Neandertals at the End of the Word.
New Perspectives for Iberia

Neandertales del fin del mundo.
Nuevas perspectivas para Iberia

EDITORIAL UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Calidad en Edición Académica
Academic Publishing Quality
COLECCIONES

Avalado por ANECA FECYT
Promovido por une

Colección SPAL Monografías Arqueología

Miguel Cortés-Sánchez
María D. Simón-Vallejo
Adrián Pablos Fernández
(coordinadores)

Neandertals at the End of the Word. New Perspectives for Iberia

Neandertales del fin del mundo. Nuevas perspectivas para Iberia

SPAL MONOGRAFÍAS ARQUEOLOGÍA
Nº LVII

EDITORIAL UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Sevilla 2025

Colección: Spal Monografías Arqueología
Núm.: LVII

Este volumen, coordinado desde el grupo de investigación *El Paleolítico Medio y Superior en el sur de Iberia* (HUM-1089), es resultado de tres proyectos de I+D+i: «El tránsito Paleolítico Medio-Superior en el sur de Iberia (50-16 ka bp): marco cronológico y ambiental y procesos de cambios tecnológicos, económicos y simbólicos» (HAR2016-77789-P), financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad del Gobierno de España; «Contextualización cronocultural y arqueométrica del primer arte rupestre en el sur de la península ibérica» (US-1264079, proyecto I+D+i FEDER Andalucía 2014-2020), financiado por la Junta de Andalucía (Consejería de Economía y Conocimiento); «Encrucijada. Cueva de La Pileta, un atractor simbólico pluricultural», del Plan Estatal 2021-2023 - Proyectos Investigación No Orientada (PID2023-151553NB-I00), financiado por el Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades del Gobierno de España. A su publicación ha contribuido el contrato EMERGIA20_00403, financiado con fondos propios de la Junta de Andalucía.

GOBIERNO DE ESPAÑA
MINISTERIO DE ECONOMÍA Y COMPETITIVIDAD
MINISTERIO DE CIENCIA, INNOVACIÓN Y UNIVERSIDADES
Cofinanciado por la Unión Europea
Junta de Andalucía
Consejería de Transformación Económica, Industria, Conocimiento y Universidades

c/ Porvenir, 27-41013 Sevilla.
Tlfs.: 954 487 447; 954 487 451; Fax: 954 487 443
Correo electrónico: info-eus@us.es
Web: https://editorial.us.es

Impreso en papel ecológico
Impreso en España-Printed in Spain

ISBN: 978-84-472-2487-6

Depósito Legal: SE 77-2025

Diseño de cubierta y maquetación de interior: Intergraf

Impresión: Podiprint

Índice

Prólogo.
La vida secreta de las especies

Juan Luis Arsuaga

Estaba pensando en este prólogo cuando me llamó la atención un artículo publicado recientemente sobre el lince ibérico (Lucena-Pérez *et al.* 2024). No se trata en este caso de que los neandertales cazaran linces para comérselos o para utilizar sus pieles, por ejemplo, ni de que los neandertales compitieran con los linces por los conejos, ni de que los linces nos sirvan para reconstruir los ecosistemas de los neandertales.

Los neandertales ibéricos ciertamente convivieron con los linces ibéricos, y también lo hicieron los neandertales mediterráneos franceses y los del norte de Italia. Y por cierto, en todos esos lugares también había conejos por aquel entonces. Los conejos ahora solo son autóctonos en la península ibérica.

Pero el artículo al que me estoy refiriendo no habla de ecología, sino de la genética del lince, y por eso lo he encontrado interesante en relación con los neandertales.

En paleoantropología se ha estudiado en demasiadas ocasiones la evolución humana al margen de lo que les sucediera a los ecosistemas. Los biomas de los homínidos eran solo paisajes. Si la historia de los homínidos fuera una obra de teatro, los homínidos serían los únicos actores que se moverían sobre las tablas del escenario. Todas las demás especies serían representaciones inertes en el telón de fondo.

Lo que quiero decir es que se ha olvidado demasiadas veces que los homínidos no viven en los ecosistemas, sino que forman parte de los mismos, y por eso son, también, el ecosistema. Por cierto, utilizo el viejo término «homínido» en este texto para referirme solo a aquellos fósiles que pertenecen a nuestra rama de la horquilla chimpancés/humanos. Como de fósiles de chimpancés no voy a hablar no hay posibilidad de equívoco.

La cuestión en el fondo, es importante. ¿Se rige la evolución de los homínidos por las mismas reglas que la del resto de las especies de mamíferos? ¿Tenemos algo que aprender de la evolución de las otras especies cuando estudiamos la evolución humana?

La especie humana actual tiene lenguaje, autoconsciencia, tecnología. ¿Hace todo eso que nuestra evolución sea radicalmente diferente de la de los demás primates, con diferentes reglas de juego? Si es así, si la cultura es determinante en la evolución humana, ¿desde cuándo rigen las nuevas leyes?

Desde ¿*Homo habilis*, que ya fabricaba utensilios líticos? ¿Serían los ardipitecos y los australopitecos y parántropos especies de primates como las otras en lo que se refiere a su modo de evolucionar?

Es el momento de volver al artículo de los linces por el que he empezado. Se trata de un estudio de los genomas de tres ejemplares de lince ibérico que solo tienen entre dos mil y cuatro mil años de antigüedad. Y en pocas palabras lo que dice es que ha habido introgresión reciente de genes de lince boreal en las poblaciones del lince ibérico. Es decir, los linces que hoy viven en Andújar o el Coto de Doñana (o han sido reintroducidos en otras partes de Iberia) llevan genes de lince boreal, como nosotros los humanos ibéricos llevamos genes neandertales.

Sabemos estas cosas gracias a los estudios de ADN antiguo, que están permitiendo conocer la microevolución, que a mí me gusta llamar *la vida secreta de las especies*, esa parte de la evolución que no se puede rastrear morfológicamente. Svante Pääbo consiguió el premio Nobel por abrir camino en esta reciente especialidad, y los que hemos escrito artículos con él nos sentimos también premiados.

El lince boreal entró en la península ibérica muy tarde, a comienzos del Holoceno, junto con el bosque atlántico, y ha vivido en la España Verde hasta el siglo XIX o incluso el XX (como demostraron en 2016 Rodríguez Varela *et al.*). Así que no es extraño que intercambiaran genes con los linces ibéricos, con los que tendrían una amplia frontera, todo el ecotono entre el mundo atlántico y el mundo mediterráneo que recorre la península de costa a costa.

Y ya nos vamos acercando al punto al que yo quería llegar: ¿ese intercambio genético pequeño, pero reconocible, quiere decir que los linces ibéricos y los linces boreales no son especies distintas, sino dos subespecies de la misma especie? A fin de cuentas, no hace tanto tiempo que se reconoce al lince ibérico como una especie propia, y no como una subespecie del lince europeo, como se hacía antes, en la época en la que yo estudiaba.

La decisión que tomemos ahora es fundamental, porque la misma regla podría aplicarse a los neandertales y a los humanos modernos. Si admitimos que el lince ibérico y el lince boreal son especies diferentes, *aunque* hayan intercambiado unos pocos genes, entonces por la misma regla de tres los neandertales y los humanos modernos seríamos especies diferentes. Si, al contrario, concluimos que linces boreales y linces ibéricos son una sola especie *porque* han intercambiado algunos genes, lo mismo debería valer para neandertales y humanos modernos, ya que se trata de un caso muy similar.

Entonces, ¿cómo se define una especie y cómo se distingue de una subespecie? Charles Darwin diría que las especies no se definen, porque no hace falta. Solo un creacionista podría creer en la existencia de las especies como entidades inmutables, fijas. Solo un fijista podría preguntarse cómo se reconocen las especies. Las poblaciones cambian en el tiempo, se diversifican geográficamente, varían constantemente. Todo es mudanza, en Biología nada permanece en el tiempo. Darwin decía que preguntarse cuándo una variedad (hoy en día diríamos una subespecie) se ha convertido ya en una especie por derecho propio sería como preguntarse en qué momento un pueblo ha crecido tanto como para que pueda ser llamado ciudad. Sería, podríamos añadir nosotros, lo mismo que preguntarse cuándo una colina es ya una montaña, o cuándo el Renacimiento dio paso al Barroco. Son todos límites arbitrarios, intentos de dividir en segmentos lo que en realidad es un continuo.

Y la mejor prueba de que no se pueden poner límites claros a las especies son las discusiones entre zoólogos para saber cuándo una variedad geográfica se merece la etiqueta de especie. No es un problema de falta de información, como podría ser el caso en paleontología, sino de criterio a la hora de evaluar las diferencias físicas y de comportamiento y decidir si son suficientes para merecer el estatus específico.

En los años centrales del siglo XX triunfó en Biología evolutiva una corriente que se conoce como Neodarwinismo, o nueva síntesis, o teoría sintética de la evolución. Para los neodarwinistas la pregunta de qué es una especie tampoco tenía mucho sentido, porque las especies se transforman unas en otras a lo largo del tiempo, incesantemente, generación tras generación. Lo que realmente existe son los linajes evolutivos, las estirpes, las ramas del árbol de la vida.

Pero, claro está, después de mucho tiempo los linajes llegan a diferenciarse tanto unos de otros que nadie pondría en duda que un ciervo, un gamo y un corzo son especies diferentes de cérvidos, ramillas distintas de la misma rama. Así que uno de los fundadores del neodarwinismo, el alemán Ernst Mayr elaboró en 1942 una definición biológica de especie que se ha seguido después a ciegas: una especie es un conjunto de poblaciones que está aislado reproductivamente de otros conjuntos. En otras palabras: las especies están formadas por poblaciones que pueden intercambiar genes unas con otras, pero no con las poblaciones de las otras especies. Resumiendo, el aislamiento genético es la marca definitoria de la especie. Dos miembros de diferentes especies no pueden en ningún caso tener descendencia fértil.

Más tarde, surgió una corriente que desafiaba la autoridad absoluta del neodarwinismo. Los americanos Niles Eldredge y Stephen Jay Gould defendieron en 1972 la existencia real de las especies en paleontología, no como segmentos temporales de un linaje en permanente cambio, sino como entidades históricas. La mayor parte del tiempo, decían, no ocurre nada relevante en la evolución. Solo de cuando en cuando surge una verdadera novedad, una especie, que luego permanece sin cambios importantes hasta que se extingue. Su teoría se llama por eso «*de los equilibrios intermitentes*» (*punctuated equilibria*).

Todo esto nos lleva a preguntarnos por las especies de homínidos. ¿Cuántas ha habido? Ernst Mayr defendía que básicamente solo ha existido un linaje de homínidos y que las especies de los paleontólogos eran simples etapas en la evolución del linaje a lo largo del tiempo. Meras especies cronológicas (cronoespecies).

Mayr no creía que al salir de África el género *Homo* se hubiera escindido en múltiples especies locales. Por dos razones. La primera es que, según él, la cultura hizo innecesaria la adaptación biológica a las condiciones particulares de cada región, ya que los humanos nos hemos adaptado siempre por medio de la tecnología. La segunda es que las poblaciones humanas siempre han estado en contacto geográfico unas con otras, intercambiando genes e impidiendo que se produjera la especiación (el nacimiento de especies nuevas por ramificación).

Con frecuencia se cita la definición de especie de Mayr de 1942, pero se olvida que este autor la revisó muchos años más tarde, en 1996. Se dio cuenta de que en la naturaleza se producían híbridos fértiles entre especies consideradas zoológicamente diferentes, como por ejemplo, el lobo y el coyote en América. Pero no por eso dejaban de ser especies válidas para Mayr. Solo había que ampliar los límites de la definición de las especies. Ahora pasarían a ser conjuntos de poblaciones que intercambian genes solo entre ellas, aunque en ocasiones excepcionales pueden también hacerlo con otros conjuntos de poblaciones, siempre y cuando nunca lleguen a fusionarse. Dicho en palabras del propio Mayr (1996: 265):

> *Recientes análisis moleculares, sin embargo, han confirmado la frecuencia de introgresión clandestina. No obstante, si las dos especies mantienen su integridad esencial, serán tratadas como especies, a pesar de la ligera ineficacia de sus mecanismos de aislamiento. […] El cruce de lobos macho con coyotes hembra llevó a una introgresión de genes ajenos tanto en las poblaciones de coyotes como de lobos. […] En consecuencia, los mecanismos de aislamiento no siempre impiden el cruzamiento de individuos que no son de la misma especie, pero sin embargo previenen la completa fusión de tales especies.*

Los estudios de ADN antiguo han revelado que el aislamiento genético en las especies de mamíferos no se produce de un día para otro. Su escala temporal no es de miles de años, ni de cientos de miles de años, sino de muchos millones de años. Por este motivo, las diferentes especies de lobos intercambian genes con chacales y coyotes allí donde coinciden geográficamente. Y lo mismo pasa con las especies de osos, incluyendo el oso polar. Y prácticamente con todas las especies de mamíferos del mismo género.

En otras palabras, solo los géneros están aislados genéticamente por barreras infranqueables a la reproducción. Son los géneros, y no las especies, las entidades históricas a las que se referían, sin saberlo, Eldredge y Gould en su teoría de los equilibrios puntuados. Los géneros son las verdaderas novedades evolutivas, las especies solo representan variaciones geográficas, adaptaciones a los ambientes locales. En esencia, un género representa un plan corporal distinto y fácilmente reconocible, un modelo biológico que no cambia hasta que desaparece de la faz de la Tierra. En la evolución humana ese nuevo diseño biológico apareció con *Homo erectus*.

Lo saben, intuitivamente, todos los que visitan la galería de los homínidos del Museo de la Evolución Humana de Burgos. Les sorprende que a partir de *Homo erectus* todas las especies sean tan parecidas a la nuestra, incluyendo a los neandertales. Los esperaban mucho más parecidos a los simios. Los australopitecos, parántropos y hasta el *Homo habilis*, en cambio, sí responden a la idea que tenían de ellos. Es a partir de *Homo erectus* cuando se produce el gran cambio físico, la ruptura.

En la evolución humana, en resumen, solo hay tres grandes diseños biológicos: los ardipitecos (todos los homínidos anteriores a los australopitecos), los australopitecos (incluyendo a los parántropos, *Homo habilis*, *Homo naledi* y *Homo floresiensis*) y los humanos (a partir de *Homo erectus*).

No es de extrañar que los linces boreales y los ibéricos hayan intercambiado genes tan recientemente. Son, después de todo, dos especies del mismo género, dos variaciones sobre el mismo tema. En términos geológicos llevan poco tiempo

evolucionando por separado. La gran novedad evolutiva está en el diseño biológico que representó la aparición del «modelo lince», un tipo de félido claramente diferente a todos los demás, no en esta o aquella especie local y temporal de lince.

Como siempre se ha puesto el ejemplo del mulo para definir una especie biológica como un conjunto de poblaciones genéticamente aislado de otros conjuntos me referiré brevemente a este cruce. Los caballos y los burros pertenecen al mismo género, el género *Equus*, pero llevan evolucionando por separado muchos millones de años. Caballos y burros no tienen descendencia fértil, pero sabemos que en el pasado han intercambiado genes los asnos, los onagros y las cebras, especies más cercanas entre sí, pertenecientes a una rama diferente de la de los caballos.

Homo erectus es una especie que apareció hace tan solo dos millones de años. Podemos decir por lo que hemos aprendido de otras especies de mamíferos, de primates, y de simios, pequeños y grandes, que dos millones de años no son tiempo suficiente para que se produzcan especies aisladas genéticamente por barreras biológicas infranqueables. Con toda seguridad los neandertales, denisovanos y humanos modernos podían intercambiar genes, porque lo hicieron. Solo llevaban separados medio millón de años, y nunca estuvieron del todo aislados genéticamente. Sabemos que hubo flujo de genes africanos hacia los neandertales mucho antes de que salieran los humanos modernos de África (Meyer *et al.* 2016).

¿Qué hacer entonces? ¿Reducir todas las especies de osos a una sola, todas las especies de linces a una sola, todas las especies de papiones a una sola, todas las especies de gorilas, chimpancés y gibones del género *Hylobates* a una sola especie, y hacer así con todas las especies de mamíferos del mismo género? ¿Tiene sentido degradar casi todas las especies a la categoría de subespecie?

Mi respuesta es que la definición de especie que debemos utilizar es la segunda de las que propuso Mayr, la del año 1996: las especies son conjuntos de poblaciones que no intercambian genes con otros conjuntos de poblaciones… o que, si lo hacen, allí donde coinciden geográficamente, nunca llegan a mezclarse hasta el punto de producir una especie de características intermedias. Y este es el caso de neandertales y de humanos modernos (Arsuaga & Martín-Loeches 2013; Arsuaga 2020). También los osos pardos actuales llevan genes de los osos de las cavernas (Barlow *et al.* 2018), y no por eso vamos a considerarlos la misma especie.

Para que quede claro: yo creo que los neandertales deben ser clasificados como una especie diferente de la nuestra, del mismo modo que deben ser clasificados como especies diferentes lobos, chacales y coyotes, osos blancos, osos pardos y osos de las cavernas, linces ibéricos y linces boreales, chimpancés y bonobos.

Un planteamiento así cambia por completo la pregunta que debemos plantearnos. Cuando descubrieron que las diferentes especies de osos han intercambiado genes, los autores del trabajo (Kumar *et al.* 2017) hicieron la siguiente reflexión: «*la evidencia del flujo de genes entre especies, encontrada también en otras especies animales, exige cambiar el foco de atención desde los procesos de especiación de escala genómica que producen aislamiento reproductivo, a los procesos de selección que mantienen la divergencia entre especies a pesar del flujo de genes*».

Ya no tiene sentido preguntarse si neandertales y humanos modernos podían intercambiar genes. Sabemos que lo hicieron. Lo que procede ahora preguntarse es por qué pudiendo reproducirse entre ellos no lo hicieron a gran escala, hasta el punto de fusionarse en una misma población. Lo mismo que se preguntaban los que estudiaban la genética de las especies vivientes de osos.

Hay dos posibles explicaciones para el aislamiento genético *casi* completo de neandertales y humanos modernos (más los denisovanos). Una es que los neandertales se extinguieron solos a causa de los cambios ecológicos de la última glaciación que deterioraron su hábitat irreversiblemente. Cuando llegaron los humanos modernos a Europa ya no quedaba ningún neandertal. O quedaban tan pocos que fueron absorbidos por una población mucho mayor de humanos modernos, en la que se diluyeron.

La otra posibilidad es que las reglas de juego habían cambiado. Ya no éramos, ni neandertales, ni humanos modernos, unos animales más. Ahora las diferencias mentales y culturales entre las poblaciones eran las principales barreras. No era cuestión de genes, sino de memes.

REFERENCIAS

ARSUAGA, J. L. (2020): «Una línea clara. ¿Eran los neandertales una especie diferente de la nuestra?», en *Actualidad de la investigación arqueológica en España* I: 541-549. Madrid, Museo Arqueológico Nacional.

ARSUAGA, J. L & MARTÍN-LOECHES, M. (2013): *El sello indeleble. Pasado, presente y futuro del ser humano*. Debate.

BARLOW, A.; CAHILL, J. A.; HARTMANN, S.; THEUNERT, C.; XENIKPOUDAKIS, G.; FORTES, G. G.; PAIJMANS, J. L. A.; RABEDER, G.; FRISCHAUF, C.; GRANDAL-D'ANGLADE, A.; GARCÍA-VÁZQUEZ, A.; MURTSKHVALADZEM, M.; SAARMA, U.; ANIJALG, P.; SKRBINŠEK, T.; BERTORELLE, G.; BAR-OZ, G.; PINHASI, R.; SLATKIN, M.; DALÉN, L.; SHAPIRO, B. & HOFREITER, M. (2018): «Partial genomic survival of cave bears in living brown bears», *Nature Ecology & Evolution* 2: 1563-1570.

KUMAR, V.; LAMMERS, F.; BIDON, T.; PFENNINGER, M.; KOLTER, M.; NILSSON, M. A. & JANKE, A. (2017): «The evolutionary history of bears is characterized by gene flow across species», *Scientific Reports* 7, 46487. https: //doi.org/10.1038/srep46487.

LUCENA-PÉREZ, M.; PAIJMANS, J. L. A.; NOCETE, F.; NADAL, J.; DETRY, C.; DALÉN, A.; HOFREITER, M.; BARLOW, A. & GODOY, J. A. (2024): «Recent increase in species-wide diversity after interspecies introgression in the highly endangered Iberian lynx», *Nature Ecology & Evolution*. DOI: 10.1038/s41559-023-02267-7.

MAYR, E. (1942): *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press.

MAYR, E. (1996): «What is a species and what is not?», *Philosophy of Science* 63: 262-277.

MEYER, M.; ARSUAGA, J. L.; FILIPPO, C. DE; NAGEL, S.; AXIMU-PETRI, A.; NÍQUEL, B.; MARTÍNEZ, I.; GRACIA, A.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; CARBONELL, E.; VIOLA, B.; KELSO, J.; PRÜFER, K. & PÄÄBO, S. (2016): «Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins», *Nature* 531: 504-507. https://doi.org/10.1038/ nature17405.

RODRÍGUEZ-VARELA, R.; GARCÍA, N.; NORES, C.; ÁLVAREZ-LAÓ, D.; BARNETT, R.; ARSUAGA, J. L. & VALDIOSERA, C. (2016): «Ancient DNA reveals past existence of Eurasian lynx in Spain», *Journal of Zoology* 298, 2: 94-102. https://doi.org/10.1111/jzo.12289.

Vertebrate Ichnology from the «Matalascañas Trampled Surface» (Middle Pleistocene, SW Spain): an Update

Fernando Muñiz Guinea
Carlos Miguel Neto de Carvalho
Zain Belaústegui Barahona
José María Galán
Antonio Toscano Grande
Paula Gómez
João Belo
Francisco Giles Guzmán
Jose María García Rincón,
Francisco Ruiz Muñoz
Geraldine Finlayson
Stewart Finlayson
Clive Finlayson
Joaquín Rodríguez-Vidal
Luis M. Cáceres Puro

1. INTRODUCTION

The Matalascañas Trampled Surface (MTS) is an exceptional Pleistocene tracksite described by Neto de Carvalho *et al.* (2020a) in the coast of Huelva (SW Spain) with abundant tracks and trackways of mammals and birds, invertebrate trace fossils and rhizoliths (Neto de Carvalho *et al.* 2020b, 2021, 2022, 2023a-b). MTS is located at the base of the El Asperillo cliff, specifically, in the intertidal zone of Matalascañas beach, an area affected by intense tidal gradients and storms. In fact, MTS has been exposed a few occasions since its first time and most extensive in June 2020, mainly due to winter storms, and can be subjected to intensive studies (Neto de Carvalho *et al.* 2020a).

Since de discovery of the MTS, regular studies have been detailing the paleoecology of this coastal interdune, seasonal lacustrine system, as a congregation site where different mammals, including hominins, and birds converged presumably for water and food resources, and possibly also for reproduction. Particularly, the MTS is interpreted as a hydromorphic paleosol developed during the last interglacial period (MIS6, 151 ± 11 ka, Neto de Carvalho *et al.* 2023a) in a temporarily exposed interdunal area. Various tracks and trackways have been described corresponding to different types of large mammals (straight-tusked elephant *Palaeoloxodon antiquus*, wild boar *Sus scrofa*, red deer *Cervus elaphus*, aurochs *Bos primigenius*, wolf *Canis lupus*) and birds (Anseriformes and Charadriiformes: geese, ducks and shorebirds) (Neto de Carvalho *et al.* 2020a, b, 2021, 2022, 2023a-b). In this same trampled surface, it was possible to document hominin (*Homo neanderthalensis*) isolated footprints (Mayoral *et al.* 2021; Neto de Carvalho *et al.* 2021, 2023a) and short footprint trackways (Neto de Carvalho *et al.* 2021). Likewise, rhizoliths and burrows of annelids and insects have been cited (Neto *et al.* 2023b). The objective of this work is to unify and update

the vertebrate ichnology, palaeoecology and paleoenvironment information of MTS.

2. GEOGRAPHICAL, GEOLOGICAL SETTING AND CHRONOLOGICAL CONTEXT OF THE MTS

The El Asperillo cliff (section 37°01'07" N–6°35'17" W to 37°00'36" N–6°34'23" W) is 20-22 m high and 35 km in length and it is located along the SW Spanish coast near Torre de la Higuera at the municipality of Almonte, urban area of Matalascañas, in the vicinities of Doñana National Park (Matalascañas, Huelva, SW Spain, fig. 1A). A significant part of the MTS situated in the mesotidal range was uncovered in a wide continuous extension as a result of the 2020 spring storm surges (fig. 1C). However, the exposure was ephemeral since most of the time the coastal area is mantled by >1.5 m beach sand.

In the Asperillo Cliff seven lithostratigraphic units (AU1 to AU7 in fig. 1B) were distinguished in the Late Pleistocene-to-Holocene succession (Zazo *et al.* 1999) of aeolian sandy deposits separated by reddish weathering surfaces (paleosols).

Along the cliff, Zazo *et al.* (2005) and Rodríguez-Vidal *et al.* (2014) distinguished in ascending stratigraphic order (fig. 1B), paleosols (Ps1 of pre-MIS 5 age and Ps2 attributed to this period), fluvial deposits (coastal swampy flood plain), beach deposits (shoreface to foreshore facies dated from MIS 5), and aeolian deposits (seven wind units from AU1 to AU7), ranging from late MIS 5 to early MIS 4 (AU1), MIS 4-2 (AU2), late Pleistocene-early Holocene (AU3) and the last 5000 years (AU4 to AU7). An important gravitational fault (Torre del Loro Fault) has been identified, dividing the cliff into two different sectors: the upthrown fault block, located to the NNW, with outcrops of fluvial and marine depositional facies at the base; and the downthrown fault block, located to the SSE and of which the Matalascañas sector would form part, with a predominance of aeolian facies (see fig. 1B in Neto de Carvalho *et al.* 2023a).

MTS corresponds to a paleosol below AU1 which crops out at the base of the succession in the eastern sector of the El Asperillo Cliff (fig. 1B-D). Here, a vegetated weathering profile, composed of argillic horizons at least 1.5 m thick interstratified with 2-3 cm thick iron-oxide crusts, was developed under humid conditions that allowed hydromorphic processes and favored iron remobilization (Roquero *et al.* 2013). The geochronological framing of MTS is based on a number of dates obtained. These dates have been obtained via radiocarbon (e.g., Zazo *et al.* 1981, 2008) and archaeological approaches (i.e., lithic industries, Borja & Díaz del Olmo 1992; Borja *et al.* 1999). In this sense, García Rincón *et al.* (2022) and Neto *et al.* (2023a) describe lithics at the same stratigraphic level and in close spatial relationship with MTS tracks (especially with those of hominins) (fig. 2). Neto *et al.* (2023a) have identified 126 lithics that show the carving strategies and operational chains, and that were divided into four typological groups (fig. 2C): (a) flakes no retouching; (b) nuclei; c) tools; and (d) splinters. Finally, and in relation to the retouched tools, the presence of these is very scarce, two quartzite sidescrapers with simple retouching, one of them of the thorn type, one sidescraper on flint, and one flake with the presence of a notch on quartzite. It is worth to mention the presence of six tools, as well as a single Levallois-type core and four Levallois splinters (fig. 2C). The typometric study of both, the flakes and the negative flake scars, point to a production mainly of small and medium-sized flakes, ranging between 2 and 3 cm. Therefore, the MTS lithic industry shows characteristics, although scarcely documented in earlier stages (Fernández-Peris *et al.* 2020; Santonja *et al.* 2005), that fit within the Mousterian technological variabilities widespread in the Iberian Peninsula during the MIS 6/5 until MIS 3.

On the other hand, optically stimulated luminescence (OSL) dating has been carried out (Neto *et al.* 2023a). Initially, the MTS was attributed to an early Late Pleistocene age (MIS 5, Neto *et al.* 2020a, b, 2021, 2022; Mayoral *et al.* 2021), i.e., >106 ± 19 ka based on the previous OSL age obtained for the unit AU1 above the MTS (Zazo *et al.* 2005). Subsequently, Mayoral *et al.* (2022) dated the MTS to ~296 ka. Recently, Neto *et al.* (2023a) definitively present an OSL age of 151 ± 11 ka assured for the MTS allowing its attribution to the late penultimate Glacial (MIS6).

3.1. Mammals

3.1.1. *Hominipes* isp.

Diagnosis of the ichnogenus (fig. 3): Pentadactyl, entaxonic, elongate footprints of a biped. From anterior to posterior, prominent features include large, elongately-oval digit I impression, transverse ball, and subrounded heel. Toes short and not divergent. Trackway narrow, with short walking step 2-3 times footprint length. Footprint axis parallel to trackway axis or slightly rotated outward (Kim *et al.* 2008).

Description: Hominin footprints with relatively clear anatomical definition can be found on the MTS. These show a rounded heel impression, a longitudinal

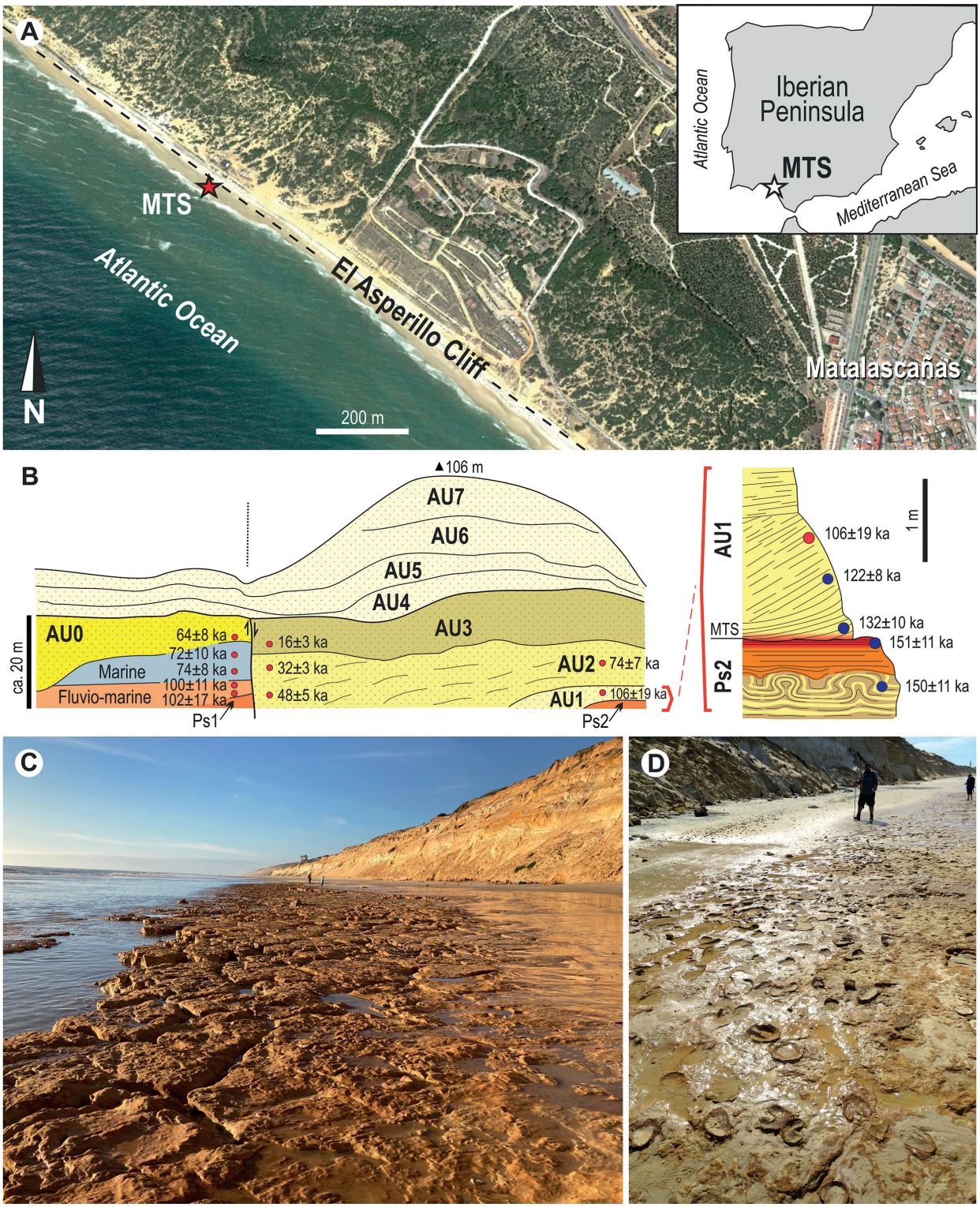

Figure 1. A) Geographic environment of the study area (Google Earth image) and location of the «Matalascañas Trampled Surface» (MTS) in the Iberian Peninsula. B) Schematic cross section along the El Asperillo Cliff, showing the distribution of sedimentary units, paleosols and chronology (nomenclature follows Zazo *et al.* 2005), MTS corresponding to the top of Ps2; on the right the stratigraphic column for the Ps2 units to the AU1 and OSL dating (taken from Neto *et al.* 2023). C) General view of the MTS. D) View of the MTS with detail of footprints

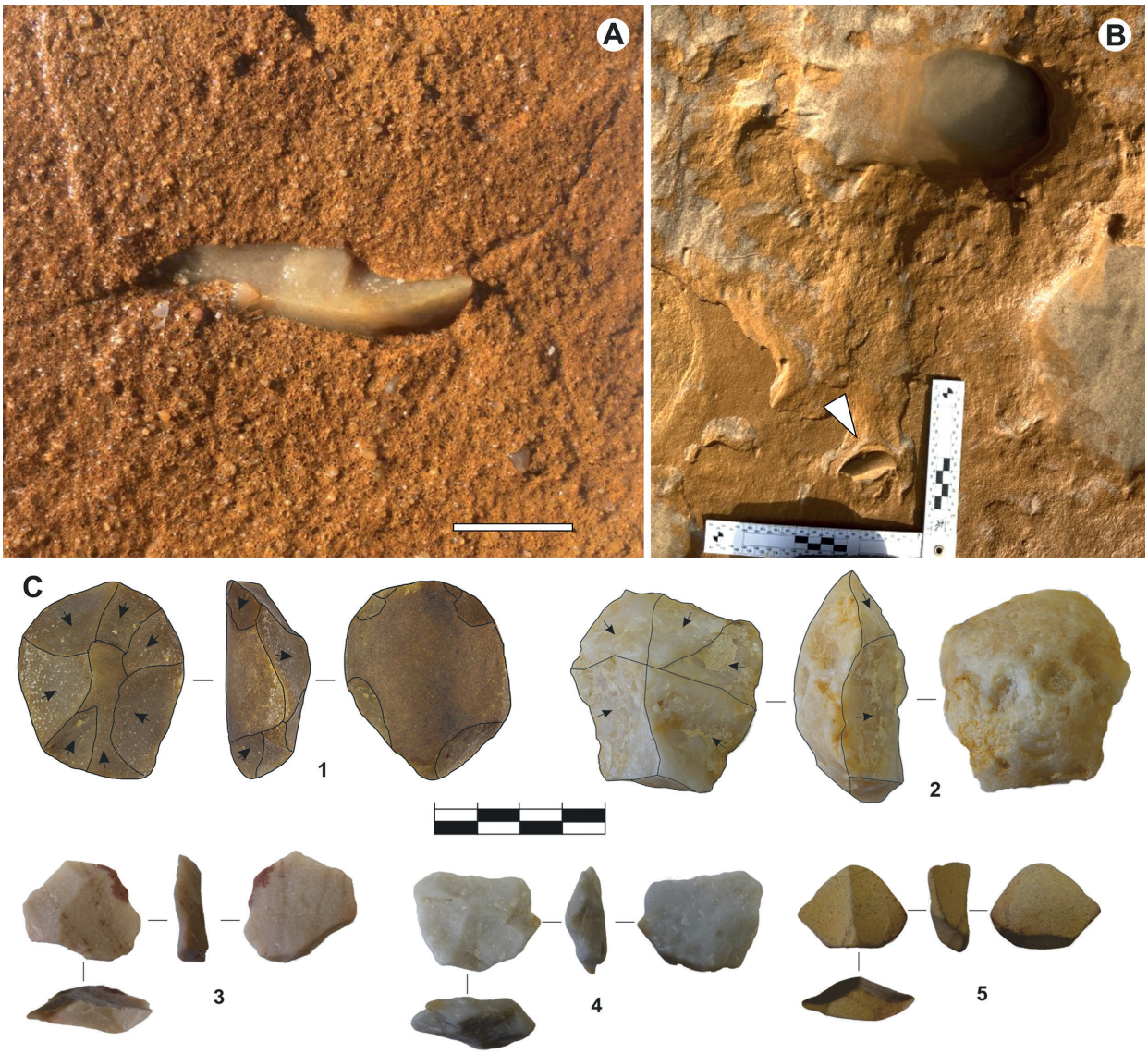

Figure 2. A) Quartzite artifact embedded in MTS (scale bar 1 cm). B) Bovid footprints in association with quartzite artifact (white triangle). C) Part of the Mousterian lithic recovered in the MTS: 1 Discoid core in quartzite, 2 Discoid core in quartz, 3-4 Levallois flakes in quartzite, 5 Internal flakes in quartzite (taken from Neto *et al.* 2023)

arch developed between the heel and ball impressions, and sometimes with toe prints. In this sense, two short trackways (3 and 2 footprints, fig. 3A-C) and isolated footprints (fig. 3D-F) have been described (Neto de Carvalho *et al.* 2021, 2023a-b).

Tracemaker: These footprints and trails are unequivocally attributed to *Homo neanderthalensis*.

3.1.2. Human footprints vs pseudofootprints

MTS appears as a thin and delicate ferruginous coated bed responsible for the long-term preservation of tracks and trackways (fig. 4). When this is exposed, it occurs in a current beach area (figs. 1C, D, 4E), where there is intense coastal abrasion and intertidal erosion (and anthropic processes) that clearly affects the conservation of the footprints and tracks as soon as they are exposed. These alterations modify and erase the morphological characteristics after few tides and deepen the mammal tracks and human footprints (fig. 4A-D).

Due to their importance, the *H. neanderthalensis* footprints found are also affected, so it was important to make photogrammetric 3D images while they were still freshly exposed to reduce error in measurements and morphological description. The abrasion happening during subsequent tides modifies and erases them, and even generates erosional

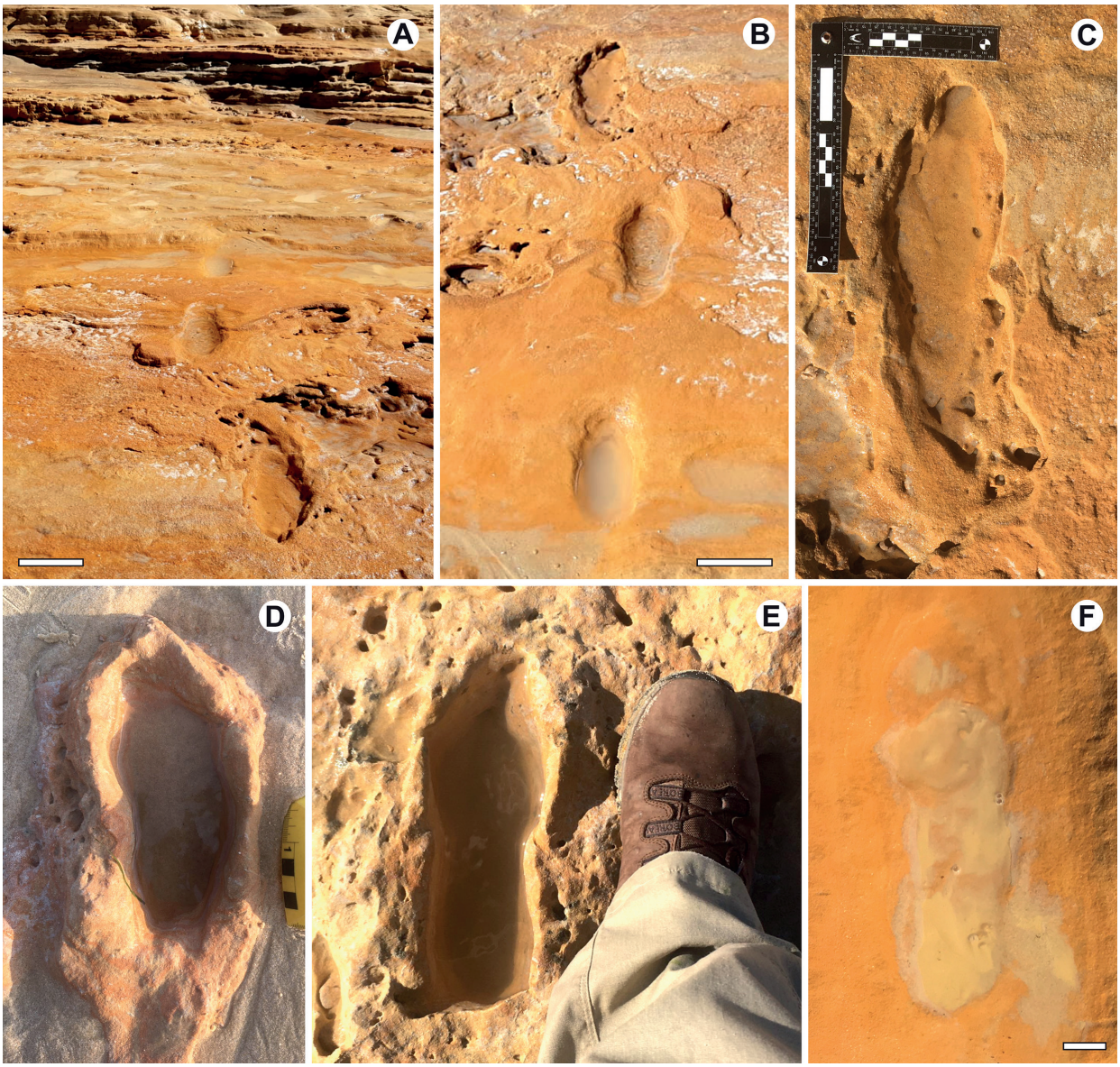

Figure 3. A) Hominin trackway attributed to a neanderthal adult found in an exposed area of the MTS., with the first record of eolianites in the bottom (scale bar 10 cm). B) View of the same trackway (scale bar 10 cm). C) Detail of the right footprint of the trackway. D, E) Isolate footprints with the marginal rims well preserved. F) Right footprint where the halux, the impression of the rounded heel and the developed longitudinal arch are recognizable (scale bar 4 cm)

structures such as potholes that resemble «human footprints» (pseudofootprints, fig. 4F-J). Discriminating between hominin «pseudofootprints» and real footprints is vital, as it leads to erroneous quantification of the number of footprints present with evident bias on ethological and paleoanthropological interpretations. In this sense, Mayoral *et al.* (2021) describe 87 hominid tracks in MTS and suggesting a multi-age social group dominated by non-adult exploiters. But these authors do not discriminate true footprints from modified footprints or abrasion and erosion structures as reflected in figure 4a-d; leading to an interpretive error.

3.1.2. Proboscipeda panfamilia

Diagnosis of the ichnospecies, McNeil *et al.* 2007 (fig. 5A-E): Large-sized impressions of the *Proboscipeda* type. Only press prints typically visible, as the manus impressions are overprinted by the pes in typical locomotion. Impressions are circular to suboval in outline, with the width being the greatest dimension. Three to five short wide toe impressions visible on the anterior portion of the impression. In cross section the mechanics of the footstep cycle can be seen with indications of the deep initial heel strike a central raised rollover section, and

Figure 4. A) The hominid trackway before being affected by the tides (photograph taken on Saturday, October 3, 2020 at 19:10:43). B) The hominid trackway after being affected by tidal cycle and half (photograph taken on Sunday, October 4, 2020 at 12:12:56). C-D) Detail of the footprint was progressively eroded by the tides (C before and D after) and lost their morphological features, including the shallower parts of the tracks, becoming unrecognizable. E) General view of MTS being affected by the erosive and abrasive action of waves and tides. F-J) Examples of pseudofootprints (i.e., potholes) produced by abrasion in the friable MTS

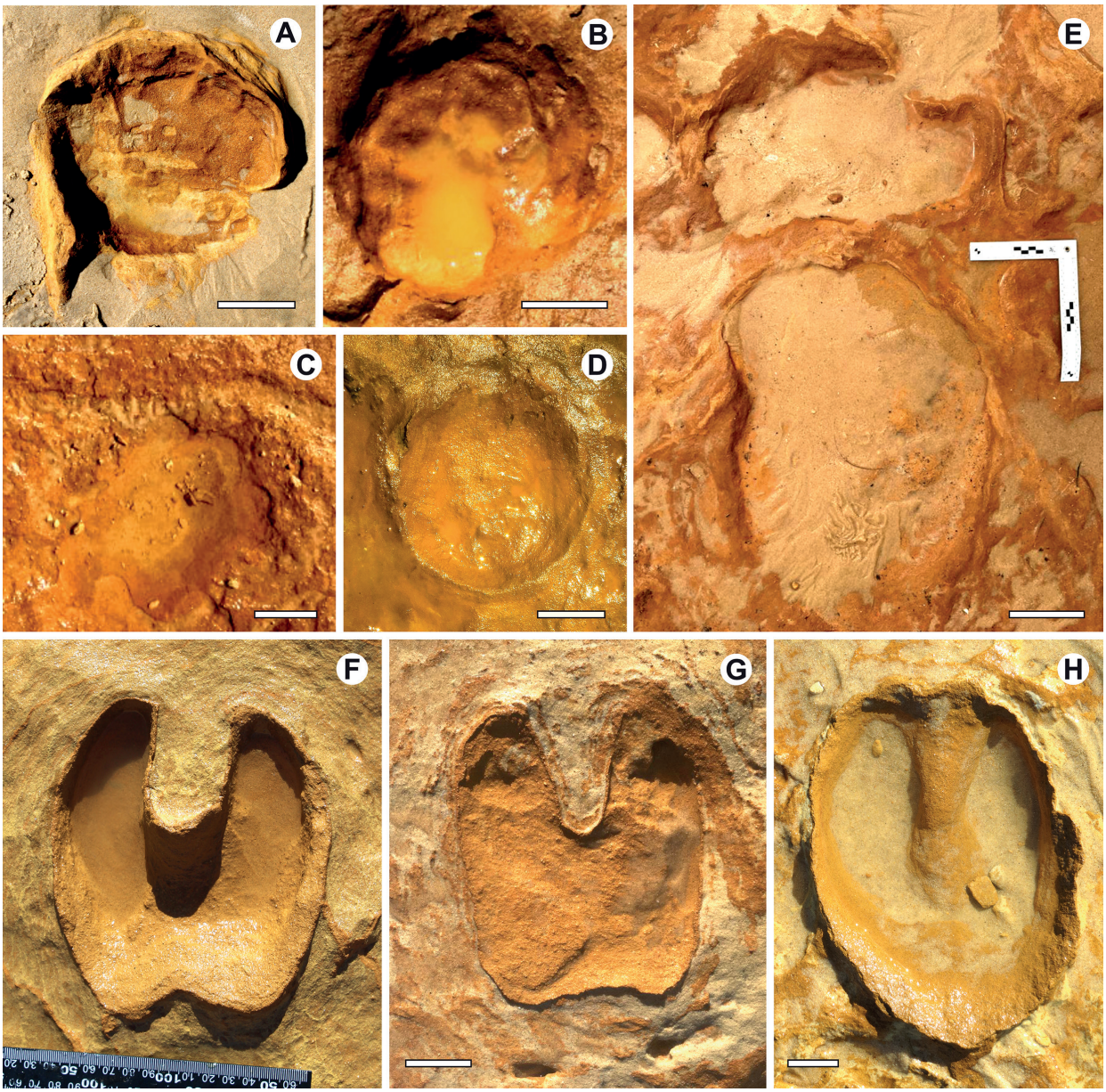

Figure 5. Straight-tusked elephant (*Palaeoloxodon antiquus*) tracks (Proboscipeda panfamilia) in the MTS. A) Right manus of adult showing 5 toe impressions (scale bar 10 cm). B) Deeper manus of adult with pockmarks or toe pad impressions (scale bar 10 cm). C) Examples of manus of calf elephant (scale bar 5 cm). D) Calf-sized pes with three toe impressions (scale bar 5 cm). E) Large manus-pes couple of adult where the hind foot deformed the fore foot during overstepping, and revealing a typical elephantine gait (scale bar 10 cm). F-H) Large artiodactyl (*Bos primigenius*) tracks (*Bovinichnus uripeda*) from the MTS (scale bar 3 cm) based on the large size of the squared tracks and the preservation of the dewclaws (G) as rectangular imprints

a final deep toe pushoff at the anterior (McNeil *et al.* 2007).

Description (Neto de Carvalho *et al.* 2021): these authors described rounded-to-elliptical tracks, with an axial length range from 9.6 to 54.5 cm (*pes*), that were found mostly isolated and as *manus-pes* couples (fig. 5A-E) or associated forming at least eight short trackways. They reveal good preservation in one 6 footprint trackway (see below), two converging trackways and some couples, showing anteriorly directed, wide, short and blunt toe impressions. Toe impressions (fig. 4A, C, D) and pockmarks (fig. 4B) are not commonly visible in elephant tracks, which attests to cases of exceptional preservation in Matalascañas tracks. Preservation as true tracks is identified through expulsion marginal rims (fig. 4A) and possible ejecta. When organized on the trackways, the manus-pes pairs (fig. 4E) show the typical elephantine gait, with a short step resulting from the advance and the hind legs on the same side swing

forward simultaneously under the body, as is known in modern march of the elephant gait.

In some cases, the partial impression of a pes overstepping the proximal part of a manus can be seen. Based on similar preservational style and opposing directions of movement without overlapping at the meeting point, a converging pair of trackways was apparently produced contemporaneously by an adult and a rather small juvenile. Sharp edges of the toe impressions indicate the presence of nails. These are found mostly in well preserved, smaller-sized tracks (fig. 5C-D) because nails are commonly worn down in adult elephants and not always shown in their tracks. The smallest tracks usually do not show overstepping possibly because of the greater activity, with longer pace and stride lengths, demonstrated by calves and juveniles when compared to adults. Manus or pes showing a large width-length ratio (below 0.80-0.96) were not considered for the estimates since they represent slippage.

Tracemaker: Neto de Carvalho *et al.* (2020a, 2021) attribute these morphological characteristics to the ichnospecies *Proboscipeda panfamilia* that is related to the straight-tusked elephant *Palaeoloxodon antiquus* (adults, newborns, calves and juveniles) and in the paleogeographic context of southern Europe during the obtained period of time.

3.1.3. *Bovinichnus uripeda*

Diagnosis of the ichnogenus and type-ichnospecies, Neto de Carvalho *et al.* 2022 (fig. 5F-H): Tetradactyl, paraxonic and subsymmetrical tracks that are as wide as long; central (III-IV) digit impressions are subparallel, with broad distal end pointing forward, and a narrow, linear interdigital space; internal surfaces of hoofprints flat to slightly concave, external surfaces slightly to markedly convex; hoofprints widest near the heel, but tapering only to minor degree between the heel and the apex; rounded-to-rectangular posterior dewclaw (digits II and V) prints that are much smaller than central digits, printed next to or close to the heel; *manus* and *pes* of closely similar form and size (Neto de Carvalho *et al.* 2022).

Description (Neto de Carvalho *et al.* 2022): Large and medium-size tracks, which measure between 12 and 13.5 cm long and 7.5 cm wide and some tracks have stride lengths between 100 and 132 cm. However, some tracks are up to 17.8 cm long and show pace lengths of 100 cm. The tracks can be rectangular or square to oval in outline (fig. 5F-H) The impressions of the third and fourth toes are central, well-developed mirror images with surfaces sometimes in medial or posterior contact, narrow or concave in front. In some examples, they are separated by a continuous web space, usually wider in front. They may be widest near the heel or in the middle, tapering to an angular or markedly parabolic apex, directed forward, or turned inward or outward toward the center line of the court. It is possible to recognize the impressions of the second and fifth toes (fig. 5G) (spur impressions), they are smaller and subtriangular or rectangular, located immediately behind the hoof prints; or separated from them, extending the prints an additional 30 mm. The tracks do not show significant size differences between the front and hind prints. The pressure pads surrounding the track indicate that they were printed directly onto the surface.

Tracemaker: Large artiodactyl tracks in the MTS show morphological features comparable to those of aurochs (*Bos primigenius*) although smaller than expected in most cases which shall be related to female herds and represent the oldest aurochs track record known.

3.1.4. *Suidichnus galani*

Diagnosis of the ichnospecies, Neto de Carvalho *et al.* 2020b (fig. 6B-C): Tetradactyl, paraxonic, and sub-symmetrical tracks that are longer than wide, with a general trapezoidal shape; digits III and IV symmetric, with rounded-to-squarish outline and sharp or blunt toe tip traces, wider in the back of the hoofprint, with narrow interdigital ridge but splayed in the anterior part of the fore print; lateral (dewclaws II and V impressions conical to comma-shaped, smaller than the main toes III and IV, longer than wide, and projected laterally from behind the main toes, with a wider angle in the fore print than in the hind print (Neto de Carvalho *et al.* 2020b).

Description (Neto de Carvalho *et al.* 2020a, b): These are tetradactyl tracks of trapezoidal shape (fig. 6B-C), with the long comma-shaped imprints of the dewclaws (toes II and V) out to the sides (fig. 6b). The tracks are up to 125 mm long including dewclaws (toes III and IV average length is 50 mm but can reach up to 97 mm), and 35-75 mm broad at the hooves, but reaching 117 mm at the dewclaws. Toes III and IV are sub-symmetrical, with III longer than IV but this is not easy to discern in all the tracks. The lateral impressions of toes II and V measure between 10-43 mm in length and about 10-15 mm in width, showing angles varying within 60–80º. In the holotype there is an almost perfect printing of pes over

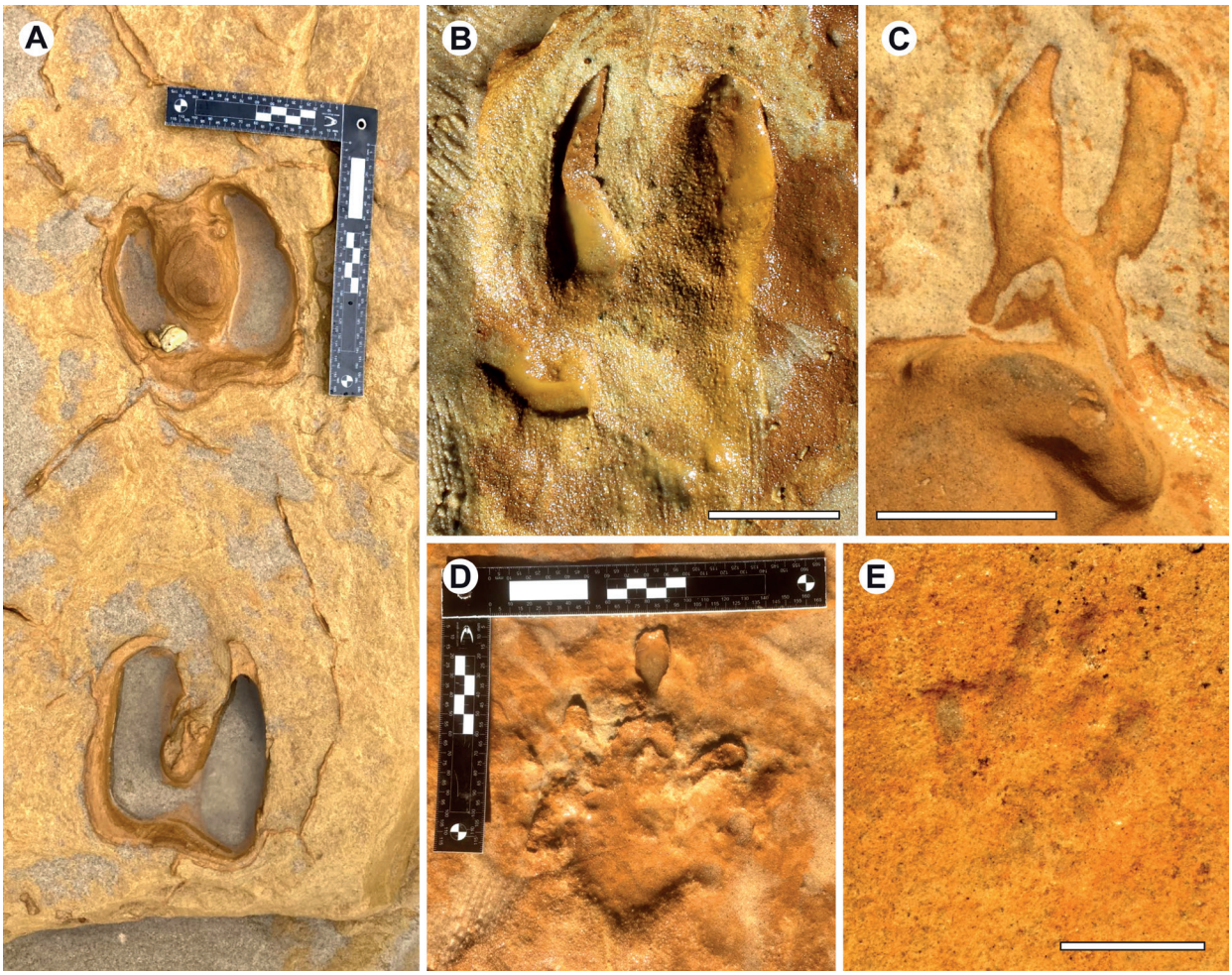

Figure 6. A) Large cervid (*Cervus elaphus*) tracks (*Bifidipes* isp.) found in the MTS, with slender toes with sharp tips, well splayed, with almost linear outlines. B-C) Large wild boar (*Sus scrofa*) tracks (*Suidichnus galani*) showing right dewclaw impression (scale bar 5 cm). D-E) Large Carnivora Canidae (*Canis lupus*) tracks (*Canipeda* isp.) (scale bar 5 cm)

manus. Manus is slightly wider and show wider angle between toes III and IV, revealing splay at the anterior part, than pes.

Tracemaker: *Suidichnus galani* clearly corresponds in all the anatomical and size details (although much larger than the average in the area nowadays) with the wild boar *Sus scrofa scrofa* and corresponds to the earliest evidence known to this subspecies in Iberia.

3.1.5. *Bifidipes* isp.

Diagnosis of the ichnogenus (fig. 6A): Didactylous traces resembling the imprint of two conjoined French clogs. The individual hoofprints, generally pointed, have distinctly separated and divergent margins. At the rear, the separation of a slight depression is not always distinct. Complete prints are longer than wide (emended by Fornós *et al.* 2002).

Description (Neto de Carvalho *et al.* 2020a): Didactyl tracks organized in homopod trackways with cleaves with sharp tips diverging and clearly separated, although not so much closer, and wider, to the heel. Length of tracks varies from 7,5-10 cm and the width vary from 13.5-15 cm; stride length may reach 135-145 cm.

Tracemaker: These tracks and trackways are attributed to the red deer *Cervus elaphus.*

3.1.6. *Canipeda* isp.

Diagnosis of the ichnogenus fig. 6D, E): Digitigrade to semidigitigrade, tetradactyl, paraxonic, longer than wide footprints; arranged in quadrupedal and homopodial trackways. Elliptic, similar-sized and clawed digital pads form an arc in front of, and are well-separated from, a large metapodial pad. Metapodial pad rounded to triangular or trapezoidal.

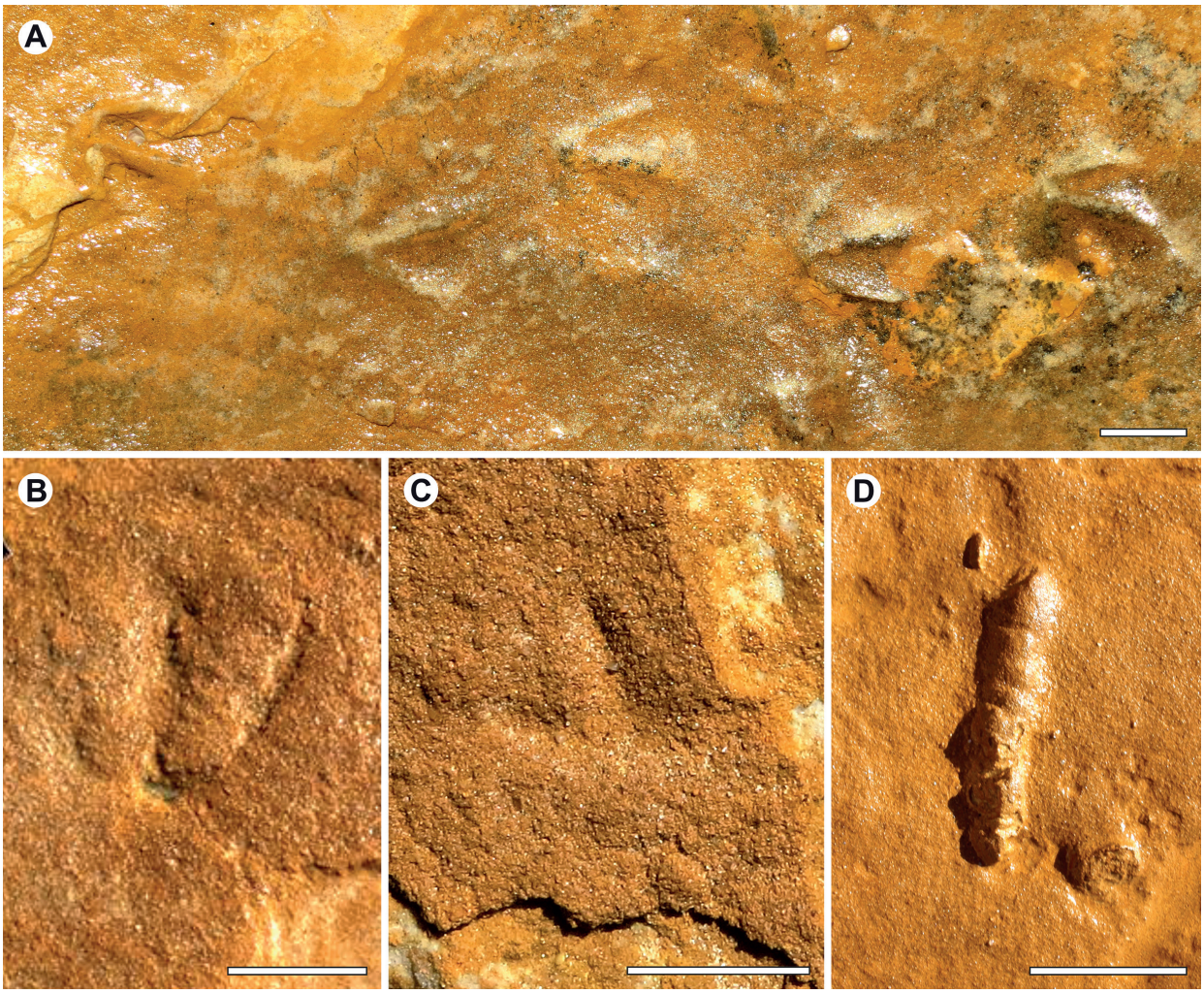

Figure 7. A-B) Trackway and isolate track (*Presbyorniformipes* isp.) of large-size web-footed waterbird (ducks, geese, swans) (scale bar A:5 cm, B: 4 cm). C) Single small asymmetric track (Morphotype B3) of shorebird (Charadriidae) (scale bar 2 cm)

Felipeda is distinguished by having footprints wider than long, lacking claw marks and with digital pad impressions that tend to be subcircular (emended in Melchor *et al.* 2019).

Description (Neto de Carvalho *et al.* 2020a): Rare isolated and faint canid tracks can be found in the MTS. In accordance with the diagnosis of *Canipeda* they are semidigitigrade, tetradactyl, paraxonic, and longer (9 cm) than wide (6,5 cm) (fig. 6D-E). Each track is composed by an anterior arc of similar sized and elliptical digital pad impressions, separated from a rounded, triangular metapodial pad impression. Clear triangular claw impressions occur separated from the digital pads, indicating canid-like track morphology.

Tracemaker: The morphology and especially the size of the tracks have good correspondence with wolf (*Canis lupus*).

3.2. Avians

3.2.1. *Presbyorniformipes* isp.

Diagnosis of the ichnogenus (fig. 7A-B, D): tetradactyl tracks of a single bird displaying palmate webbing between digits II-IV, curved slightly inward, with prominent but postero-laterally directed hallux impressions, separated from the other digit impressions and showing no indication of webbing. Faint claw impressions on all digits (Yang *et al.* 1995).

Description of the morphotype B1 (Neto de Carvalho *et al.* 2020a): trackways (fig. 7A) and tracks (fig. 7B) of a moderate to relatively large-size web-footed waterbird. Besides isolated tracks there are three trackways well preserved with 21, 7 and 5 tracks. The tracks are longer than wide, with two dimensional classes, of 5 cm and 8,5 cm long and 4,4 cm

Figure 8. Palaeoenviromental reconstruction of «Matalascañas Trampled Surface»

and 7,5 cm wide, respectively, and asymmetrical outer digit prints of different size curving inwards. Toes are 1 cm wide and all show clearly nodes at phalangeal joints, terminating in short claws. Angles of divergence of the lateral digits (II and IV) exhibit spans of 62º-74º. Posterior digit I or hallux is usually preserved as a short point depression 1 cm in diameter, and rarely, with a comma or spur-like shape turned in, reaching 1,5 cm in the smaller form, and connected to the other toes. Interdigital web impression is rarely identified. The larger tracks show a slightly variable pace length of 13,5-17,5 cm along the seven tracks and stride lengths of 25-29 cm, the smaller tracks have a variable pace length up to 15,4 cm and a stride length of 25 cm. Both show a typical in-turned gait, with an angle of 130º-120º, respectively.

Description of the morphotype B2 (Neto de Carvalho *et al.* 2020a, b): it occurs as a set of three asymmetrical tracks showing wide phalangeal pads (1,7 cm for the digit III) with clearly-defined sharp claws and interdigital membrane. The tracks are as long as they are wide (6 cm) with a short divarication angle of 72º between digits II and IV.

Tracemaker: By their morphology and size, the morphotypes B1 and B2 can be compared with those tracks made by modern anseriform birds (e.g. ducks, geese, swans), which vary according to size, but otherwise appear to be very similar.

Extraordinarily, an anisopolar coprolite (fig. 7D) (*sensu* Hunt & Lucas 2012) has been preserved and is preliminarily compared to those of geese.

3.2.2. Avian morphotype B3

Description (Neto de Carvalho *et al.* 2020a) (fig. 7C): is a single small asymmetric track with similar sized toes (~2 cm) and a wide divarication angle between toes II and IV (fig. 7C); it could correspond to wader tracks.

Tracemaker: their morphology is compatible with shorebirds of the Order Charadriiformes and Family Cradriidae (e.g. *plovers).*

3. PALAEOECOLOGY AND PALAEOENVIRONMENT

The MTS shows a notable abundance of *Palaeoloxodon antiquus*, *Bos primigenius*, *Cervus elaphus* (deer) and anseriforms birds tracks and trackways and to a lesser extent, some of wild boar (*Sus scrofa scrofa*), *Canis lupus* and *Homo neanderthalensis*, which allow us to infer for the MIS6-5 transition a dominant forest environment rich in clearings that bordered the Doñana coastal dune system with lakes or phreatic pools (Neto de Carvalho *et al.* 2020a). This faunal association is indicative

of a temperate climate (Delpech 1983, Álvarez-Lao *et al.* 2013, Neto de Carvalho *et al.* 2020a). The ichnoassociation described for the MTS is characteristic of the shorebird ichnofacies as described by Doyle *et al.* (2000). It includes waterbird/shorebird tracks, trackways and feeding traces associated with artiodactyls, elephants and carnivores.

The MTS is located in the limits of the Doñana National Park and appears to reflect environmental conditions similar to those of today, that is, wetlands, dozens of kilometers of sand-beaches, coastal dunes, lagoons, stone pine (*Pinus pinea*) forests and scrublands (Neto de Carvalho 2020a). In this sense, Doñana habitats include exceptional lagoon meadows and the lower grassland of the ecotone zone between the scrubland and the marshland, which are most used by the active habitat selection of the feral cow-herds. Land sand dunes found in large areas in the coast of Doñana (primary or covered by a xerophytic community of shrubs) are considered a low-quality habitat where the availability of the forage is low and therefore avoided by the cattle (Neto de Carvalho *et al.* 2022).

The paleoenvironmental interpretation of the other upper aeolian sets (Units 1 to 7, after Zazo *et al.* 1999, 2005), the vertical relationship of this transgressive dune of Unit 1 with the reddish and bioturbated basal level of the MTS, in addition to the type of tracks and activity of the deduced fauna, suggests a coastal dune environment, similar to the current one of Doñana. Neto de Carvalho *et al.* (2020a, 2021) indicate that the tracks produced by heavy animals are usually deep and show deformational structures (pressure pads, escape structures, lack of radial cracking) indicative of having been produced in a soft and moist substrate. However, the wide mudcracks seen in some parts of the MTS did not affect the tracks, revealing that they were produced when the lagoon, likely ephemeral, was already dry. The genesis of this reddish, intensely bioturbated sand bed, would be related to puddled areas of shallow waters in an interdune position, where the nearby water-table would create these wetlands, as it does today, with abundant vegetation and associated fauna (fig. 8). We interpret this deposit as a vegetated weathering profile under humid conditions that allowed hydromorphism processes and favored an iron mobilization and the formation of discolored vertical zones around plant roots.

The interdune phreatic lake habitat appeared to have been an important water and food resource for herds of straight-tusked elephants, bulls and deers, and probably functioned as a reproductive habitat. The preservation of this history across a paleosol surface, although heavily trampled by different animals, including Neanderthals, in a short period of time, allowed an exceptional view into short-term intraspecific trophic interactions occurring in the temperate coastal habitat during the late glacial of MIS6.

Finally, the MTS represents an extraordinary case where Neanderthal footprints are temporal (no more than hours or a day) and spatially close associated to other tracks and trackways of large herbivores and water-shorebirds (Neto de Carvalho *et al.* 2020a, b, 2021, 2022). These were certainly food resources available and procured by Neanderthals, likely during the birth period of the straight-tusked elephants. Active procurement of game/foraging of large herbivores was interpreted from the trackways, tracks interactions and the lithic artifacts found together with them (Neto de Carvalho *et al.* 2023a).

4. CONCLUSIONS

The dated Middle-to-Late Pleistocene (MIS 6-5) coastal deposits from SW Iberia show the presence of artiodactyl and proboscidean tracksites The MTS recently found in the Huelva Province and geochronologically attributed to the MIS6 (151 ± 11 ka) is considered the most important ichnosite in the Quaternary of Iberia. The good preservation of thousands of tracks and trackways of mammals and birds is only hindered by the temporary exposure and consequent erosion of the trampled horizon. The evidence of: a) straight-tusked elephant matriarchal herds with newborn in a seemly highly favorable reproductive habitat; b) the oldest tracks of aurochs; c) very large tracks of wild boars described ichnotaxonomically for the first time; besides d) the first trackways safely attributed to Neanderthals in direct interaction with fresh made tracks of potential game, are the highlights of the research conducted in the MTS during the past years. Moreover, the presence of Mousterian industry associated to the hominin trackways is unique *in vivo* evidence for active procurement and processing of large herbivores. Despite the social group still needs to be clarified with proper exposure of the tracksite, it is evident from morphologically clear footprints that the presence of both adults and child in this interdune lake was made and justify the high mobility of Neanderthal family groups in the coastal areas of the southernmost latitudes of Europe.

REFERENCES

ÁLVAREZ-LAÓ, D. J.; ARSUAGA, J. L.; BAQUEDANO, E. & PÉREZ-GONZÁLEZ, A. (2013): «Last Interglacial (MIS 5) ungulate assemblage from the Central Iberian Peninsula: The Camino Cave (Pinilla del Valle, Madrid, Spain)», *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 374: 327-337. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.01.025

BORJA, F. & DÍAZ DEL OLMO, F. (1992): «Eastern sector of the cliffs at El Asperillo (Huelva coast, SW Spain): Formation and chronology», *MBSS Newsletter* 14: 87-93.

BORJA, F.; ZAZO, C.; DABRIO, C.J.; DÍAZ DEL OLMO, F.; GOY, J.L. & LARIO, J. (1999): «Holocene aeolian phases and human settlements along the Atlantic coast of southern Spain», *Holocene* 9: 333-339. https://doi.org/10.1191/0959683996689244

DELPECH, F. (1983): *Les faunes du Paléolithique Supérieur dans le sud-ouest de la France*. Cahiers du Quaternaire 6. CNRS.

DOYLE, P.; WOOD, J. L. & GEORGE, G. T. (2000): «The shorebird ichnofacies: an example from the Miocene of southern Spain», *Geological Magazine* 137, 5: 517-536.

FERNÁNDEZ-PERIS, J.; CUARTERO, F.; BARCIELA BLASCO, R. & SAÑUDO, P. (2020): «The flake microlithism in the European Pleistocene: The case of Bolomor Cave (MIS 9-5, Valencia, Spain)», *Journal of Archaeological Science: Reports*. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2020.102305.

FORNÓS, J. J.; BROMLEY, R. G.; CLEMMENSEN, L. B. & RODRIGUEZ-PEREA, A. (2002): «Tracks and trackways of *Myotragus balearicus* Bate (Artiodactyla, Caprinae) in Pleistocene aeolianites from Mallorca (Balearic Islands, Western Mediterranean)», *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 180, 4: 277-313. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00431-X

GARCÍA RINCÓN, J.M.; GILES GUZMÁN, F.; NETO DE CARVALHO, C.; MUÑIZ GUINEA, F.; GALÁN MARTÍN, J.M.; TOSCANO GRANDE, A.; GÓMEZ GUTIÉRREZ, P; BELAÚSTEGUI, Z.; RUIZ MUÑOZ, F.; CÁCERES PURO, L.M.; DONAIRE ROMERO, T.; FINLAYSON, S.; FINLAYSON, G.; FINLAYSON, C. & RODRÍGUEZ VIDAL, J. (2022): «Neandertales en el entorno de Doñana: Asociación de industrias líticas y huellas fósiles del Pleistoceno superior en el yacimiento «Superficie Pisoteada de Matalascañas» (Almonte, Huelva)», *Cuaderno de Resúmenes del XII Encuentro de Arqueología del Suroeste Peninsular*: 32-33. Aljaraque, Ayuntamiento de Aljaraque.

GÓMEZ GUTIÉRREZ, P.; MUÑIZ, F.; NETO DE CARVALHO, C.; TOSCANO, A.; CHACÓN, J.A.M.; BELAÚSTEGUI, Z.; GALÁN, J.M.; RODRÍGUEZ-VIDAL, J.; CÁCERES, L.M.; RUIZ, F.; RAMÍREZ-CRUZADO, S.; BELO, J.; CACHÃO, M.; PROENÇA CUNHA, P.; FIGUEIREDO, S.; MOREIRA, N.; BAUCON, A.; FINLAYSON, G.; FINLAYSON, S.; GILES GUZMÁN, F. & FINLAYSON, C. (2023): «Tras el rastro de *Palaeoloxodon antiquus* en el suroeste ibérico: nuevas evidencias icnológicas», en J.P.-R. Fiegl, B. Fernández, M. Onrubia & Y. Díaz-Acha (eds.), *Libro de Resumenes XXV Bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural*: 159-160. Málaga.

HUNT, A. P. & LUCAS, S. G. (2012): «Descriptive terminology of coprolites and recent feces», *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 57: 153-160.

KIM, J.Y.; KYONG, S.K.; LOCKLEY, M.G. & MATHEWS, N. (2008): «Hominid ichnotaxonomy: an exploration of a neglected discipline», *Ichnos* 15: 126-139. https://doi.org/10.1080/10420940802467868

MAYORAL, E.; DÍAZ-MARTÍNEZ, I.; DUVEAU, J.; SANTOS, A.; RÓDRÍGUEZ-RAMÍREZ, A.; MORALES, J.A.; MORALES, L.A. & DÍAZ-DELGADO, R. (2021): «Tracking late Pleistocene Neandertals on the Iberian coast», *Scientific Reports* 11: 4103. https://doi.org/10.1038/s41598-021-83413-8

MAYORAL, E.; DUVEAU, J.; SANTOS, A.; RAMÍREZ, A. R.; MORALES, J. A.; DÍAZ-DELGADO, R.; RIVERA SILVA, J.; GÓMEZ OLIVENCIA, A. & DÍAZ-MARTÍNEZ, I. (2022): «New dating of the Matalascañas footprints provides new evidence of the Middle Pleistocene (MIS 9-8) hominin paleoecology in southern Europe», *Scientific reports* 12, 1: 17505. https://doi.org/10.1038/s41598-022-22524-2

MCNEIL, P.; HILLS, L.V.; TOLMAN, M.S. & KOOYMAN, B. (2007): «Significance of latest Pleistocene tracks, trackways, and trample grounds from Southern Alberta, Canada», *Cenozoic Vertebrate Tracks and Traces. Bulletin* 42: 209-223.

MELCHOR, R.N.; FEOLA, S.F. & MANERA DE BIANCO, T. (2019): «Canid paleoichnology: Taxonomic review and producers of *Canipeda* from the Late Pleistocene of Argentina», *Ichnos* 26, 2: 85-107. https://doi.org/10.1080/10420940.2018.1447466

MUÑIZ, F.; CÁCERES, L.M.; RODRÍGUEZ VIDAL, J.; NETO DE CARVALHO, C.; BELO, J.; FINLAYSON, C.; FINLAYSON, G.; FINLAYSON, S.; IZQUIERDO, T.; ABAD, M.; JIMÉNEZ-ESPEJO, F.J.; SUGISAKI, S.; GÓMEZ, P. & RUIZ, F. (2019):

«Following the last Neanderthals: Mammal tracks in Late Pleistocene coastal dunes of Gibraltar (S Iberian Peninsula)», *Quaternary Science Reviews* 217: 297-309. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.01.013

NETO DE CARVALHO, C. (2009): «Vertebrate tracksites from the Mid-Late Pleistocene eolianites of Portugal: The first record of elephant tracks in Europe», *Geological Quarterly* 53, 4: 407-414.

NETO DE CARVALHO, C. (2011): «Pegadas de vertebrados nos eolianitos do Plistocénico Superior do Sudoeste Alentejano, Portugal», *Comunicações Geológicas* 98: 99-108.

NETO DE CARVALHO, C.; MUÑIZ, F.; GALÁN, J.M.; RODRÍGUEZ-VIDAL, J.; GÓMEZ, P.; TOSCANO, A.; RUIZ, F.; BELO, J.; BELAÚSTEGUI, Z.; CÁCERES, L.M.; FINLAYSON, G.; FINLAYSON, S.; GILES-GUZMÁN, F. & FINLAYSON, C. (2020a): «First vertebrate tracks and palaeoenvironment in a MIS-5 context in the Doñana National Park (Huelva, SW Spain)», *Quaternary Science Reviews* 243. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106508.

NETO DE CARVALHO, C.; MUÑIZ, F.; BELAÚSTEGUI, Z.; BELO, J.; GÓMEZ, P.; TOSCANO, A.; CACHÃO, M.; CUNHA, P.; RUIZ, F.; CÁCERES, L.M.; RODRÍGUEZ-VIDAL, J.; FINLAYSON, G.; FINLAYSON, S.; GILES-GUZMÁN, F. & FINLAYSON, C. (2020b): «Paleoecological implications of large-sized wild boar tracks recorded during the Last Interglacial (MIS 5) at Huelva (SW Spain)», *Palaios* 35: 512-523. https://doi.org/10.2110/palo.2020.058

NETO DE CARVALHO, C.; BELAÚSTEGUI, Z.; TOSCANO, A.; MUÑIZ, F.; BELO, J.; GALÁN, J.M.; GÓMEZ, P.; CÁCERES, L.M.; RODRÍGUEZ-VIDAL, J.; CUNHA, P.; CACHÃO, M.; RUIZ, F.; RAMÍREZ-CRUZADO, S.; GILES-GUZMÁN, F.; FINLAYSON, G.; FINLAYSON, S. & FINLAYSON, C. (2021): «First tracks of newborn straight-tusked elephants (*Palaeoloxodon antiquus*)», *Scientific Reports* 11: 17311. https://doi.org/10.1038/s41598-021-96754-1

NETO DE CARVALHO, C.; MUÑIZ, F.; CÁCERES, L.M.; BELAÚSTEGUI, Z.; RODRÍGUEZ-VIDAL, J.; BELO, J.; MOREIRA, N.; CACHÃO, M.; CUNHA, P.; FIGUEIREDO, S.; GALÁN, J.M.; ZHANG, Y.; GÓMEZ, P.; TOSCANO, A.; RUIZ, F.; RAMÍREZ-CRUZADO, S.; GILES-GUZMÁN, F.; FINLAYSON, G.; FINLAYSON, S. & FINLAYSON, C. (2022): «Aurochs roamed along the SW coast of Andalusia (Spain) during Late Pleistocene», *Scientific Reports* 12: 9911. https://doi.org/10.1038/s41598-022-14137-6

NETO DE CARVALHO, C.; MUÑIZ, F.; CÁCERES, L.M.; RODRÍGUEZ-VIDAL, J.; MEDIALDEA, A.; DEL VAL, M.; CUNHA, P.; GARCÍA, J.M.; GILES-GUZMÁN, F.; CARRIÓN, J.; BELAÚSTEGUI, Z.; TOSCANO, A.; GÓMEZ, P.; GALÁN, J.M.; BELO, J.; CACHÃO, M.; RUIZ, F.; RAMÍREZ-CRUZADO, S.; FINLAYSON, G.; FINLAYSON, S. & FINLAYSON, C. (2023a): «Neanderthal footprints in the «Matalascañas trampled surface» (SW Spain): new OSL dating and Mousterian lithic industry», *Quaternary Science Reviews* 313: 108200. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2023.108200

NETO DE CARVALHO, C; MUÑIZ, F.; BELAÚSTEGUI, Z.; CÁCERES, L.M.; GÓMEZ, P.; TOSCANO, A.; RUIZ, F.; RAMÍREZ-CRUZADO, S.; GALÁN, J.M. & RODRÍGEZ-VIDAL, J. (2023b): «Matalascañas Trampled Surface' from the Pleistocene of Huelva (SW Spain): human footprints vs pseudo-footprints», en E. Vlachos, V.D. Crespo, M. Ríos Ibáñez, F.A.M. Arnal, A. Gamonal, P. Cruzado-Caballero, J. González-Dionis, R. Guerrero-Arenas & A. Sánchez García (eds), *Book of Abstracts of the 4th Palaeontological Virtual Congress*: 179.

RODRÍGUEZ-VIDAL, J.; BARDAJÍ, T.; ZAZO, C.; GOY, J.L.; BORJA, F.; DABRIO, C.J.; LARIO, J.; CÁCERES, L.M.; RUIZ, F. & ABAD, M. (2014): «Coastal dunes and marshes in Doñana National Park», en F. Gutiérrez & M. Gutiérrez (eds.), *Landscape and landforms of Spain. Springer Science+Business Media*: 229-238.

ROQUERO GARCÍA-CASAL, E.; SILVA BARROSO, P.G.; ZAZO, C.; GOY, J.L.; DABRIO, C.J. & BORJA, F. (2013): «Micromorphology of hydromorphic soils developed in fluvio-marine sediments during the Middle-Late Pleistocene transit in the Gulf of Cadiz (Atlantic South Spain)», *Spanish Journal of Soil Science* 3, 3: 184-200. https://doi.org/10.3232/SJSS.2013.V3.N3.04

SANTONJA, M.; PANERA, J.; RUBIO-JARA, S. y PÉREZ-GONZÁLEZ, A. (2005): «La industria lítica de Ambrona. Características generales y contexto estratigráfico», en M. Santonja & A. Pérez-González (eds.), *Los yacimientos paleolíticos de Ambrona y Torralba (Soria). Un siglo de investigaciones arqueológicas. Zona Arqueológica* 5: 306-332.

YANG, S.Y.; LOCKLEY, M.G.; GREBEN, R.; ERICKSON, B.R. & LIM, S.K. (1995): «Flamingo and duck-like bird tracks from the Late Cretaceous and Early Tertiary: evidence and implications», *Ichnos* 4: 21-34. https://doi.org/10.1080/10420949509380111

ZAZO, C.; DABRIO; C.J.; GOY, J.L. & MENANTEAU, L. (1981): «Parada «Torre del Loro» – Guías de

excursiones «Estero de Domingo Rubio. Torre del Loro, El Aculadero. Faro de Chipiona»», en *Actas V Reunión Grupo Español de Trabajo del Cuaternario*: 357-361. Sevilla.

ZAZO, C.; SILVA, P.G.; GOY, J.L.; HILLAIRE-MARCEL, C.; GHALEB, B.; LARIO, J.; BARDAJÍ, T. & GONZÁLEZ, A. (1999): «Coastal uplift in continental collision plate boundaries: data from the Last Interglacial marine terraces of the Gibraltar Strait area (South Spain)», *Tectonophysics* 301: 95-109. https://doi.org/10.1016/S0040-1951(98) 00217-0

ZAZO, C.; MERCIER, N.; SILVA, P.G.; DABRIO, C.J.; GOY, J.L.; ROQUERO, E.; SOLER, V.; BORJA, F.; LARIO, J.; POLO, D. & DE LUQUE, L. (2005): «Landscape evolution and geodynamic controls in the Gulf of Cadiz (Huelva coast, SW Spain) during the Late Quaternary», *Geomorphology* 68: 269-290. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2004.11.022

ZAZO, C.; DABRIO, C.J.; GOY, J.L.; LARIO, J.; CABERO, A.; SILVA, P.G.; BARJADÍ, T.; MERCIER, N.; BORJA, F. & ROQUERO, E. (2008): «The coastal archives of the last 15 ka in the Atlantic–Mediterranean Spanish linkage area: Sea level and climate changes», *Quaternary International* 181: 72-87. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2007.05.021