En la actualidad, dentro de las investigaciones en el Neotrópico, existen pocos debates tan activos como el que concierne a la extensión del impacto humano en la diversidad vegetal de la Amazonía (véase, por ejemplo: [Tollefson 2013](#); [Bush et al. 2015](#); [Clements et al. 2015a, b](#); [McMichael et al. 2015](#)). La magnitud de la ocupación humana destapada por el aumento tanto del número de investigaciones como de la variedad en las técnicas empleadas supuso la siguiente pregunta científica: la presencia de una población humana de esas características tuvo que producir un efecto más o menos patente en su ambiente. No sólo hay que tener en cuenta la densidad de población previa a la invasión europea, sino el período de ocupación humana en el continente. Así, son cada vez más los estudios que ponen de manifiesto la presencia humana en diversas zonas de la Amazonía durante el Holoceno temprano o incluso anterior ([Lombardo et al. 2013b](#); [Roosevelt et al. 1996](#)), y cómo desde los primeros poblamientos ha habido a lo largo del Holoceno varios picos de incremento demográfico ([Goldberg et al. 2016](#)). La antigüedad de la presencia humana en la Amazonía está quizás directamente vinculada, incluida en Latinoamérica en general, al hecho de ser considerada uno de los principales núcleos de domesticación vegetal ([Clement et al. 2010](#); [Piperno 2011](#)). No es por tanto extraño pensar, que estas culturas ingenieras modelaran también el paisaje de un modo drástico. El efecto de la presencia humana en la vegetación debe ser por tanto una pieza clave a tener en cuenta a la hora de abordar cuestiones científicas de ecología moderna o neoeología, como pueden ser los patrones de biogeografía o el GLD. Históricamente, estas temáticas se han abordado casi exclusivamente desde el punto de vista ambiental, teniendo en cuenta multitud de factores abióticos y bióticos, pero dejando al margen el efecto antrópico. A su vez, el descubrimiento del bajo número de especies hiperdominantes de la Amazonía ha dado un nuevo vuelco al paradigma del bosque virgen. Muchas de las especies hiperdominantes consisten en especies usadas en mayor o menor medida por las poblaciones humanas en la actualidad, como las palmeras ([ter Steege et al. 2013](#)). En otras regiones, se ha estudiado el efecto de las perturbaciones, incluyendo las antrópicas, con relación a la diversidad de una zona, que en determinadas circunstancias puede hasta verse incrementada ([Birks 2005](#); [Cronon 1983](#)). El origen antrópico o natural de los ecosistemas amazónicos que observamos hoy en día tiene unas implicaciones cruciales a la hora de, por ejemplo, estimar la resiliencia de las comunidades y, por tanto, establecer planes de gestión y conservación apropiados. Todas estas preguntas ecológicas (origen, resiliencia, diversidad, biogeografía) especialmente cuando están focalizadas en especies con ciclos de vida largos como son los componentes forestales de una comunidad vegetal, necesitan de una perspectiva temporal amplia. Es fundamental conocer la historia de la comunidad vegetal bajo estudio, de dónde viene, cómo ha ido conformándose hasta lo que vemos hoy, y/o qué factores han influido y cómo en sus dinámicas. Y esta historia es producto de componentes tanto naturales como antrópicos. Hasta la fecha, es importante recalcar que el único método capaz de proporcionar este tipo de datos es la paleoecología multi-indicador y los estudios multidisciplinarios.

Ahondando en la cuestión de la relación entre hombre y vegetación en el pasado, los autores de [ter Steege et al. \(2013\)](#) han sugerido recientemente, partiendo de unas 85 especies domesticadas en algún grado, que es cinco veces más probable que una especie domesticada sea hiperdominante que una no domesticada ([Levis et al. 2017](#)). Adicionalmente, proporcionan evidencias de que la proximidad a yacimientos arqueológicos incrementa la posibilidad de encontrar especies domesticadas. Finalmente, [Levis et al. \(2017\)](#) deciden acabar su artículo con la frase, quizás algo lapidaria: “la domesticación moldea los bosques amazónicos”. Aquí, la metodología empleada es objeto de debate: algunas de las estimaciones hechas son resultado de estudios de teledetección y SIG o bien son fruto de localidades específicas, y los resultados obtenidos se han extrapolado a la región entera. Es en este punto donde el debate científico entra en una gran controversia: ¿se pueden extra-

polar datos aislados en una región tan extensa y heterogénea? La respuesta por parte de algunos representantes de la comunidad paleoecológica es tajante: no. Una de las razones de esta negación reside una vez más en la parcialidad de los lugares muestreados. Como ya se ha comentado anteriormente, la principal ruta de acceso en el Amazonas son los ríos, en la actualidad y en el pasado. Así, la mayoría de estudios se han realizado en zonas relativamente cercanas a estas vías de comunicación, donde se supone que ha existido presencia pre-colombina ([McMichael et al. 2011, 2017](#)). Sin embargo, existen vastas extensiones dentro de la región amazónica aisladas de zonas fluviales navegables. Esto resulta en una fuerte restricción y es que apenas existen datos sobre esas localidades. Al no existir datos de una gran parte del área de estudio, y tratándose de una zona tan heterogénea, no existe hasta la fecha fundamento empírico suficiente para extrapolar las interpretaciones desarrolladas en otras zonas. La paleoecología ha puesto en numerosas ocasiones de manifiesto la escala local y la alta variabilidad del impacto humano producido en localidades a primera vista de similares características. Un claro ejemplo es el estudio paleoecológico llevado a cabo por Bush y colaboradores en varios lagos de diferente tamaño presentes en una localidad cercana a un yacimiento arqueológico en Perú ([Bush et al. 2007b](#)). Así, algunos registros paleoecológicos carecían de claras evidencias antrópicas pese a estar situados relativamente cerca (la localidad de estudio total tenía un radio de 50 km) de evidencias arqueológicas. Otro ejemplo del impacto heterogéneo y local es el estudio de fitolitos y carbones en perfiles de suelos y secuencias lacustres llevado a cabo por McMichael y colaboradores ([McMichael et al. 2011](#)). A través del estudio de dos localidades en la Amazonía oeste, los autores revelaron patrones espacial y temporalmente irregulares de impacto humano, siendo la localidad cercana a una terraza fluvial la que presentaba mayores evidencias antrópicas. Los autores encontraron dentro de las localidades algunos registros con escasa o nula evidencia antrópica, sugiriendo la imposibilidad de asumir transformaciones intensivas del paisaje a gran escala ([McMichael et al. 2011](#)).

Por otro lado, hay que tener precaución con posibles sobreinterpretaciones del registro fósil. Primero, la evidencia de taxones vegetales de naturaleza secundaria o pionera, como *Cecropia* sp., se relacionan en paleoecología con un aclaramiento de la vegetación o apertura del bosque resultado de un evento de perturbación ([Berrío et al. 2000](#)). Sin embargo, esta perturbación no tiene por qué ser de origen antrópico dado el dinamismo abiótico de la zona (que incluye por ejemplo actividad volcánica, movimientos neotectónicos, cambios en las cuencas de drenaje o cursos de ríos) ([Lombardo 2014, 2016, 2017](#)). Y segundo y no menos importante, todos los investigadores que trabajamos en el pasado debemos recordar que el registro fósil es incompleto. Por ejemplo, los procesos tafonómicos diferenciales entre especies son determinantes a la hora de conformar la señal que se analiza en paleoecología. Así, muchos estudios pueden únicamente proporcionar una idea de las tendencias generales de la comunidad vegetal bajo estudio, principalmente en base a las dinámicas de los taxones dominantes. La identificación a nivel de especie sigue siendo a menudo problemática en algunas familias clave, especialmente en los trópicos, donde la comunión entre la enorme diversidad y la falta de más estudios taxonómicos y de autoecología supone una gran limitación. Con el objetivo de avanzar en el conocimiento, es necesario incrementar iniciativas como por ejemplo: i) el uso de un enfoque multidisciplinar para obtener evidencias independientes de ocupación humana coetánea a la presencia de este tipo de taxones u otros indicadores indirectos de perturbación del paisaje, ii) estudios multi-localidad con el fin de averiguar la extensión espacial del impacto ocasionado, y iii) unión de disciplinas y metodologías de varias escalas temporales para la comprensión holística de la pregunta bajo estudio.

Por tanto, en la actualidad comienza a haber las suficientes evidencias científicas para sugerir que: (1) las grandes urbes e infraestructuras pre-colombinas estaban rodeadas por un paisaje altamente gestionado por el hombre, y (2) que los tipos de asentamientos y comunidades más pequeñas se localizaban de manera dispersa y heterogénea en el paisaje, y producían impactos variables incluyendo escalas locales en el paisaje. En consecuencia,

una parte de la diversidad amazónica es producto del manejo o modelado humano del paisaje, pero la proporción del total que representa permanece aún por resolver.

Líneas futuras de trabajo multidisciplinar

Históricamente, la dicotomía entre las denominadas investigaciones de ciencias y letras ha sido prácticamente total: se usaban diferentes metodologías, terminologías e incluso fuentes de publicación y/o comunicación. El resultado de esta falta de interacción ha sido una omisión generalizada de fuentes y datos arqueológicos en trabajos relacionados con el ambiente, por la falta de un lenguaje y técnicas en común, y una desvinculación del mundo de las artes con las evidencias paleoecológicas. Como ya se ha mencionado, la paleoecología puede proporcionar continuidad temporal a los estudios arqueológicos, así como aumentar el número de registros antrópicos en el paisaje (especialmente en lo relativo a culturas que no dejaron evidencias macroscópicas). Igualmente, los datos arqueológicos pueden ser fundamentales a la hora de interpretar correctamente los registros sedimentarios. Por ejemplo, [Bush et al. \(2017\)](#) muestran un claro ejemplo del rol que pueden tener las actividades humanas en la amplificación o difuminación de las señales climáticas obtenidas a partir de las dinámicas de la vegetación. De igual manera, las respuestas de la vegetación pueden ser no lineales y la aparición o desaparición de actividades humanas en una localidad puede influir en su tasa o capacidad de respuesta frente a cambios ambientales. Son por tanto, disciplinas que se benefician enormemente de manera mutua.

Sin embargo, y a pesar del convencimiento general dentro de la sociedad científica de la necesidad de colaboración y multidisciplinaridad a la hora de afrontar estudios, hasta la fecha son escasos los ejemplos. Algunos investigadores ya han manifestado la necesidad de acercamiento entre arqueología y paleoecología ([Mayle y Iriarte 2014](#)), pero aún se debe avanzar hacia un enfoque más inclusivo que englobe otras disciplinas (botánica, biogeografía, paleontología). Una iniciativa común ha sido la de, dentro de una determinada disciplina, enumerar una serie de temáticas (las llamadas preguntas prioritarias) en las que la disciplina en sí puede ser útil para otros campos ([Sutherland et al. 2013](#); [Seddon et al. 2014](#); [Armstrong et al. 2017](#); [Baker et al. 2017](#)). Iniciativas como ésta, pese a ser resultado de una sola disciplina, pueden servir de marco teórico o base para establecer colaboraciones entre grupos de trabajo de diferentes disciplinas con intereses comunes. En este sentido cabe resaltar iniciativas verdaderamente multidisciplinarias en vigor como por ejemplo, el proyecto desarrollado en el Sur de Brasil (<http://jelandscape.exeter.ac.uk>) liderado por el arqueólogo José Iriarte (Universidad de Exeter, Reino Unido), o la red formada por profesionales que trabajan en la cuenca amazónica *sensu lato* (<https://sites.google.com/site/mappingamazonia>), liderada por el geógrafo de la Universidad Pompeu Fabra (España), Umberto Lombardo.

Finalmente, es obvio que existe la necesidad fundamental de: 1) seguir obteniendo más datos que permitan aumentar la precisión de las generalizaciones suprarregionales y disminuir las zonas desconocidas, y 2) promover la cultura del entendimiento entre la comunidad investigadora, favoreciendo el diálogo y la discusión constructiva para poder conseguir una interpretación científica desde una visión holística y fundamentada en el conocimiento de diferentes expertos. Los dos ejemplos de iniciativas mencionados son la prueba de que realizar estas acciones es posible y además funcionan, siempre que haya voluntad desde las partes implicadas.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido desarrollado dentro del proyecto Beatrui de Pinós - Marie Curie COFUND (ref. 2014-BP-B-00094) otorgado a E. Montoya y Valentí Rull, y cofinanciado por la Secretaría de Universidades e Investigación del Departamento de Economía y Conocimiento de la Generalitat de Catalunya (AGAUR) y el programa COFUND de las acciones Marie Curie del séptimo pro-

grama marco de investigación y desarrollo tecnológico de la Unión Europea. La autora quiere agradecer la invitación de la editora invitada Sara Varela a participar en el presente volumen de Ecosistemas, así como la contribución realizada por Graciela Gil-Romera y dos revisores anónimos adicionales, que ha supuesto una mejora sustancial del manuscrito. Una mención especial es necesaria para V. Rull, por su colaboración en el proyecto, su apoyo y ánimos para realizar esta contribución, así como su ayuda en una revisión temprana del manuscrito.

Referencias

- Allen, A.P., Gillooly, J.F. 2006. Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. *Ecology Letters* 9: 947–954.
- Armstrong, C.G., Shoemaker, A.C., McKechnie, I., Ekblom, A., Szabó, P., Lane, P.J., et al. 2017. Anthropological contributions to historical ecology: 50 questions, infinite prospects. *PLOS One* 12: e0171883.
- Baker, T.R., Pennington, R.T., Dexter, K.G., Fine, P.V.A., Fortune-Hopkins, H., Honorio, E.N., et al. 2017. Maximising Synergy among Tropical Plant Systematists, Ecologists, and Evolutionary Biologists. *Trends in Ecology and Evolution* 32: 258–267.
- Balée, W., Erickson, C.L. 2006. *Time, Complexity, and Historical Ecology*. Columbia University Press. New York, Estados Unidos.
- Berrio, J.C., Hooghiemstra, H., Behling, H., van der Borg, K. 2000. Late Holocene history of savanna gallery forest from Carimagua area, Colombia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 111: 295–308.
- Birks, H.J.B. 2005. Mind the gap: how open were European primeval forests? *Trends in Ecology and Evolution* 20: 154–156.
- Birks, H.J.B., Birks, H.H. 1980. *Quaternary Palaeoecology*. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey, Estados Unidos.
- Blundell, D.J., Scott, A.C. (Eds.) 1998. *Lyell: The past is the key to the present*. Geological Society Special Publication no 163. The Geological Society, London. Reino Unido.
- Bush, M.B., Silman, M.R. 2007. Amazonian exploitation revisited: Ecological asymmetry and the policy pendulum. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5: 1–9.
- Bush, M.B., Flenley, J.R., Gosling, W.D. (Eds) 2011. *Tropical rainforest responses to climatic change (2nd ed.)*. Springer-Praxis Publishing. Chichester, Reino Unido.
- Bush, M.B., Silman, M.R., de Toledo, M.B., Listopad, C., Gosling, W.D., Williams, C., De Oliveira, P.E., Krisel, C. 2007a. Holocene fire and occupation in Amazonia: records from two lake districts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362: 209–218.
- Bush, M.B., Silman, M.R., Listopad, C.M.C.S. 2007b. A regional study of Holocene climate change and human occupation in Peruvian Amazonia. *Journal of Biogeography* 34: 1342–1356.
- Bush, M.B., McMichael, C.H., Piperno, D.R., Silman, M.R., Barlow, J., Peres, C.A., Power, M., Palace, M.W. 2015. Anthropogenic influence on Amazonian forests in pre-history: An ecological perspective. *Journal of Biogeography* 42: 2277–2288.
- Bush, M.B., Correa-Metrio, A., McMichael, C.H., Sully, S., Shadik, C.R., Valencia, B.G., Guilderson, T., Steinitz-Kannan, M. y Overpeck, J.P. 2016. A 6900-year history of landscape modification by humans in lowland Amazonia. *Quaternary Science Reviews* 141: 52–64.
- Bush, M.B., Correa-Metrio, A., van Woesik, R., Shadik, C.R., McMichael, C.H. 2017. Human disturbance amplifies Amazonian El Niño–Southern oscillation signal. *Global Change Biology* 23(8): 3181–3192.
- Clement, C.R., de Cristo-Araújo, M., Coppens d'Eeckenbrugge, G., Alves Pereira, A., Picanço-Rodrigues, D. 2010. Origin and Domestication of Native Amazonian Crops. *Diversity* 2: 72–106.
- Clement, C.R., Denevan, W.M., Heckenberger, M.J., Junqueira, A.B., Neves, E.G., Teixeira, W.G., Woods, W.I. 2015a. The domestication of Amazonia before European conquest. *Proceedings of the Royal Society Series B* 282: 20150813.
- Clement, C.R., Denevan, W.M., Heckenberger, M.J., Junqueira, A.B., Neves, E.G., Teixeira, W.G., Woods, W.I. 2015b. Response to comment by McMichael, Piperno and Bush. *Proceedings of the Royal Society Series B* 282: 20152459.
- Colinvaux, P.A., De Oliveira, P.E., Moreno, J.E. 1999. *Amazon Pollen Manual and Atlas*. Harwood Academic Publishers, Amsterdam, Holanda.
- Colinvaux, P.A., De Oliveira, P.E., Bush, M.B. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews* 19: 141–169.

- Cronon, W. 1983. *Changes in the Land Indians, Colonists, and the Ecology of New England*. Hill y Wang, New York, Estados Unidos.
- Denevan, W.M. 1992. The pristine myth: The landscapes of the Americas in 1492. *Annals of the Association of American Geographers* 82: 369-385.
- Denevan, W.M. 1996. A bluff model of riverine settlement in prehistoric Amazonia. *Annals of the Association of American Geographers* 86: 654-681.
- Erickson, C.L. 2006. The domesticated landscapes of the Bolivian Amazon. En: Balee, W., Erickson, C.L. (eds) *Time and complexity in historical ecology: Studies in the neotropical lowlands*, pp. 235-278. Columbia University Press. New York, Estados Unidos.
- Glaser, B., Haumaier, L., Guggenberger, G., Zech, W. 2001. The "terra preta" phenomenon: a model for sustainable agriculture in the humid tropics. *Naturwissenschaften* 88: 37-41.
- Goldberg, A., Mychajliw, A.M., Hadly, E.A. 2016. Post-invasion demography of prehistoric humans in South America. *Nature* 532: 232-235.
- Gosling, W.D., Mayle, F.E., Tate, N.J., Killeen, T.J. 2008. Differentiation between Neotropical rainforest, dry forest, and savannah ecosystems by their modern pollen spectra and implications for the fossil pollen record. *Review of Palaeobotany and Palynology* 153: 70-85.
- Haberle, S.G., Maslin, M.A. 1999. Late Quaternary Vegetation and Climate Change in the Amazon Basin Based on a 50 000 Year Pollen Record from the Amazon Fan, ODP Site 932. *Quaternary Research* 51: 27-38.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science* 165: 131-137.
- Heckenberger, M.J., Kuiluro, A., Kuikuro, U.T., Russell, J.C., Schmidt, M.J., Fausto, C., Franchetto, B. 2003. Amazonia 1492: Pristine Forest or Cultural Parkland? *Science* 301: 1710-1714.
- Heckenberger, M.J., Russell, J.C., Fausto, C., Toney, J., Schmidt, M.J., Pereira, E., Franchetto, B., Kuiluro, A. 2008. Pre-Columbian urbanism, anthropogenic landscapes, and the future of the Amazon. *Science* 321: 1214-1217.
- Hillebrand, H. 2004. On the generality of the Latitudinal Diversity Gradient. *The American Naturalist* 163: 193-211.
- von Humboldt, A. 1845-1862. *Kosmos: A General Survey of Physical Phenomena of the Universe*. Volumes 1-5. Hippolyte Baillière Publisher. Londres, Reino Unido.
- Iriarte, J., Power, M.J., Rostain, S., Mayle, F.E., Jones, H., Watling, J., Whitney, B.S., McKey, D.B. 2012. Fire-free land use in pre-1492 Amazonian savannas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 6473-6478.
- Jackson, S.T., Williams, J.W. 2004. Modern analogs in Quaternary paleoecology: here today, gone yesterday, gone tomorrow? *Annual Review of Earth Planetary Science* 32: 495-537.
- Jacobson, G.L., Bradshaw, R.H.W. 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research* 16: 80-96.
- Levis, B. 2011. *River of Darkness: Francisco Orellana's Legendary Voyage of Death and Discovery Down the Amazon*. Bantan Books. New York, Estados Unidos.
- Levis, C., Costa, F.R.C., Bongers, F., Peña-Claros, M., Clement, C.R., Junqueira, A.B., et al. 2017. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science* 355: 925-931.
- Lombardo, U., Canal-Beeby, E., Veit, H. 2011. Eco-archaeological regions in the Bolivian Amazon. *Geographica Helvetica* 66: 173-182.
- Lombardo, U., Denier, S., May, J.-H., Rodrigues, L., Veit, H. 2013a. Human-environment interactions in pre-Columbian Amazonia: The case of the Llanos de Moxos, Bolivia. *Quaternary International* 312: 109-119.
- Lombardo, U., Szabo, K., Capriles, J.M., May, J.-H., Amelung, W., Hutterer, R., Lehndorff, E., Plotzki, A., Veit, H. 2013b. Early and Middle Holocene Hunter-Gatherer Occupations in Western Amazonia: The Hidden Shell Middens. *PLoS ONE* 8, e72746.
- Lombardo, U. 2014. Neotectonics, flooding patterns and landscape evolution in southern Amazonia. *Earth Surface Dynamics* 2: 493-511.
- Lombardo, U. 2016. Alluvial plain dynamics in the southern Amazonian foreland basin. *Earth Surface Dynamics* 7: 453-467.
- Lombardo, U. 2017. River logjams cause frequent large-scale forest die-off events in Southwestern Amazonia. *Earth Surface Dynamics* 8(3):565-575.
- Mann, Ch.C. 2005. *1491: New Revelations of the Americas Before Columbus*. Knopf. New York, Estados Unidos.
- Maslin, M., Malhi, Y., Phillips, O., Cowling, S. 2005. New views on an old forest: assessing the longevity, resilience and future of the Amazon rainforest. *Transaction of the Institute of British Geographers* 30: 477-499.
- Mayle, F.E., Iriarte, J. 2014. Integrated palaeoecology and archaeology - a powerful approach for understanding pre-Columbian Amazonia. *Journal of Archaeological Science* 51, 54-64.
- McMichael, C.H., Bush, M.B., Piperno, D.R., Silman, M.R., Zimmerman, A.R., Anderson, C. 2011. Spatial and temporal scales of pre-Columbian disturbance associated with western Amazonian lakes. *The Holocene* 22: 131-141.
- McMichael, C.H., Piperno, D.R., Bush, M.B., Silman, M.R., Zimmerman, A.R., Raczka, M.F., Lobato, L.C. 2012. Sparse pre-Columbian human habitation in Western Amazonia. *Science* 336: 1429-1431.
- McMichael, C.H., Palace, M.W., Bush, M.B., Braswell, B., Hansen, S., Neves, E.G., Silman, M.R., Tamanaha, E.K., Czarnecki, C. 2014. Predicting pre-Columbian anthropogenic soils in Amazonia. *Proceedings of the Royal Society Series B* 281: 20132475.
- McMichael, C.H., Piperno, D.R., Bush, M.B. 2015. Comment on Clement et al. 2015 "The domestication of Amazonia before European conquest". *Proceedings of the Royal Society Series B* 282: 20151837.
- McMichael, C.N.H., Matthews-Bird, F., Farfan-Rios, W., Feeley, K.J. 2017. Ancient human disturbances may be skewing our understanding of Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114: 522-527.
- Medina, J. 1934. *The discovery of the Amazon according to the account of Friar Gaspar de Carvajal and other documents*. American Geographical Society. New York, Estados Unidos.
- Meggers, B.J. 1954. Environmental limitation on the development of culture. *American Anthropologist* 56: 801-824.
- O'Fallon, B.D., Fehren-Schmitz, L. 2011. Native American experienced a strong population bottleneck coincident with European contact. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 20444-20448.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *American Naturalist* 110: 33-46.
- Piperno, D.R. 2011. The Origins of Plant Cultivation and Domestication in the New World Tropics: Patterns, Process, and New Developments. *Current Anthropology* 52(S4): S453-S470.
- Piperno, D.R., Holst, I., Wessel-Beaver, L., Andres, T.C. 2002. Evidence for the Control of Phytolith Formation in Cucurbita Fruits by the Hard Rind (Hr) Genetic Locus: Archaeological and Ecological Implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 10923-10928.
- Roosevelt, A.C. 1991. *Moundbuilders of the Amazon: geophysical archaeology on Marajo Island, Brazil*. Academic Press. San Diego, CA, Estados Unidos.
- Roosevelt, A.C., Lima da Costa, M., Lopes Machado, C., Michab, M., Mercier, N., Valldas, H., et al. 1996. Paleoindian Cave Dwellers in the Amazon: The Peopling of the Americas. *Science* 272: 373-384.
- Rull, V. 2010. Ecology and palaeoecology: two approaches, one objective. *The Open Ecology Journal* 3: 1-5.
- Seddon, A.W.R., Mackay, A.W., Baker, A.G., Birks, H.J.B., Breman, E., Buck, C.E., et al. 2014. Looking forward through the past. Identification of fifty priority research questions in palaeoecology. *Journal of Ecology* 102, 256-267.
- ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R.P., Guevara, J.E., et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342: 1243092.
- Stenborg, P., Schaen, D.P., Amaral-Lima, M. 2012. Precolumbian land use and settlement pattern in the Santarém region, lower Amazon. *Amazônica* 4: 222-250.
- Sutherland, W.J., Freckleton, R.P., Godfray, H.C.J., Beissinger, S.R., Benton, T., Cameron, D.D., et al. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101, 58-67.
- de Toledo, M.B., Bush, M.B. 2007. A Mid-Holocene environmental change in Amazonian savannas. *Journal of Biogeography* 34: 1313-1326.
- Tollefson, J. 2013. Footprints in the forest. *Nature* 502: 160-162.
- Tomkeieff, S.I. 1962. Unconformity-an historical study. *Proceedings of the Geologist's Association* 73: 383-417.
- Watling, J., Iriarte, J., Mayle, F.E., Schaen, D., Pessenda, L.C.R., Loader, N.J., Street-Perrot, F.A., Dickau, R.E., Damasceno, A., Ranzi, A. 2017. Impact of pre-Columbian "geoglyph" builders on Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114: 1868-1873.