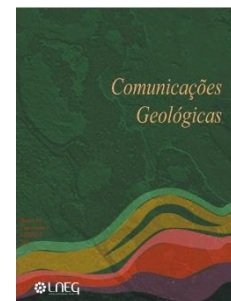


## Reconstrucción artística del esqueleto del cérvido del Mioceno medio *Heteroprox moralesi* Azanza, 1989

## Reconstrução artística do esqueleto do cérvido do Miocénico médio *Heteroprox moralesi* Azanza, 1989

## Artistic reconstruction of the skeleton of the middle Miocene cervid *Heteroprox moralesi* Azanza, 1989



J. Gamarra<sup>1\*</sup>, O. Fesharaki<sup>1</sup>

DOI: <https://doi.org/10.34637/q5fz-6t33>

Recebido em 19/04/2021 / Aceite em 20/08/2021

Publicado online em maio de 2022

© 2021 LNEG – Laboratório Nacional de Energia e Geologia IP

Artigo original  
Original article

**Resumen:** En este trabajo se presenta una propuesta de reconstrucción esquelética del cérvido basal *Heteroprox moralesi* (Aragoniense medio, Mioceno medio) que sirva de base a futuros trabajos de la reconstrucción muscular y de la apariencia externa de esta especie y de otras especies de cérvidos miocenos. Algunos restos asignados a esta especie han sido hallados en varios yacimientos madrileños, si bien gran parte de los fósiles conocidos asignados a este taxón aparecen muy fragmentados y con muy pocos elementos postcraneales publicados, lo que dificulta en gran medida su reconstrucción esquelética. Por lo tanto, la reconstrucción propuesta en este trabajo se basa en anatomía comparada con otras especies de cérvidos tanto extintas como actuales, además de las evidencias más recientes en cuanto a su clasificación filogenética.

**Palabras clave:** Cervidae, Mammalia, Península Ibérica, Anatomía Comparada, Palearte

**Resumo:** Este trabalho apresenta uma proposta para a reconstrução esquelética do cérvido basal *Heteroprox moralesi* (Aragoniano médio, Miocénico médio) que será utilizada como base para futuros trabalhos de reconstrução muscular e aparência externa desta espécie e de outras espécies de cérvidos do Miocénico. Alguns vestígios atribuídos a esta espécie foram encontrados em vários sítios de Madrid, embora uma grande parte dos fósseis conhecidos e referidos a este táxon sejam incompletos e com poucos elementos pós-cranianos publicados, o que torna a sua reconstrução esquelética muito difícil. Portanto, a reconstrução proposta neste trabalho é baseada na anatomia comparada com outras espécies de cérvidos, extintas e atuais, bem como nas propostas mais recentes relativas à sua classificação filogenética.

**Palavras-chave:** Cervidae, Mammalia, Península Ibérica, Anatomia Comparada, Palearte

**Abstract:** This work presents a proposal for a skeletal reconstruction of the basally branching cervid *Heteroprox moralesi* of the middle Aragonian (middle Miocene) that will serve as the basis for future works about muscle reconstruction and external appearance. Some remains assigned to this species have been found at several fossil sites from Madrid (Spain), although a large part of the known fossils assigned to this taxon are very fragmented and with few published postcranial elements, which makes skeletal reconstruction very difficult. Therefore, the reconstruction presented in this paper is based on compared anatomy with extinct and extant cervid species, in addition to the most recent evidence of their

phylogenetic classification. In this way, a speculative reconstruction is proposed for *Heteroprox moralesi* that can serve as reference for the reconstruction of other Miocene cervids.

**Keywords:** Cervidae, Mammalia, Iberian Peninsula, Comparative Anatomy, Paleart

<sup>1</sup> Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, C/ José Antonio Nováis 12, 28040, Madrid, España.

\*Autor correspondente/Corresponding author: [jesusgamarrag98@gmail.com](mailto:jesusgamarrag98@gmail.com)

### 1. Introducción

Actualmente, la paleontología es una de las ramas de la geología y biología que más interés genera en el público general y, en parte, este interés se debe a la posibilidad que tienen de poder observar paisajes y especies del pasado mediante reconstrucciones paleoartísticas (Debus y Debus, 2002; Ansón, 2018), que les acercan a ambientes, fauna y flora de tiempos remotos, que en algunas ocasiones no se asemejan a nada conocido por personas inexpertas en la materia. Esta es una de las razones, además de las estrictamente científicas, que hace de la reconstrucción morfológica de especies del pasado una labor de gran importancia en la difusión del conocimiento paleontológico.

El género *Heteroprox* comprende a varias especies euroasiáticas de cérvidos de tamaño medio del Mioceno medio. Están caracterizados por la presencia de protoastas con pedículos supraorbitales extracraneales alargados, con una superficie relativamente lisa y con una ornamentación consistente en estrías finas, además de un área de abscisión cóncava. Carecen de roseta, y el protoasta queda diferenciada del pedículo por un aumento considerable de la ornamentación a modo de estrías de mayor tamaño (Azanza, 1989; Rössner, 2010; Heckeberg, 2017). Pasado este límite, el protoasta aumenta en grosor con respecto al pedículo y se bifurca en dos ramas, que a su vez pueden tener pequeñas ramificaciones de menor orden. Los machos del género

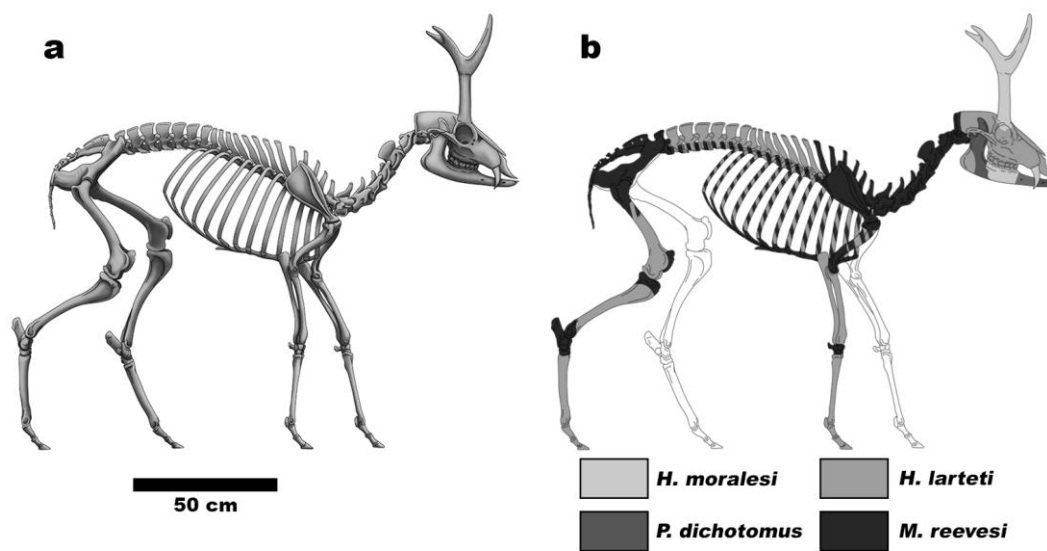


Figura 1. Reconstrucción esquelética de *Heteroprox moralesi*. a) reconstrucción anatómica; b) reconstrucción con código de colores en función de la especie utilizada en el elemento anatómico coloreado. Las partes de la reconstrucción en la que se han empleado dos taxones diferentes vienen marcadas con rayas de los colores de los taxones correspondientes. Se recomienda observar la versión online a color. Escala horizontal y vertical: 50 cm.

Figura 1. Reconstrução de *Heteroprox moralesi*. a) reconstrução artística; b) reconstrução codificada por cores de acordo com a espécie usada no elemento anatómico colorido. As partes da reconstrução nas quais foram aplicados dois taxa distintos estão marcadas com riscas das cores utilizadas para os taxa correspondentes. Recomenda-se o acesso à versão online em cores. Escala horizontal e vertical: 50 cm.

Figure 1. Skeletal reconstruction of *Heteroprox moralesi*. a) anatomical reconstruction; b) color-coded reconstruction according to the species used in the colored anatomical element. The parts of the reconstruction in which two different taxa have been used are marked with stripes in the colors of the corresponding taxa. It is recommended to observe the online version in color. Horizontal and vertical scale: 50 cm.

*Heteroprox* poseen caninos bien desarrollados, igual que en otros taxones fósiles como *Procervulus*, y actuales como *Muntiacus*, *Elaphodus* e *Hydropotes*.

Actualmente, las especies clasificadas dentro del género son: *Heteroprox larteti* (Filhol, 1891) de Europa Central y Occidental; *H. anatoliensis* Geraads, 2003 de la península de Anatolia; *H. eggeri* Rössner, 2010 de Europa Central; y *H. moralesi* Azanza 1989 de la península Ibérica. *H. moralesi* fue descrito por Azanza (1989) a partir del material encontrado en el yacimiento de Puente de Vallecas (centro de Madrid). A su vez, se han hallado otros restos en el yacimiento de Paracuellos 5 y Tejar de M. Barrio (Azanza, 1989), Calle Alhambra (van der Made y Morales, 2003), Húmera (Menéndez-Gamella *et al.*, 2010) y posiblemente Somosaguas con *Heteroprox* sp. (Hernández Fernández *et al.*, 2006), todos pertenecientes a la cuenca del Tajo. Estos yacimientos se ubican entre el Aragoniense medio y superior, en las biozonas E y F (Azanza, 1989). Mientras que en los yacimientos de Somosaguas y Húmera el material es fragmentario y aparecen mal preservados por la abrasión asociada a un transporte tipo *debris flow* (Menéndez-Gamella *et al.*, 2010; Domingo *et al.*, 2017), en Puente de Vallecas o Calle Alhambra se hallaron fósiles en mejor estado de preservación (protoastas completas, fragmentos de mandíbula y caninos) que permiten una mejor reconstrucción anatómica del taxón. También se han asignado a *H. moralesi* restos procedentes de la localidad de Bañón en la cuenca de Calatayud-Montalbán (Mazo *et al.*, 2002). En este trabajo se presenta una propuesta de reconstrucción esquelética del cérvido basal *Heteroprox moralesi* (Aragoniense medio, Mioceno medio). La idea original del trabajo surgió por la presencia de fósiles encontrados en los yacimientos madrileños de Húmera y de Somosaguas, utilizados por Gamarra *et al.* (2018) para la

reconstrucción paleoambiental y de la fauna de Húmera. Además de estos restos, la reconstrucción aquí propuesta se ha completado mediante anatomía comparada con otras especies extintas y actuales, así como con evidencias filogenéticas.

Algunas reconstrucciones previas de *Heteroprox moralesi* se pueden observar en Gamarra *et al.* (2018), Agustí y Antón (2004, pág. 141) y Antón *et al.* (2009, pág. 63).

## 2. Material y metodología

La reconstrucción propuesta emplea la metodología secuencial propuesta por Antón y Sánchez (2004) para la reconstrucción de vertebrados extintos. Sin embargo, los fósiles de *H. moralesi* no son muy numerosos y corresponden con un bajo porcentaje de la anatomía total del animal (Fig. 1), por lo que también se ha seguido la metodología empleada en numerosos trabajos para la reconstrucción de individuos incompletos por ausencia de material (Scott, 1913; Sánchez y Ansón, 2018; Ibrahim *et al.*, 2020). Con todo ello, la reconstrucción realizada para este artículo se apoya, en gran medida, en los restos más completos de otras especies del mismo género, destacando los de *H. larteti*, si bien esta especie es de menor talla que *H. moralesi* y posee caracteres dentales más derivados (Azanza, 1989). Además, también se contó con la especie *Procervulus dichotomus* para la reconstrucción al ser uno de los cérvidos basales más completos del registro fósil.

En este trabajo se ha seguido la clasificación del género *Heteroprox* como perteneciente a la subfamilia Procervulinae junto a *Procervulus* en la base de la familia Cervidae, como sugieren diversos autores (Vislobokova, 1983; Azanza, 1993, 2000; Rössner, 1995; Gentry *et al.*, 1999; Mennecart *et al.*, 2016, 2017). Sin embargo, otros trabajos clasifican a *Heteroprox* como

perteneciente a la tribu Dicrocerini al encontrar una mayor semejanza con *Dicrocerus* (Bubenik y Bubenik, 1990; Grubb, 2000). El análisis filogenético realizado por Heckeberg (2020) también sitúa a *Heteroprox* próximo a *Procervulus*, así como en una posición cercana a la tribu Muntiacini que los situaría próximo al grupo corona de los cérvidos actuales. La clasificación de *Heteroprox* como procervulino en la mayoría de los estudios permite utilizar al género *Procervulus* para la reconstrucción propuesta, y su proximidad a los muntiacinos también posibilita trabajar con estos cérvidos.

Para la reconstrucción craneal se ha utilizado como referencia el cráneo SMNS/43320 correspondiente a un ejemplar macho de *H. larteti* (Heckeberg, 2017) por su buen estado de preservación. A su vez, se ha utilizado como material complementario el cráneo de *P. dichotomus* 1979 CV 555 (Rössner, 1995; Heckeberg, 2017). Los caninos superiores se han basado en los hallados en Puente de Vallecas asignados, esta vez sí, a *H. moralesi* con las siglas MNCNM/PV-110, que son considerablemente más alargados y menos derivados que los de *H. larteti* (Azanza, 1989). La mandíbula se basa en el ejemplar MNCNM/PV-97, un fragmento de hemimandíbula derecha asignado a *H. moralesi* y hallado en Puente de Vallecas, así como en la de un ejemplar de cf. *H. larteti* de Steinheim, completa y en buen estado de preservación, y en la hemimandíbula 1979 XV 555 de *P. dichotomus*.

En cuanto a las protoastas, cabe destacar la mayor complejidad de las ramificaciones en *H. moralesi* con respecto a *H. larteti* o *P. dichotomus*. El holotipo de *H. moralesi*, MNCNM/CR-3054(3215) -también hallado en Puente de Vallecas- consiste en un fragmento de frontal con el protoasta derecha casi completa. En la descripción de la especie por parte de Azanza (1989) se menciona que el pedículo posee una sección circular que torna hacia más ovalada conforme se aproxima a la bifurcación de las ramas, la cual es basal y a partir de ésta surge una rama anterior y otra posterior con un ángulo de 55° aproximadamente entre ellas. Debido a que las ramas del holotipo se encuentran fragmentadas, se ha utilizado el ejemplar ALH-2-476 -Calle Alhambra- para la reconstrucción, cuyas ramificaciones se encuentran en un estado de preservación idónea. La rama posterior posee una ramificación de segundo orden. Esta morfología sirve para diferenciar las protoastas de *H. moralesi* del resto de especies de *Heteroprox*, como *H. larteti*: mientras que la rama posterior de *H. larteti* no presenta ramificaciones, la de *H. moralesi* posee una de segundo orden.

En general, la disposición de las ramificaciones del holotipo MNCNM/CR-3054 (3215) es similar a ALH-2-476-Calle Alhambra-, pero la cuestión se complica con otras protoastas halladas: por ejemplo, el asta MNCNMV-136 -Puente de Vallecas- posee la ramificación secundaria mucho más próxima a la base. El fragmento de asta hallado en el yacimiento de Tejar de M. Barrio es un molde de una pieza extraviada, por lo que se ha descartado para la reconstrucción. Finalmente, el esqueleto postcraneal es una combinación de varios especímenes al no contar con un buen registro del esqueleto postcraneal para esta especie. Las proporciones corporales se basan en el ejemplar SMNS 47749 de un cérvido hembra excepcionalmente articulado hallado en Steinheim (Alemania) y expuesto en el Museo Estatal de Historia Natural de Stuttgart, el cual no se sabe con precisión si pertenece al género *Heteroprox* o a *Euprox* debido a que en este yacimiento aparecen ambos taxones, y al ser hembra no hay protoastas ni caninos que puedan facilitar la diagnosis, puesto que su dentición es muy similar (Tütken *et al.*, 2006). Cabe mencionar que para la reconstrucción se ha tenido en cuenta que *H. moralesi* es de mayor talla que *H. larteti* y que hay un dimorfismo sexual significativo entre machos y hembras al igual que muchas especies actuales

(Azanza, 1989), por lo que las proporciones del ejemplar de Steinheim de cf. *H. larteti* se han mantenido isométricas, pero ajustándolas a la mayor talla inferida para *H. moralesi*. Haciendo uso de la anatomía comparada, los huecos que faltan por rellenar en la reconstrucción (tanto craneal como postcraneal) se han comparado con el esqueleto del cérvido actual *Muntiacus reevesi*.

Los *softwares* utilizados para la reconstrucción paleoartística de *H. moralesi* han sido Adobe Photoshop CS6 y Paint Tool SAI 2.

### 3. Resultados

La reconstrucción propuesta puede observarse en la Figura 1a. Se ha elegido representar un ejemplar macho puesto que, como se mencionó previamente, el dimorfismo sexual en *Heteroprox* y en la mayoría de cérvidos es acusado, y en machos se encuentran gran parte de los caracteres que identifican a los taxones de cérvidos basales, como lo son las protoastas y los caninos hiperdesarrollados (Azanza, 1989; Heckeberg, 2020).

La reconstrucción del postcraneal de *H. moralesi* propuesta en este trabajo se inspira en la morfología de los muntiacinos, al ser estos uno de los grupos de cérvidos más basales con representantes actuales (Dong, 2004; Pitra *et al.*, 2004; Menecart *et al.*, 2017) y al estar filogenéticamente cercanos a los procervulinos (Heckeberg, 2020). Por ello, en este trabajo se propone que los cérvidos fósiles más basales, como lo son *Heteroprox* y otros géneros miocenos, sigan una morfología más cercana a la de los muntiacinos y se alejen de morfologías más derivadas, como las reconstrucciones de *Heteroprox* con el esqueleto articulado asemejándose a un cérvido mucho más derivado, similar a géneros como *Dama* o *Axix*.

De esta forma, la reconstrucción postcraneal propuesta tiene una morfología basada en los muntiacinos siguiendo las proporciones del ejemplar de Steinheim. La falta de publicaciones sobre el postcraneal impide abordar el estudio de los restos con mayor detalle, analizando la articulación entre los diferentes elementos óseos. La morfología propuesta, como la de los muntiacinos, tiene una leve inclinación del tronco hacia la región anterior, con una forma de la columna con una inclinación ligeramente convexa que se vuelve más marcada entre las vértebras lumbares hacia las torácicas. Esta cierta inclinación contrasta con una posición más subhorizontal de la columna de cérvidos más derivados. Las extremidades anteriores, como se puede apreciar en el fósil de Steinheim, son sutilmente más cortas que las posteriores. En este mismo ejemplar se puede observar la cadera parcialmente fragmentada, pero que parece asemejarse a la del género *Muntiacus* en cuanto a la presencia de un ilion alargado y estrecho, y un isquion más corto, pero más ancho. No se aprecian vértebras caudales en el ejemplar de Steinheim, por lo que se ha decidido representarlas en base a las de *M. reevesi*, que conforman una cola de poca longitud. El cráneo y parte de la mandíbula se basan en los ejemplares previamente mencionados de *H. larteti*, añadiendo las protoastas, los caninos y el fragmento de mandíbula de *H. moralesi* (Fig. 1b). Los taxones fósiles utilizados fueron *H. larteti* al ser una especie una especie del mismo género y *P. dichotomus* al basarse en los estudios que clasifican a *Heteroprox* como perteneciente a la subfamilia Procervulinae.

### 4. Discusión y Conclusiones

La reconstrucción propuesta es en cierta medida especulativa en el sentido de que no hay mucho material postcraneal publicado del género *Heteroprox*, así como la imposibilidad de hacer observaciones directas a los fósiles consultados y depender únicamente de imágenes en artículos y páginas web. Sin embargo,

la anatomía comparada permite formular una reconstrucción hipotética para *H. moralesi* basada en la morfología de los muntiacinos que, de acuerdo a los anteriores trabajos citados, son uno de los grupos de cérvidos más basales con representantes actuales, con una morfología menos derivada y con un mayor grado de parentesco con los cérvidos fósiles como *Heteroprox*, por lo que se ha optado por articular los elementos óseos siguiendo esa morfología basal y no optar hacia morfologías de taxones más derivados ya que no hay evidencia anatómica ni filogenética de un mayor parentesco entre cérvidos más derivados que los muntiacinos y *Heteroprox*.

Como conclusión, en este trabajo se hace una propuesta de reconstrucción esquelética de *Heteroprox moralesi*, tanto del cráneo como del esqueleto postcraneal, basado en los restos encontrados en diversos yacimientos, en anatomía comparada y en las hipótesis de relaciones de parentesco. De esta forma, se presenta una reconstrucción que servirá para futuros estudios de la reconstrucción muscular y de la apariencia externa del taxón, así como posible referente a la hora de reconstruir otros cérvidos basales del Mioceno.

## Agradecimientos

Nuestros más sinceros agradecimientos a: Beatriz Azanza, Israel Sánchez y Gertrud Rössner por su ayuda en la provisión de bibliografía especializada; a Miguel Contreras y Reinhard Ziegler por facilitar la información empleada del Museo Arqueológico Regional de Madrid y del Museo Estatal de Historia Natural de Stuttgart, respectivamente; y a los revisores Daniel Vidal y Marco Ansón.

## Referencias

- Agustí, J., Antón, M., 2002. *Mammoths, Sabertooths and Hominids. A 65 million years of Mammalian evolution in Europe*. Columbia University Press, Nueva York, 313 p.
- Ansón, M., 2018. Palearte: arte aplicado a la reconstrucción de animales extintos. *1ª Jornada PhDay Complutense Bellas Artes*, 7-10.
- Antón, M., Sánchez, I. M., 2004. Art and science: the methodology and relevance of the reconstruction of fossil vertebrates. En: Baquedano, E., Rubio, S. (Ed.), *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre, Paleontología*, 74-94.
- Antón, M., Morales, J. (Coords.), Abella, J., Diéguez, C., García Paredes, I., Oliver, A., Salesa, M.J., Sánchez, I.M., Sanisidro, O., Siliceo, G., 2009. *Madrid antes del hombre. Madrid, una historia para todos*, Madrid, 72 p.
- Azanza, B., 1993. Sur la nature des appendices frontaux des cervidés (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur et moyen. Remarques sur leur systématique et leur phylogénie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences II*, **316**: 1163-1169.
- Azanza, B., 1989. Los Cervidae (Artiodactyla, Mammalia) del Mioceno de las Cuencas del Duero, Tajo, Calatayud-Teruel y Levante. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza*, Zaragoza, 376.
- Bubenik, G. A., Bubenik, A. B., 1990. *Horns, Pronghorns and Antlers*. Springer-Verlag, New York, 562 p.
- Debus, A. A., Debus, D. E., 2002. *Paleoimagery: The Evolution of Dinosaurs in Art*. McFarland & Company, 293 p.
- Domingo, M. S., Martín-Perea, D., Domingo, L., Cantero, E., Cantalapiedra, J. L., García Yelo, B. A., Gómez Cano, A. R., Alcalde, G. M., Fesharaki, O., Hernández Fernández, M., 2017. Taphonomy of mammalian fossil bones from the debris-flow deposits of Somosaguas-North (Middle Miocene, Madrid Basin, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **465**: 103-121.
- Dong, W., 2004. The earliest *Muntiacus* (Artiodactyla, Mammalia) from the Late Miocene of Yuanmou, southwestern China, *Comptes Rendus Paleoevol*, **3**: 379-386.
- Filhol, H., 1891. *Etudes sur les mammifères fossiles de Sansan*. Librairie de l'Académie de Médecine, Paris, Masson, G. (Ed.).
- Gamarra, J., Ansón, M., Fesharaki, O., 2018. Reconstrucción paleoartística de la fauna y ambiente del yacimiento de Húmera (Mioceno medio de Madrid, España). En: Ansón, M., García, P. (Ed.), *Insight the Paleart*, 52-56.
- Gentry, A. W., Rössner, G. E., Heizmann, E. P. J., 1999. Suborder Ruminantia. En: Rössner, G. E., Heissig, K. (Ed.), *The Miocene Land Mammals of Europe, München*: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 225-258.
- Geraads, D., 2003. Ruminants, other than Giraffidae from the middle Miocene hominoid locality of Çandir (Turkey). *Courier Forschungs-Institut Seckenberg*, **240**: 181-199.
- Grubb, P., 2000. Valid and invalid nomenclature of living and fossil deer, Cervidae. *Acta Theriologica*, **45(3)**: 289-307.
- Heckeberg, N. S., 2017. *A comprehensive approach towards the phylogeny and evolution of Cervidae*. Ludwig-Maximilians-Universität München, München, 424.
- Heckeberg, N. S., 2020. The systematic of Cervidae: a total evidence approach. *PeerJ*, **8**. <https://doi.org/10.7717/peerj.8114>.
- Hernández Fernández, M., Cárdbaba, J. A., Cuevas-González, J., Fesharaki, O., Salesa, M. J., Corrales, B., Domingo, L., Élez, J., López-Guerrero, P., Sala-Burgos, N., Morales, J., López-Martínez, N., 2006. Los yacimientos de vertebrados del Mioceno medio de Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid): implicaciones paleoambientales y paleoclimáticas. *Estudios Geológicos*, **62**: 263-294.
- Ibrahim, N., Maganuco, S., Dal Sasso, C., Fabbri, M., Auditore, M., Bindellini, G., Martill, D. M., Zouhri, S., Mattarelli, D. A., Unwin, D. M., Wiemann, J., Bonadonna, D., Amare, A., Jakubczak, J., Joger, U., Lauder, G. V., Pierce, S. E., 2020. Tail-propelled aquatic locomotion in a theropod dinosaur. *Nature*, **581**: 67-70.
- Mazo, A. V., Salesa, M. J., Sánchez, I. M., 2002. Dos nuevos puntos fosilíferos con macromamíferos del Aragoniense de la cuenca de Montalbán (Teruel, España). *Revista Española de Paleontología*, **17(2)**: 269-283.
- Menéndez-Gamella, A., Serrano, H., Presumido, M., Cárdbaba, J. A., Fesharaki, O., 2010. Yacimientos paleontológicos de Húmera (Mioceno medio-cuenca de Madrid): Datos preliminares en estratigrafía y paleontología. *Cidaris*, **20**: 187-196.
- Menecart, B., De Miguel, D., Bibi, F., Rössner, G. E., Métails, G., Neenan, J. M., Wang, S., Schulz, G., Müller, G., Costeur, L., 2017. Bony labyrinth morphology clarifies the origin and evolution of deer. *Scientific Reports*, **7**: 13176. <http://doi.org/10.1038/s41598-017-12848-9>.
- Pitra, C., Fickel, J., Meijaard, E., Colin Groves, P., 2004. Evolution and phylogeny of old world deer. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**: 880-895.
- Rössner, G. E., 1995. Odontologische und schädelanatomische Untersuchungen an *Procervulus* (Cervidae, Mammalia). *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen*, **29**: 1-127.
- Rössner, G. E., 2010. Systematics and palaeoecology of Ruminantia (Artiodactyla, Mammalia) from the Miocene of Sandelzhausen (southern Germany, Northern Alpine Foreland Basin). *Paläontologische Zeitschrift*, **84**: 123-162.
- Sánchez, I. M., Ansón, M., 2018. Reconstructing the life appearance of *Micromeryx azanzae* Sánchez & Morales, 2008 (Ruminantia, Pecora, Moschidae). En: Ansón, M., García, P. (Ed.), *Insight into Paleart*, 43-50.
- Scott, W. B., 1913. *A History of Land Mammals in the Western Hemisphere*. The MacMillan Company, Nueva York, 704 p.
- Tütken, T., Vennemann, T. W., Janz, H., Heizmann, E. P. J., 2006. Palaeoenvironment and palaeoclimate of the Middle Miocene lake in the Steinheim basin, SW Germany: A reconstruction from C, O and Sr isotopes of fossil remains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **241**: 457-491.
- van der Made, J., Morales, J., 2003. The pig *Conohyus simorreensis* from the Upper Aragonian of Alhambra, Madrid, and a review of the distribution of European *Conohyus*. *Estudios Geológicos*, **59**: 303-312.
- Vislobokova, I., 1983. The fossil deer of Mongolia. *Trans Joint Soviet-Mongolian Paleontological Expedition*, **23**: 76.