EEN VERDWERGD REUZENHERT UIT DE PLEISTOCENE TERRASSEN VAN DE MANZANARES BIJ MADRID

JAN VAN DER MADE, CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS, MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES, C. JOSÉ GUTIÉRREZ ABASCAL 2, 28006 MADRID, SPANJE

Samenvatting

Het hert *Megaloceros savini* werd beschouwd als een soort typisch voor het Cromerien en Elsterien. Fossielen uit een terras van de Manzanares nabij Madrid werden aan deze soort toegeschreven en hebben een prominente rol gespeeld in de discussie over de ouderdom van dit terras, dat met isotopenstadium (MIS) 12 gecorreleerd werd. Recent onderzoek en dateringen hebben geleid tot de correlatie van dit terras met MIS 8 en 9. De oplossing van deze paradox is dat het hert uit dit terras niet *M. savini* is, maar zijn nazaat, de soort *M. matritensis*. Hoewel de naam *Megaloceros* aangeeft dat dit een reuzenhert is, is het de laatste soort van een evolutielijn, gekenmerkt door een evolutie naar een kleinere maat.

Megaloceros matritensis had een aantal aanpassingen aan het eten van precies geselecteerde plantendelen die hard waren en een grote voedingswaarde hadden. De soort leefde in een landschap dat bestond uit een droge vlakte met steppevegetatie, waar dalen ingesneden waren door de Manzanares, Jarama, Henares, Tajuña en Taag. De dalbodem had een veel gevarieerdere vegetatie, met waterplanten en loofbomen. Dit hert was een tijdgenoot van de pre-neanderthalers en stond op hun menu.

Summary

The deer *Megaloceros savini* was considered to be typical for the Cromerian and Elsterian. Fossils from a terrace of the Manzanares River near Madrid were assigned to this species and played a prominent role in the discussion on the age of this terrace, which was correlated to isotope stage (MIS) 12. Recent research and dating lead to the correlation of this terrace with MIS 8 and 9. The solution to this paradox is that the deer from this terrace is not *M. savini*, but its descendant, the species *M. matritensis*. Even though the name *Megaloceros* indicates that this is a giant deer, this is the last species from an evolutionary lineage, which decreased in size.

Megaloceros matritensis had a series of adaptations, which suggest it selected hard plant parts, but with a high nutritive value. The species lived in a landscape that consisted of a dry plain with steppe vegetation, in which valleys were cut by the Manzanares, Jarama, Henares, Tajuña and Tagus rivers. The bottoms of the valleys had a much more varied vegetation, with aquatic plants and broad-leaved trees. This species of deer was a contemporary of the pre-Neanderthals and was on their menu.

INLEIDING

In 1958 werd een deelskelet van *Elephas antiquus* gevonden in een terras van de Manzanaresrivier nabij Madrid op het terrein van het bedrijf Transfesa. Naast olifantenresten werden ook fossielen van een hert gevonden en die hebben een prominente rol gespeeld in de discussie over de ouderdom van het terras. Aanvankelijk werden die geïdentificeerd als *Praedama* sp. (De Andrés & Aguirre, 1975), later als *Dolichodoryceros savini* (Aguirre, 1989) en als *Megaloceros savini* (Mazo, 2010). Zie Tabel 1 voor taxonomie.

Deze soort speelde een prominente rol in de discussie over de ouderdom van de vindplaats, het rivierterras en van de stenen werktuigen die in dit terras gevonden zijn. *M. savini* werd algemeen beschouwd als typisch voor het Cromerien en Elsterien. Als gevolg daarvan werden Transfesa en het terras gecorreleerd met het Elsterien (Aguirre, 1989). De ouderdom van het Elsterien was niet precies bekend. *M. savini* is vooral bekend van vindplaatsen (Kahlke, 1956, 1958; Lister, 1993) met *Mimomys savini*. Dit is een knaagdierensoort die voorkwam tot ongeveer 650 ka geleden of MIS 16, terwijl *Arvicola* voorkwam vanaf ongeveer 600 ka geleden of MIS 15. Dit zou inhouden dat Transfesa ouder was dan 600 ka. *Megaloceros savini* is ook bekend van Cúllar de Baza 1 (Azanza & Morales, 1989), een vindplaats met *Arvicola*, die gedateerd is met AAR (Amino Acid Racemisation) als 476 ± 24 ka (Ortiz et al., 2000), wat overeenkomt met MIS 12 of 13. Silva et al. (2008) namen aan dat het terras waar Transfesa zich in bevindt te correleren is met MIS 12.

Transfesa ligt in het +25–30 m terras van de Manzanares, wat vergelijkbaar is met het +23–24 m terras in het Jaramadal. Dat laatste terras is gedateerd nabij de samenvloeiing van de Manzanares en Jarama en wordt gecorreleerd met MIS 8-9 (Moreno et al., 2019). Zo'n 35 km verder naar het zuiden verenigt de Jarama zich met de Taag en nog iets verder ten zuiden daarvan is de vindplaats Pinedo. Een gewei uit het +32–45 m of +25–30 m terras bij Pinedo behoort waarschijnlijk tot dezelfde hertensoort als dat van het Manzanaresdal. Het +25–30 m terras is gedateerd met IRSL (InfraRed Stimulated Luminescence) (> 280 ka, 292 ± 17 ka) en AAR (226 ± 37 ka). Er is dus een paradox: de dateringen plaatsen deze terrassen in MIS 8-9, terwijl de aanwezigheid van het hert zou duiden op een ouderdom van MIS 12 of ouder.

In de laatste jaren is veel meer bekend geworden over de vroege *Megaloceros*-soorten (Van der Made & Tong, 2008; Van der Made, 2015) en de paradox is opgelost (Van der Made, 2018). De volgende tekst is een eenvoudige beschrijving van de terrassen van de Manzanares, de fauna uit die terrassen en het hert *Megaloceros matritensis* in het bijzonder.

MATERIAAL EN METHODES

De methodes, anatomische nomenclatuur en taxonomische classificatie volgen Van der Made & Tong (2008) en Van der Made (2006, 2015, 2018). De meetwaarden in de diagrammen zijn voorheen gebruikt in diagrammen in die publicaties en de herkomst van de gegevens wordt daar aangegeven.

DE VORMING VAN RIVIERTERRASSEN

Erosie is een continu proces en stromend water speelt daar een grote rol in. Rivieren eroderen en transporteren stenen, zand, klei en opgelost materiaal stroomafwaarts, zeewaarts. Als een rivier uitmondt in zee, verliest het stromende water snelheid en kracht om sediment te transporteren. In een stabiele situatie daalt een rivier geleidelijk af naar de zee (Fig. 1A) en het profiel van de rivier heeft de vorm van een hyperbool. Dit wordt wel het evenwichtsprofiel genoemd. Nabij de oorsprong is de helling groter, maar bij de zee is de rivierbodem haast horizontaal. Hoe groter de helling, hoe sterker de erosie, waardoor de oorsprong van een rivier de tendens heeft zich land inwaarts te verplaatsen. Ook andere kenmerken van de rivier veranderen geleidelijk van origine naar monding. De grootte van het sediment in de rivierbedding neemt af vanaf de oorsprong, waar er grote stenen kunnen zijn, tot aan de monding, waar zand en klei overheersen. De vorm van de rivier verandert vaak van vlechtend naar meanderend.

Soms wordt het evenwichtsprofiel verstoord door geologische of klimatologische oorzaken. Bijvoorbeeld, een geologische breuk kan een blok met de daarop stromende rivier opheffen. De rivier zal zich dan insnijden en naar verloop van tijd zal er een nieuw evenwichtsprofiel zijn (Fig. 1B). De ijstijden hebben een cyclisch effect op het profiel van de rivier. De zeespiegeldalingen, tot wel -130 m tijdens de koude periodes, hebben tot gevolg dat de rivier zich dieper insnijdt (Fig. 1C).

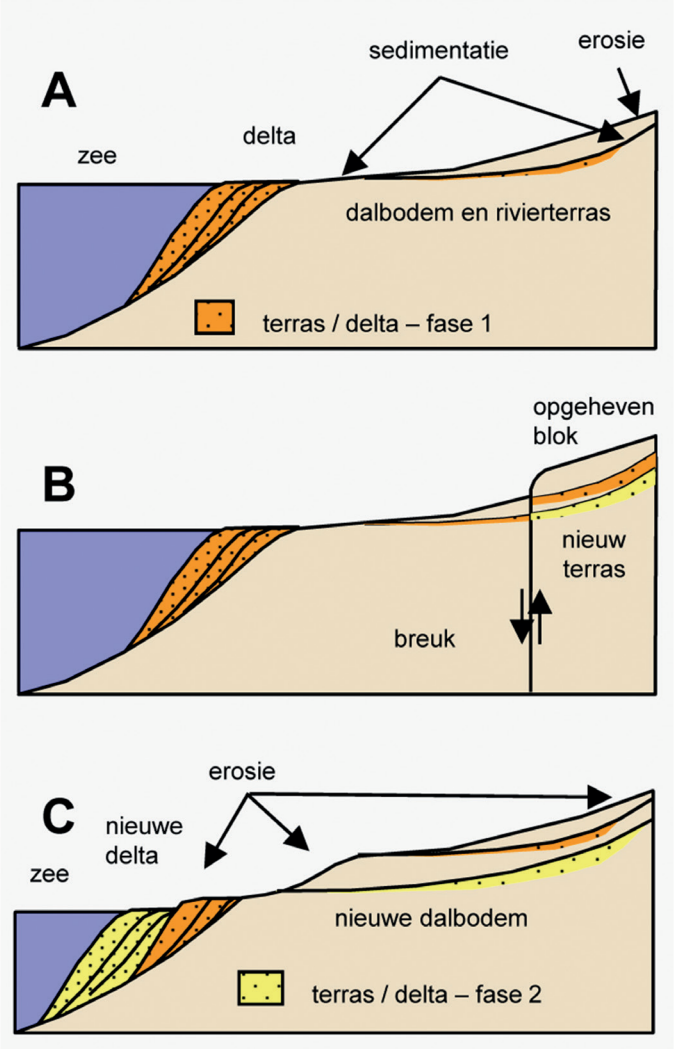
Zelfs op een moment en plaats dat een rivier continu sediment transporteert, is het transport van sedimentpartikels niet continu: ze worden getransporteerd, afgezet, opnieuw geërodeerd en opnieuw afgezet. Bijvoorbeeld, in een meanderende rivier is de stroomsnelheid het grootst in de buitenbochten, waar de rivieroever wordt geërodeerd, terwijl in de binnenbochten de stroomsnelheid daalt en sedimentlagen worden afgezet die hellen naar het midden van het kanaal van de rivier (Fig. 2). Hierdoor verplaatsen de meanders zich stroomafwaarts en eroderen sediment dat dezelfde rivier voorheen heeft afgezet (en eroderen eventueel ook de dalwand). Dit proces van afwisselende erosie en sedimentatie heeft tot gevolg dat resten van kadavers op de oevers en uiterwaarden in de rivier terecht komen en uiteindelijk in de rivierafzettingen fossiliseren.

Als de rivier een evenwichtsprofiel heeft, is er in delen van de rivier geen netto sedimentatie en geen netto erosie (Fig. 3C). Maar tijdens een ijstijd wordt het evenwichtsprofiel verstoord, snijdt de rivier zich dieper in en kunnen delen van de oude dalbodem bewaard blijven als een vlak sedimentlichaam boven de nieuwe dalbodem (Fig. 3D). Bij een nieuw evenwicht wordt een nieuw terras gevormd (Fig. 3E). In het bekken van de Taag worden wel 20 terrassen herkend. De terrassen worden vaak aangeduid met hun hoogte boven het huidige niveau van de rivier. Hoe hoger het terras, hoe ouder. De terrassen in de bekkens van de Taag en andere rivieren worden vaak gecorreleerd met de verschillende glaciale cycli. Dit is niet eenvoudig omdat ook andere geologische processen invloed hebben. De terrassen van verschillende ouderdom hebben verschillende fossiele faunas en die worden gebruikt om die terrassen biostratigrafisch te "dateren".

Geslacht	Synoniem	Typesoort
Megaloceros Brookes, 1828	*Megaloceros* Brookes, 1828	*M. giganteus*
	Megaceros Owen, 1844	*M. giganteus*
	Praedama Portis, 1920	lectotypesoort: *Cervus savini* Dawkins, 1887
	Dolychodoryceros Kahlke, 1956	*Dolichodoryceros suessenbornensis* (Kahlke, 1951)
Soort	Synoniem	Typevindplaats Type
M. giganteus (Blumenbach, 1799)	*Alce gigantea* Blumenbach, 1799	Ierland Geen specifiek stuk was aangegeven of afgebeeld
M. savini (Dawkins, 1887)	*Cervus savini* Dawkins, 1887	Trimingham Holotype: NHM M. 6093; linker afgeworpen gewei
	Cervus (Megaceros) giganteus suessenbornensis Kahlke, 1951	Süssenborn Holotype: IQW 1964/1937, Süss 7075; schedelfragment met linkergewei
M. novocarthaginiensis Van der Made, 2015		Cueva Victoria Holotype: MAC CV-B1-250 en CV-BL1-251; het proximale en iets meer distale deel van een gewei
M. matritensis Van der Made, 2018		Transfesa Mz3, vallei van de Manzanares, Madrid Holotype: MNCN 62382 - rechter mandibula
Megaloceros sp.		Libakos

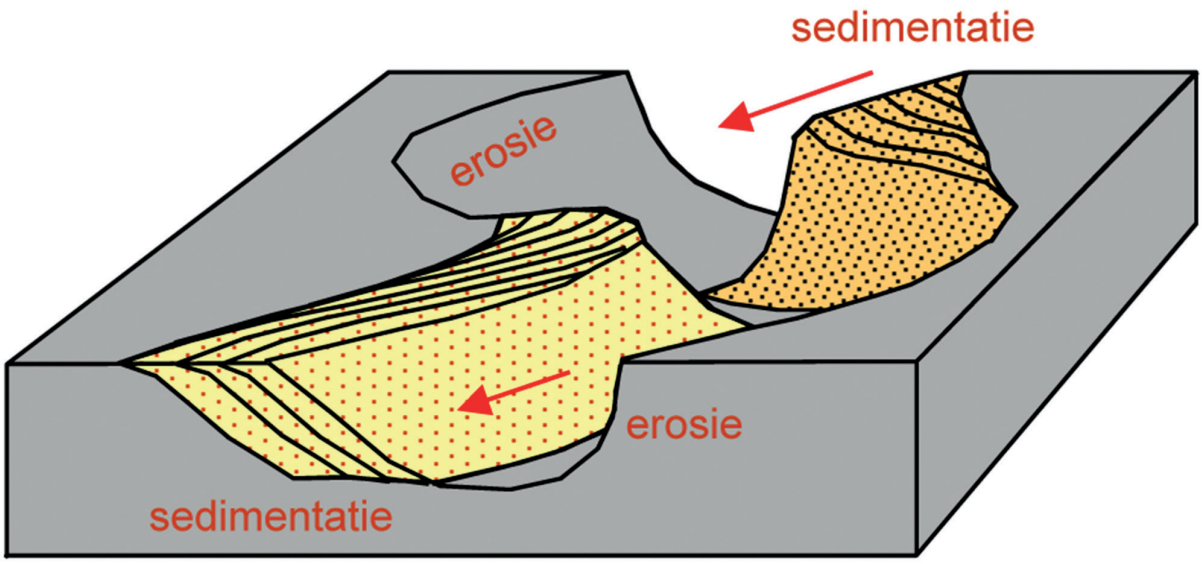
Tabel 1. Classificatie van Megaloceros. *Sommigen beschouwen* Praedama *als een apart geslacht en anderen als een ondergeslacht van* Megaloceros.

Classification of Megaloceros. *Some consider* Praedama *as a different genus, while others consider it to be a subgenus of* Megaloceros.

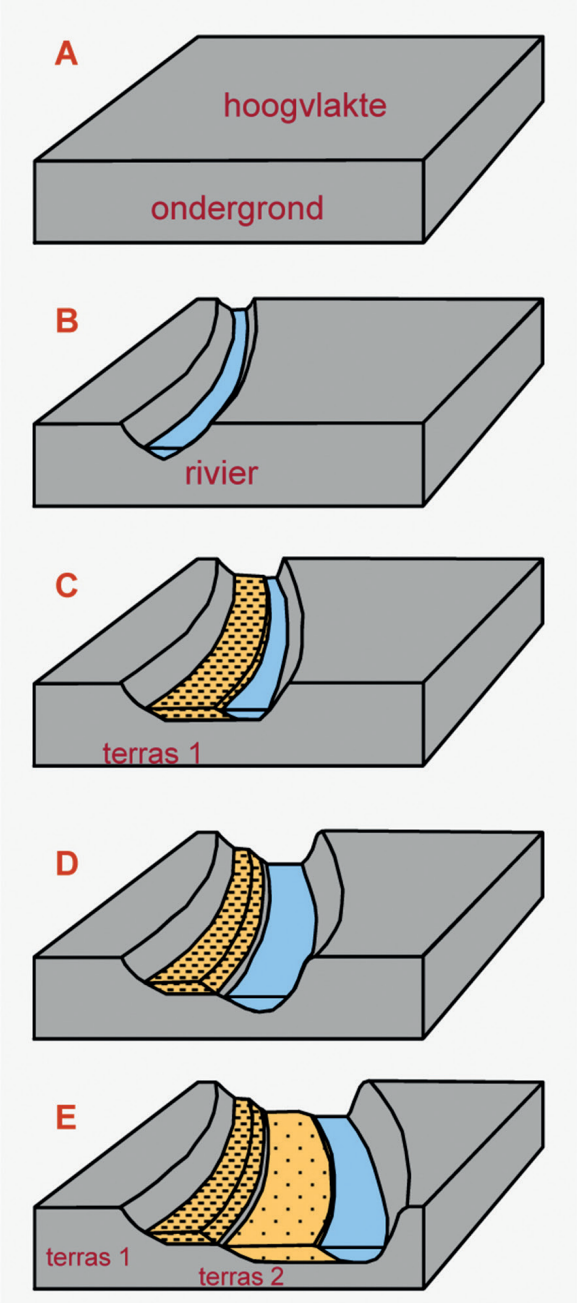


Figuur 1. Het profiel van een rivier, zijn terras en delta. A) Interglaciale situatie met een hoog zeeniveau. B) Glaciale situatie met een laag zee niveau. C) Situatie met een geologische breuk.

The profile of a river, its terrace and delta. A) Interglacial situation with a high sea level. B) Glacial situation with a low sea level. C) Situation with a geological fracture.



Figuur 2. Schema van erosie en sedimentatie in een meanderende rivier.
Scheme of erosion and sedimentation in a meandring river.



Figuur 3. Een rivier erodeert altijd, maar op een bepaalde plaats kunnen erosie en depositie afwisselen. A) Uitgangssituatie: een vlakte. B) Fase van verticale erosie: een rivier snijdt zich in. C) Stabiele fase: de rivier verplaatst zich, erodeert lateraal en zet een rivierterras af. D) Nieuwe erosieve fase: de rivier snijdt zich dieper in. E) Nieuwe stabiele fase: de rivier erodeert lateraal en zet een nieuw rivierterras af.

Overall, a river always erodes, but at a certain place, phases of erosion and deposition may alternate. A) Situation at the beginning: a plain. B) Phase of vertical erosion: a river cuts down. C) Stable phase: the river moves, erodes laterally and deposits a terrace. D) New erosive phase: the river cuts down again. E) New stable phase: the river erodes laterally and deposits a new terrace.

DE TERRASSEN VAN DE MANZANARES

Tijdens het Mioceen was het bekken van Madrid gesloten en zonder uitgang naar de zee. Kleine riviertjes liepen naar een meer in het midden. Aan de rand van het bekken werden klastische sedimenten (conglomeraat, zand en klei) afgezet en in het midden, door verdamping, evaporieten, vooral veel gips (Fig. 4). Hun oorsprong is de opgeloste mesozoïsche en paleogene evaporieten in het achterland. Het miocene klimaat was warm en bevorderde verdamping en neerslag. Het landschap moet een vlakte geweest zijn (schematisch: Fig. 3A). De miocene fauna van Madrid uit de periode van ongeveer 17 tot 9 Ma geleden is goed bekend.

Ongeveer 2,5 Ma geleden, aan het begin van het Pleistoceen, begon de Taag zich in te snijden in dit bekken door terugsnijdende erosie. De Tajuña, Jarama, Manzanares, Henares en andere kleinere rivieren werden gevormd als zijrivieren van de Taag, erodeerden dalen in deze vlakte (Fig. 3B) en vormden terrassen (Fig. 3C-E). De ongeveer 20 terrassen van deze rivieren worden met klimaatcycli gecorreleerd, hoewel er plaatselijk ook andere factoren een rol gespeeld kunnen hebben in hun vorming.

De Manzanares stroomt door het centrum van Madrid en een deel van zijn terrassen zijn onder de bebouwing verdwenen. Verder naar het zuiden kunnen de afzonderlijke terrassen nog in het veld herkend worden. Na de samenvloeiing met de kleine Butarque is er een complicatie door bodemdaling door oplossing van gips in de ondergrond en is het niet mogelijk de afzonderlijke +12–15, +18–20 en + 25–30 m terrassen te onderscheiden. Daarom worden deze afzettingen het Complex Terras van Butarque (CTB) genoemd. In het lagere deel van de Manzanares tot de samenvloeiing met de Jarama is het dal asymmetrisch. Aan de linkerkant is er een klif gevormd door de grijze miocene sedimenten (Fig. 4). De rechterkant heeft een vlakke helling en hier zijn de terrassen, gevormd door gele zanden (Fig. 4).

Aanvankelijk werden weinig verschillende terrassen herkend. In de laatste jaren is er grote vooruitgang geboekt en er worden meer terrassen herkend en die zijn in detail bestudeerd en gekartografeerd. Van groeves en vindplaatsen die sinds lang bekend zijn, weet men nu tot welk terras ze behoren. Het +18–20 m terras is gedateerd en heeft een ouderdom tussen 134 ± 50 en 84 ± 5,6 ka. Het +25–30 m terras is ouder en is vergelijkbaar met het +23–24 m terras in het Jaramadal. Er zijn verschillende dateringen van dat terras juist tegenover de samenvloeiing van de Manzanares en Jarama en die zijn compatibel met een correlatie met isotopenstadia 9 en 10 (Moreno et al., 2019).

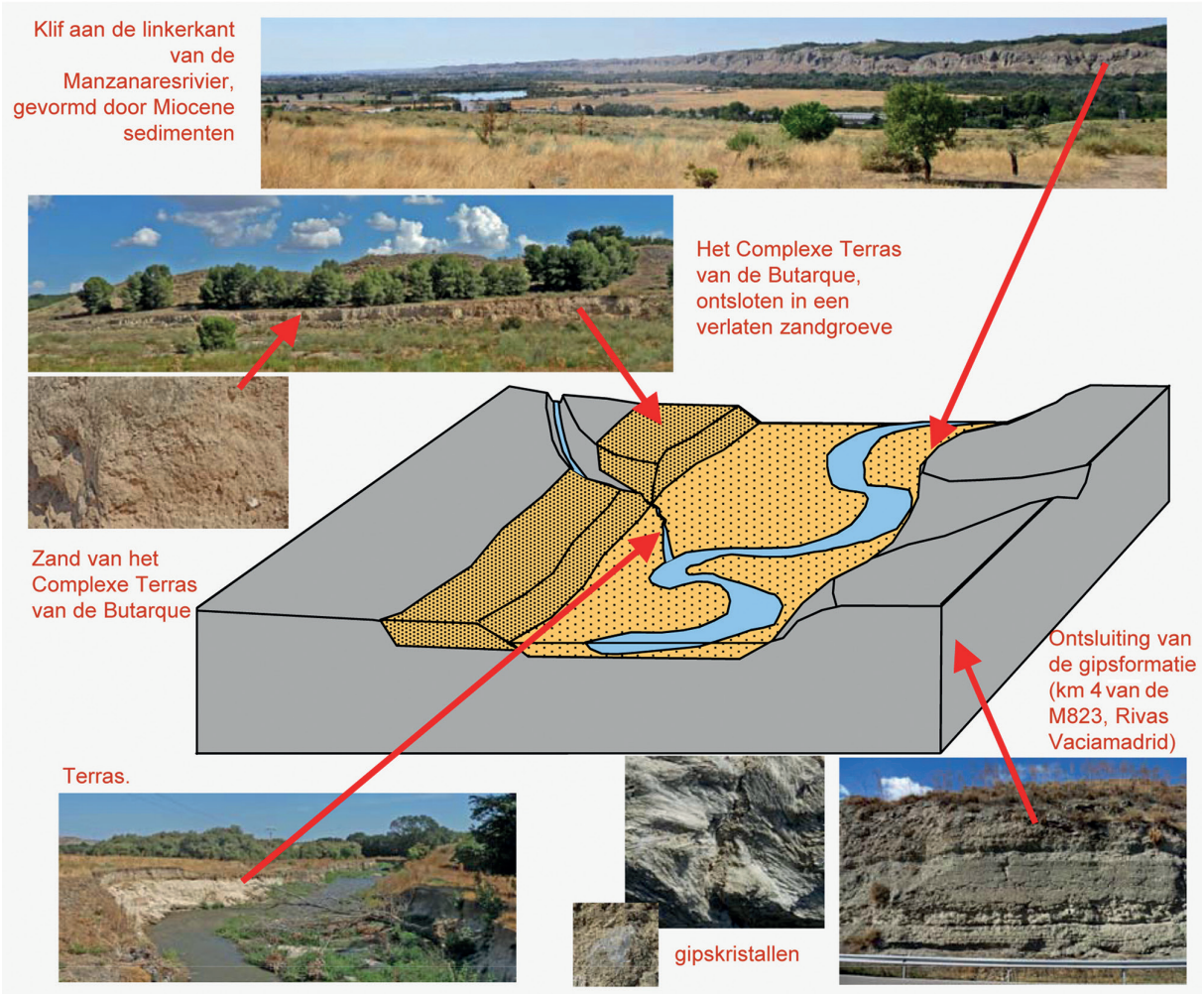
Madrid groeide sterk in de 19de en 20ste eeuw. Er was veel zand en grind nodig voor de constructie. Dat zand en grind werd geleverd door groeves in de sedimenten van de terrassen van de Manzanares. Die groeves zijn nu niet meer actief, maar veel grootschaligere zandwinning vindt nu plaats iets verder weg in het Jaramadal. De oudste groeves zijn nu onzichtbaar door bebouwing. Verder weg zijn de gaten van de groeves nog te zien. In die groeves zijn de terrassen ontsloten. Aanvankelijk werd dat zand met schop en houweel afgegraven en gezeefd om grind en zand te scheiden. Al in de 19de eeuw werden fossielen en stenen werktuigen gevonden. Een bekende vindplaats uit die tijd heet San Isidro. Als interessante vondsten gedaan werden, werden soms doelgerichte opgravingen gedaan. De vondsten werden in eerste instantie door de werklui gedaan (Fig. 5). Gedurende een periode was er een “archeologische brigade” die de groeves langsging om die vondsten te verzamelen. Het is niet verwonderlijk dat de fossielen vaak grote, gemakkelijk te herkennen stukken zijn: resten van olifanten, schedels van oerossen en andere grote stukken zoals metapoden van oerossen en paarden. In de laatste 15-20 km van de Manzanares voor de samenvloeiing met de Jarama zijn veel groeves te zien die niet meer geëxploiteerd worden.

Er zijn tientallen archeologische vindplaatsen in de groeves van het Manzanaresdal. In sommigen zijn duizenden stenen werktuigen verzameld. Het aantal fossielen van dezelfde vindplaatsen is meestal heel veel kleiner. Ook in het Jaramadal zijn er veel vindplaatsen. Recenter zijn er veel methodologische opgravingen geweest. In de collecties van die opgravingen zijn er ook fragmenten van botten en kleinere fossielen. Er wordt ook gezeefd om microfossielen te vinden (knaagdieren, insectivoren, vleermuizen, haasachtigen).

DE FOSSIELE ZOOGDIEREN UIT DE TERRASSEN VAN DE MANZANARESRIVIER

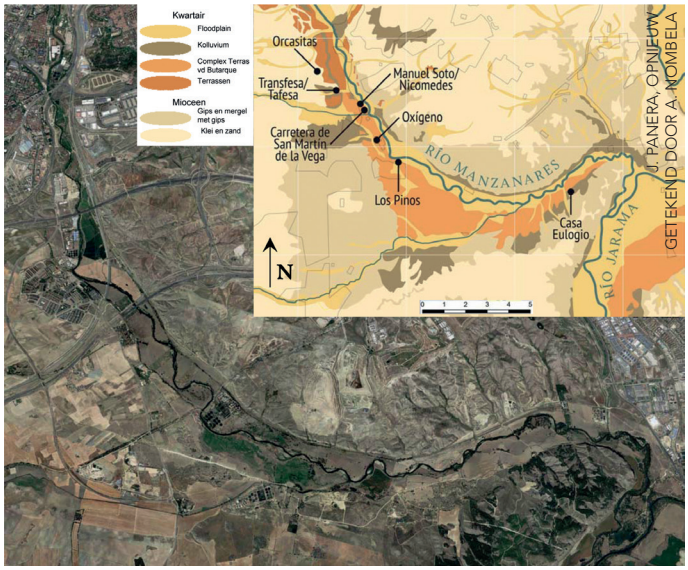
Er zijn veel vindplaatsen met fossielen in het Manzanaresdal (Sesé & Soto, 2002). De positie van de vindplaatsen die hier relevant zijn, zijn aangegeven in Fig. 6. Die fossielen zijn terechtgekomen in het Museo de San Isidro (MSI), het Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN) en het Museo Arqueológico Nacional (MAN), alle in Madrid. Er is ook een kleine collectie in het Museu d’Arqueologia de Catalunya in Barcelona (MACB). Spectaculaire stukken zijn een deel van een skelet met schedel van *Elephas (Palaeoloxodon) antiquus* uit de vindplaats Transfesa dat te zien is in het MNCN, de schedel van dezelfde soort uit Orcasitas (Fig. 7) en een complete en een halve schedel van *Coelodonta* die te zien zijn in het MSI. Ook de oeros is een veel voorkomend element en schedels zijn te zien in het MNCN (Fig. 7), MSI en MACB.

Van speciaal belang hier is de opgraving in 1958 van de schedel en een deel van het skelet van *Elephas antiquus* op het terrein van een bedrijf dat Transfesa heet (later Tafesa) nabij Villaverde (gemeente Getafe) (Menéndez & Aguirre, 1958). De opgraving was in de eenheid Mz1 van het +25–30 m terras van de Manzanares (Silva Barroso et al., 2010). Er werd ook opgegraven op een andere plaats niet ver weg in de hogere eenheid Mz3 van hetzelfde terras en er werd een pollenprofiel bestudeerd uit eenheid Mz0. In 1996 was er weer een opgraving en die was in eenheid Mz2. Die opgravingen hebben ook andere zoogdiersoorten opgeleverd, botten met snijsporen en stenen werktuigen. Een andere belangrijke opgraving was in 1959 in de groeve van Orcasitas (nu een wijk van Madrid) van een olifantenschedel, andere zoogdierfossielen en stenen werktuigen. In verschillende groeves van hetzelfde terras en in het Complex Terras van Butarque zijn toevalsvondsten gedaan.



Figuur 4. Schematisch model van de geologie en foto's van het Manzanaresdal.
Schematic model of the geology and photographs of the Manzanares valley.

*Figuur 5. Vondst van de schedel van een oeros (*Bos primigenius*) in de groeve Los Rosales in het jaar 1933.*
*Discovery of a skull of an auerochs (*Bos primigenius*) in the Los Rosales quarry in the year 1933.*



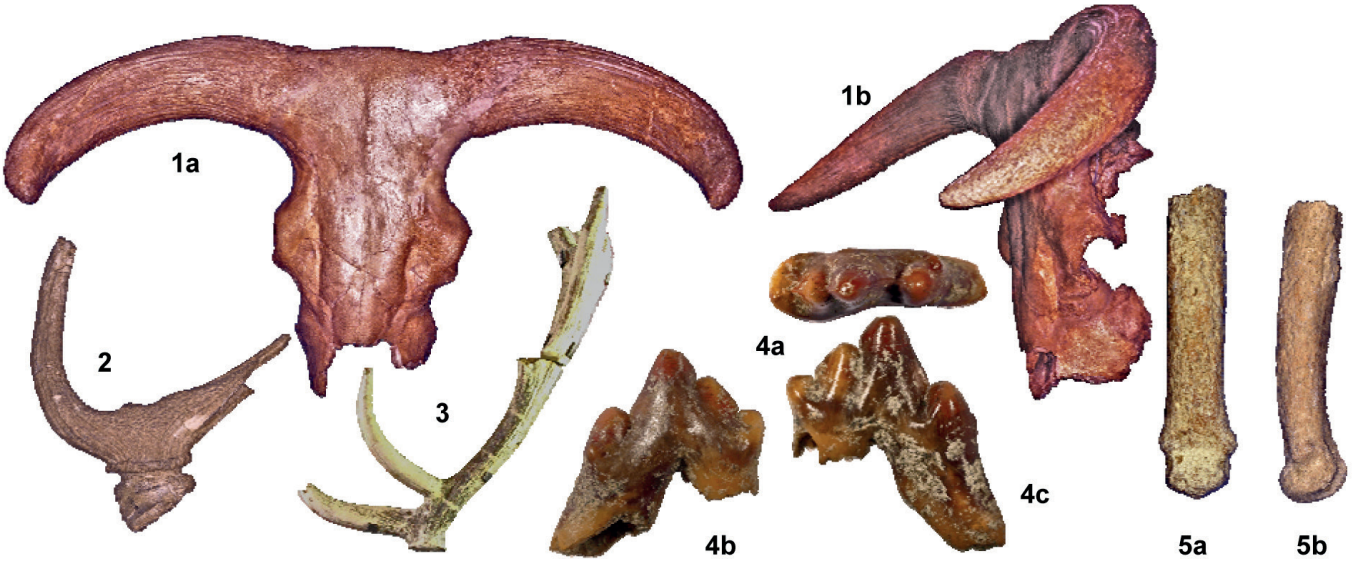
Figuur 6. Het lagere deel van het Manzanaresdal, cartografie van dit gebied en de vindplaatsen van Megaloceros matritensis.

The lower part of the Manzanares valley, cartography of this area and the localities with Megaloceros matritensis.

Op basis van de olifantenresten werd de ouderdom van Transfesa en het terras waarin die vindplaats zich bevindt, ingeschat als Riss-Würm (Eemien) (Meléndez, 1958). Het hert werd geïdentificeerd als *Praedama* (De Andrés & Aguirre, 1975) of *Dolichodoryceros savini* (= *Megaloceros savini*), wat leidde tot de interpretatie van de ouderdom als Elsterien (Aguirre, 1989). Later werd bekend dat deze soort voorkomt in Cúllar de Baza 1 (Azanza & Morales, 1989), gedateerd met AAR als 476 ± 24 ka (Ortiz et al., 2000). Silva et al. (2008) correleerden het terras van Transfesa met MIS 12. De vindplaats in het niveau Mz2 werd gedateerd met TL (Thermoluminescentie) als 106,398 ±8,58 ka (Millán & Beneítez, 2010), wat overeenkomt met MIS 5 en het Eemien, maar deze ouderdom werd in twijfel getrokken op basis van het hert, de kenmerken van de lithische industrie en de eerste resultaten van dateringen van vergelijkbare terrassen in het Taagdal en elders (Baena et al., 2010).

Fossielen uit Transfesa en andere vindplaatsen in het +25-30 m terras en uit groeves in het Complex Terras van Butarque werden aanvankelijk geclassificeerd als *Cervus elaphus*, *Dama* of *Megaceros* cf. *giganteus*, maar behoren tot dezelfde soort als het hert van Transfesa (Van der Made & Tong, 2008). De fossiele zoogdierfauna uit deze vindplaatsen bestaat uit: *Microtus* sp., *Oryctolagus cuniculus*, *Panthera spelaea*, *Elephas antiquus*, *Mammuthus*, *Equus hydruntinus*, caballoïde *Equus* (*E. ferus*?), *Stephanorhinus hemitoechus*, *Sus scrofa*, *Dama* sp., *Megaloceros*, *Bos primigenius* (Fig. 7) (Van der Made, 2018). *Elephas antiquus* is de soort die in de meeste van deze vindplaatsen gevonden is, maar is geen goede aanwijzing voor een precieze ouderdom, omdat deze soort gedurende het grootste deel van het Midden- en Laat-Pleistoceen voorkwam. Sommige van de andere soorten geven relevante informatie over de ouderdom van deze vindplaatsen en het +25-30 m terras. Caballoïde *Equus* kwam voor in Europa vanaf 500 of 600 ka geleden. *Stephanorhinus hemitoechus* verscheen pas ongeveer 450 ka geleden in Europa, maar kan alleen met zekerheid geïdentificeerd worden in sommige vindplaatsen in het Manzanaresdal en meestal zijn de rhinoceros-resten niet identificeerbaar op soortniveau. De aanwezigheid van *Equus hydruntinus* suggereert een maximum ouderdom van minder dan 400 ka. *Mammuthus* werd gedetermineerd als *M.* cf. *primigenius* (MIS 6 tot 2), maar zou eventueel een late *M. trogontherii* kunnen zijn (MIS 8).

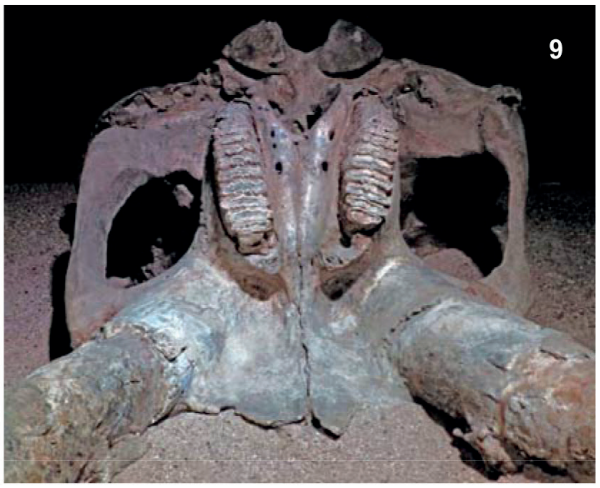
Een jongere vindplaats is Arroyo Culebro in het Complex Terras van Butarque, waar behalve *E. antiquus*, caballoïde *Equus* en *Bos/Bison*, ook *Coelodonta*, *Megaloceros giganteus* en *Cervus elaphus* gevonden zijn. Verschillende andere groeves hebben een soortgelijke fauna (Fig. 7). *Coelodonta* verscheen voor het eerst in West-Europa in het Elsterien, maar pas ongeveer rond 150 ka geleden in Spanje (MIS 6). Recente dateringen zijn 120,541± 6,851 ka (Optical Stimulated Luminescence [OSL]) en 133±28 en 105±10 ka (AAR) (Rubio-Jara & Panera Gallego, 2018). Dit deel van het CTB correspondeert waarschijnlijk met het +18-20 m terras van de Manzanares. Er zijn verschillende andere vindplaatsen in dit terras die zo'n fauna hebben. Een recente archeologische opgraving was op een terrein van het bedrijf Preresa, een andere vindplaats van ongeveer deze ouderdom. De fauna van deze vindplaats is: *Bufo bufo*, *Epidalea calamita*, *Hyla* sp., *Pelobates cultripes*, *Pelophylax perezi*, *Timon lepidus*,


1a
1b
2
3
4a
4b
4c
5a
5b

6

7

8


9

10

14

11

12

13

Psammodromus algirus, *Natrix maura*, *Coronella* sp., *Vipera latastei*, *Mammuthus primigenius / Elephas antiquus*, *Eliomys quercinus*, *Arvicola sapidus, Cricetulus (Allocricetus) bursae, Microtus cabrerae, Microtus duodecimocostatus, Apodemus* sp., *Oryctolagus cuniculus*, *Erinaceus europaeus*, *Crocidura russula*, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Panthera spelaea*, *Meles meles*, *Equus ferus*, *Haploidoceros mediterraneus*, *Capreolus*, *Bos/Bison* (Fig. 7) (Van der Made & Mazo, 2014; Blain & Sesé, 2015).

Er zijn nog jongere terrassen: +12-15 m, +11-12 m, gedateerd 40±2,7 ka en 40,2±4,6 ka, en het +8 m terras 23,8-29,6 ka (Rubio-Jara & Panera Gallego, 2018). Deze terrassen en hun fauna zijn van minder belang hier.

MEGALOCEROS MATRITENSIS VAN DE TERRASSEN VAN DE MANZANARES

Het hert van Transfesa, dat toegeschreven werd aan *Praedama* sp. (De Andrés & Aguirre, 1975), *Dolichodoryceros savini* (Aguirre, 1989) en *Megaloceros savini* (Mazo, 2010), is uiteindelijk beschreven als de nieuwe soort *Megaloceros matritensis* (Van der Made, 2018) (Fig. 8). In totaal zijn er in Transfesa drie verschillende vindplaatsen in drie verschillende niveaus en zeven andere vindplaatsen (Fig. 6) met deze soort. Alle liggen in het +25-30 m terras of in het Complex Terras van Butarque en het is te verwachten dat ze alle van ongeveer dezelfde ouderdom zijn. De vindplaats Oxigeno in het CTB is gecorreleerd met het +18-20 m terras en Laat Pleistoceen (Rubio-Jara et al., 2016) of met het Midden Pleistoceen (Rubio Jara & Panera Gallego, 2018). Bovendien is de soort zeer waarschijnlijk aanwezig in Pinedo.

MAURICIO ANTÓN

Figuur 8. Megaloceros matritensis.

Figuur 7. 1) Bos primigenius *schedel (MNCN) uit Villaverde: frontaal en links-lateraal aanzicht. 2)* Dama *sp. rechter gewei uit Orcasitas (MAN 73/58): mediaal aanzicht. 3)* Cervus elaphus *gewei uit Arenero de Salmedina (MSI). 4)* Panthera spelaea *linker D_3 uit Preresa (MAR 04-37-426): occlusaal, buccaal en linguaal aanzicht. 5)* P. spelaea *distale metapode uit Arnero de Manuel Soto (MSI AM62/9849): anterieur en lateraal aanzicht. 6)* Megaloceros matritensis *linker maxilla met P^2-M^3 uit Arenero de Manuel Soto (MSI AM62-4386): occlusaal aanzicht. 7)* Equus hydruntinus *linker M_1 uit Arenero Los Pinos (MAN 15 IV 61), occlusaal aanzicht. 8)* Equus *sp. (*E. ferus*?) rechter M uit Taller de Ferrocarril (MNCN 48494), occlusaal aanzicht. 9)* Elephas (Palaeoloxodon) antiquus *schedel uit Orcasitas (MSI): onderaanzicht. 10)* Meles meles *schedel uit Preresa (MAN 04-37-144): onderaanzicht. 11)* E. hydruntinus *linker MtIII uit Arernero del Quemadero (MSI AQ73/98834): vooraanzicht. 12)* Equus *sp. (*E. ferus*?) linker McIII uit La Aldehuela (MSI AAL64/41299): vooraanzicht. 13)* Haploidoceros mediterraneus *uit Preresa (MAN): schedelresten, linker en rechter geweien, rechter mandibula met M_{2-3}, wervels en ribben (foto: M. Torquemada). 14)* H. mediterraneus *reconstructie door Mauricio Antón naar aanwijzingen van JvdM.*

1) Skull of Bos primigenius *(MNCN) from Villaverde: frontal and left-lateral views. 2) Right antler of* Dama *sp. from Orcasitas (MAN 73/58): medial view. 3) Antler of* Cervus elaphus *from Arenero de Salmedina (MSI). 4) Left D_3 of* Panthera spelaea *from Preresa (MAR 04-37-426): occlusal, buccal and lingual views. 5) Distal metapodial of* P. spelaea *from Arenero de Manuel Soto (MSI AM62/9849): anterior and side views. 6)* Megaloceros matritensis *left maxillary with P^2-M^3 from Arenero de Manuel Soto (MSI AM62-4386): occlusal view. 7)* Equus hydruntinus *left M_1 from Arenero Los Pinos (MAN 15 IV 61), occlusal view. 8)* Equus *sp. (*E. ferus*?) right $M_{1/2}$ from Taller de Ferrocarril (MNCN 48494), occlusal view. 9)* Elephas (Palaeoloxodon) antiquus *skull from Orcasitas (MSI): lower view. 10) Skull of* Meles meles *from Preresa (MAN 04-37-144): view from below. 11) Left Mt III of* E. hydruntinus *from Arenero del Quemadero (MSI AQ73/98834): anterior view. 12) Left Mc III of* Equus *sp. (*E. ferus*?) from La Aldehuela (MSI AAL64/41299): anterior view. 13)* Haploidoceros mediterraneus *from Preresa (MAN): skull fragments, left and right antlers, right mandible with M_{2-3}, vertebras and ribs (photograph: M. Torquemada). 14) Reconstruction of* H. mediterraneus *by Mauricio Antón following indications by JvdM.*

De geweien zijn het gemakkelijkst te herkennen. Ze hebben een afgeplatte oogtak (Fig. 9H), terwijl de meeste herten een oogtak hebben met een min of meer ronde doorsnede. Een platte oogtak is als in *Megaloceros* (Fig. 9A) en *Sinomegaceros*. De oogtak helt mediaal (naar het midden) (Fig. 9H), net als in *M. savini* (Fig. 9F) en *M. novocarthaginiensis* (Fig. 9G) en de *Megaloceros* uit Libakos (Fig. 9I), terwijl het vlak van de oogtak naar lateraal helt (naar buiten) in *M. giganteus* (Fig. 9E). In het Oost-Aziatische geslacht *Sinomegaceros* is de afgeplatte oogtak verticaal en transversaal gericht. Het distale deel van het gewei is vertakt (Fig. 9B), net als in *M. savini* (Fig. 9D), terwijl het palmaat is in *M. giganteus* (Fig. 9A) en *Sinomegaceros*. Er is een "middentak" (Fig. 9B), een vooruit gerichte tak tussen de oogtak en een naar achter gerichte kleine tak. Dit is net als in de andere soorten van *Megaloceros* (Fig. 9B, C, D, I), terwijl *Sinomegaceros* zo'n tak mist.

Een belangrijk kenmerk van de "reuzenherten" is pachyostosis, de verdikking van de botten door de vorming van extra botlaagjes. Dit is het best te zien op plaatsen in de schedel waar het bot gebroken is en vooral in de mandibula. In de mandibula gaat pachyostosis gepaard met een verandering van de proporties: de mandibula is dikker in verhouding tot zijn diepte, wat te zien is in diagrammen met de diepte (D) en breedte (W) van de mandibula, of door het berekenen van de robuustheidindex 100xD/W (Fig. 10). De robuustheid verandert van onder de M_3 naar onder de P_2 en dat gebeurt niet in iedere soort op dezelfde manier. Er zijn ook verschillen tussen de proporties van de mandibula en het gebit, te zien in de indices 100xD/DTa en 100xW/DTa, waarin DTa de breedte is van de eerste lob van de kies boven dit stuk van de mandibula (Fig. 10). Als de mandibula's van *Cervus*, *Dama* en *Capreolus* als normaal beschouwd worden, zijn die van *Megaloceros*, *Megaceroides* (ook wel *Praemegaceros*), *Sinomegaceros* en *Eucladoceros* robuust. Dit zijn allen reuzenherten, maar of ze allen verwant zijn en in een tribus Megacerini horen, is thema van discussie. De mandibula's uit de terrassen van de Manzanares die voorheen aan *Dama* en *Cervus* toegeschreven zijn, zijn duidelijk te robuust voor deze geslachten (Fig. 10). Ze zijn robuust als de mandibula's van de reuzenherten, hoewel die van *Sinomegaceros* en *Megaceroides algericus* nog veel robuuster zijn. In vergelijking met de "normale" herten lijkt de robuustheid voornamelijk veroorzaakt te zijn door een toename van de breedte van de mandibula ten opzichte van de diepte en de breedte van de kies erboven. Wat dit betreft is *Megaloceros giganteus* apart, omdat de mandibula ondieper is ten opzichte van de kies erboven.

De bovengenoemde kenmerken karakteriseren *M. matritensis* als een reuzenhert (mandibula) en in het bijzonder als *Megaloceros* (platte oogtak). De helling van de oogtak is als in sommige van de *Megaloceros*-soorten.

De *Megaloceros*-soorten verschillen in maat. De geweien hebben veel variatie door de leeftijdsverschillen, maar maatverschillen zijn goed te zien in de botten en het gebit. De M_3 is het meest voorkomende element en is in dit opzicht ideaal voor de vergelijking. Een probleem kan zijn dat de gebitsproporties aangepast kunnen zijn aan het dieet. Hierover later meer. De maat van de M_3 van *M. giganteus* is veel groter dan die van de andere *Megaloceros*-soorten en de M_3 van *M. matritensis* is de kleinste. Als de vindplaatsen in volgorde van ouderdom geplaatst worden, is er een afname van de maat van *M. novocarthaginiensis* naar *M. savini* naar *M. matritensis* (Fig. 11).

Deze verschillen in maat zijn ook te zien in andere kiezen en botten. De breedte van de metapodia is gerelateerd aan het lichaamsgewicht, terwijl de robuustheid waarschijnlijk een aanpassing is aan de locomotie. De lengte is dus niet zo'n goede indicatie voor het lichaamsgewicht. Hoewel er minder metacarpalia zijn van de meeste *Megaloceros*-soorten en de variatie dus niet goed bekend is, zijn ze altijd slank en meestal smal, terwijl er veel zijn van *M. giganteus*; die zijn altijd robuuster en meestal breder (DTdf) dan die van der andere soorten (Fig. 12) De metacarpalia van *M. novocarthaginiensis* zijn groter dan die van *M. matritensis*.

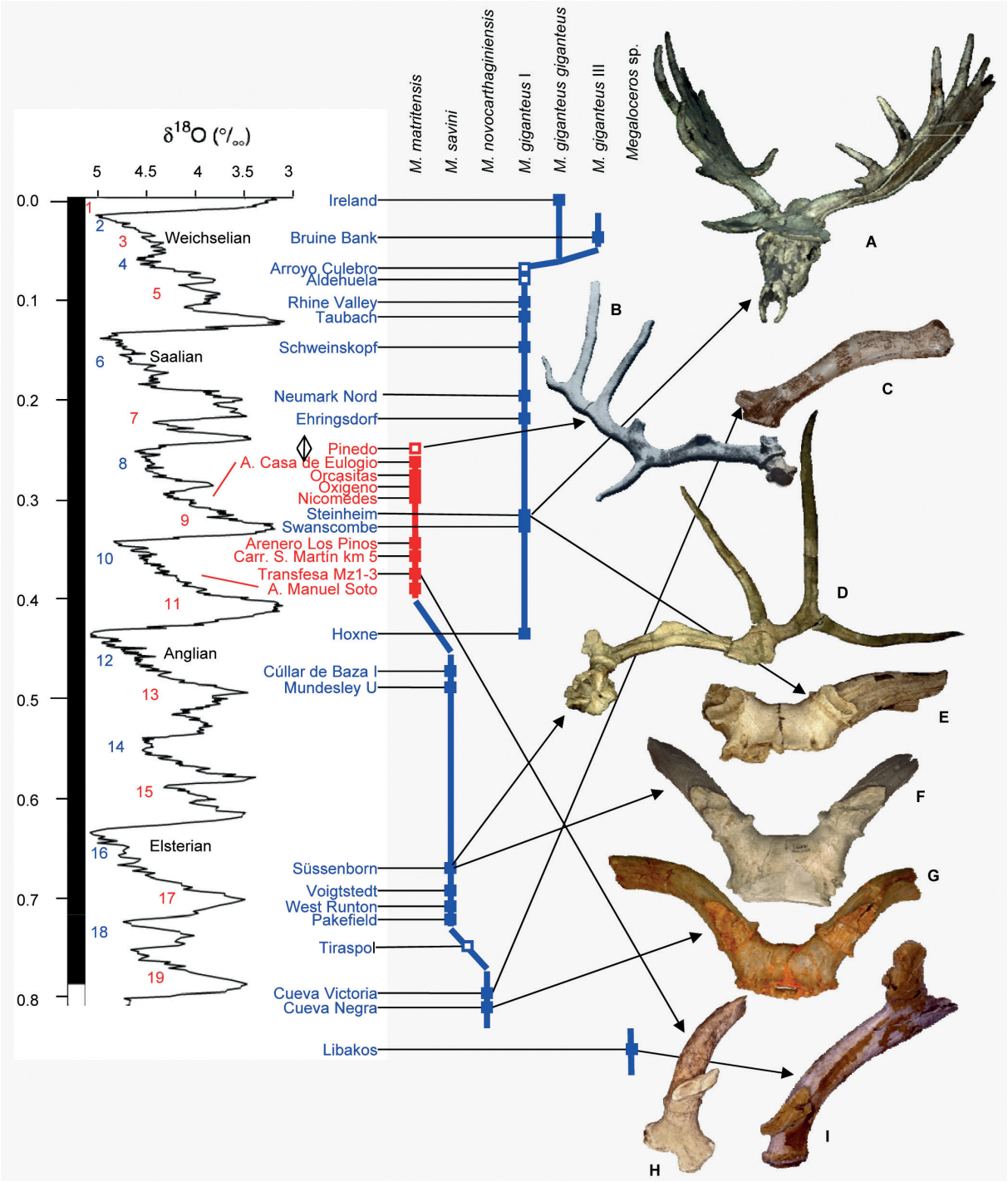
De hoogte van de oorsprong van de oogtak neemt af in *Megaloceros*. Doordat er verschillen in de maat van de soorten zijn, is dit niet zo goed direct te zien, maar dit is duidelijker met een index die corrigeert voor de maat. Hier wordt de index 100Hext/DTb gebruikt (Fig. 13). De oorsprong van de oogtak is in *M. matritensis* over het algemeen lager dan in *M. savini* en is duidelijk lager dan in *M. novocarthaginiensis*.

Deze kenmerken laten zien dat *M. matritensis* verschillend is van de andere soorten van dit geslacht. Deze soort was de laatste van een evolutielijn binnen *Megaloceros* naar een steeds kleiner lichaamsgewicht en was tijdgenoot van de eerste *M. giganteus*, die veel groter was. In het Manzanaresdal komt die laatste soort ook voor, maar alleen in vindplaatsen die jonger zijn. Het is niet bekend of beide soorten sympatrisch waren in het Manzanaresdal. Het is waarschijnlijk dat ze verschillende ecologische aanpassingen hadden. Kenmerken van *M. matritensis* duiden op een unieke ecologische aanpassing.

ECOLOGISCHE AANPASSINGEN VAN *M. MATRITENSIS*

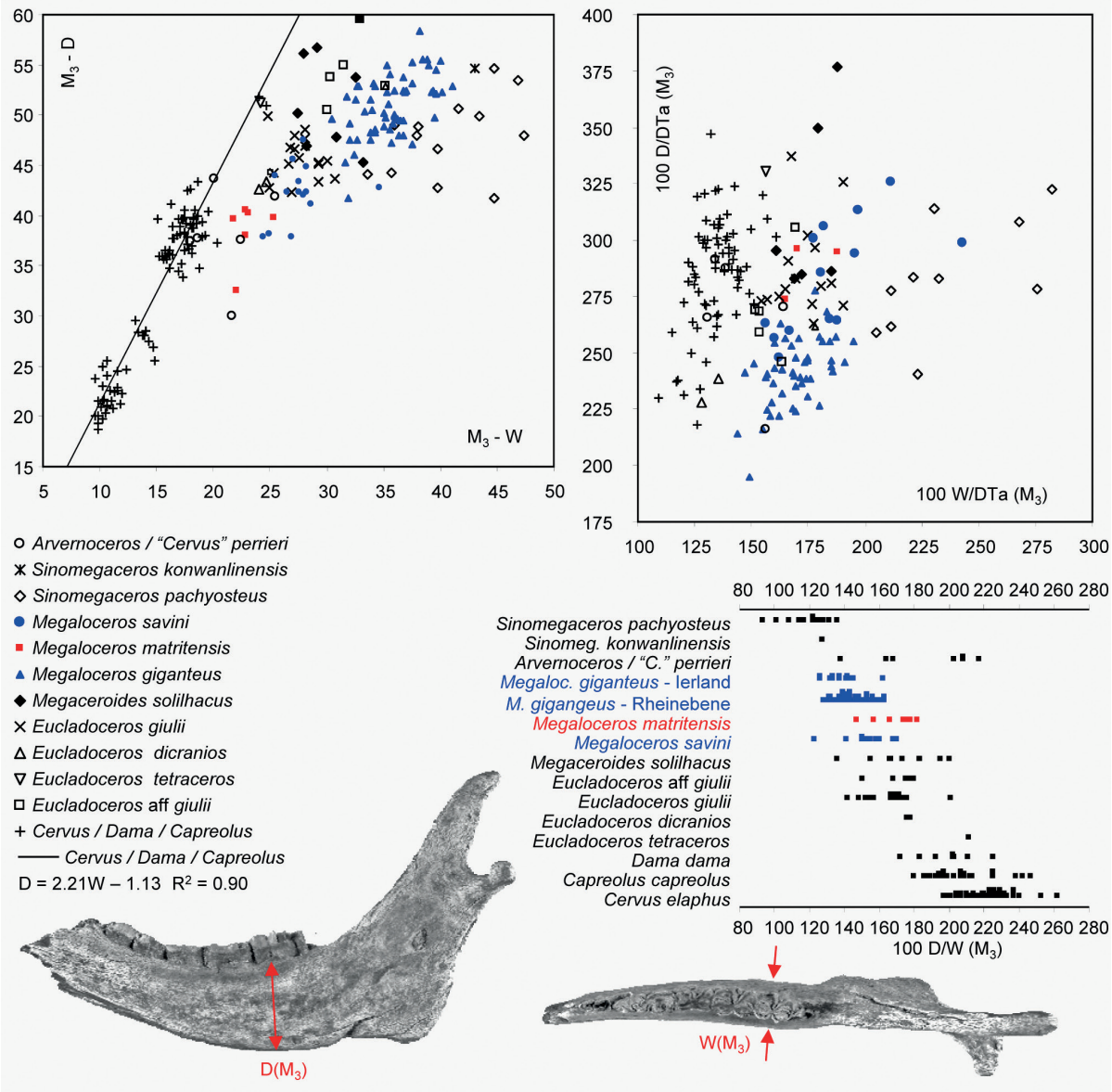
De condylus van de mandibula van *M. matritensis* is in een lage positie (Fig. 14). Als referentie wordt de lijn door de dalen van de M_1 en M_3 genomen, en de hoogte (H) van de condylus is de afstand tot deze lijn. De afstand (L) van de projectie van de condylus op deze lijn tot de voorkant van de M_1 is een andere relevante maat. De verhouding tussen deze twee maten is indicatief voor de functionele hoogte van de condylus. De condylus van *M. matritensis* is duidelijk lager dan van alle mandibula's van *M. giganteus* uit een monster van de Rijnsedimenten en lager dan die van *Cervus* en *Dama*. De functionele hoogte is vergelijkbaar met die in verschillende *Sinomegaceros*-soorten.

De condylus is het punt waar de mandibula met de schedel articuleert. Als de kaken gesloten worden, draait de mandibula ten opzichte van dit punt. Als de condylus laag is, sluiten de kaken zich als een schaar: als achter de kaken al bijna gesloten zijn, zijn ze voor nog wijd open. Het effect is, dat voedsel tussen de kaken eerst achter geplet of geknipt wordt en pas later voor. Als gevolg daarvan wordt de hele



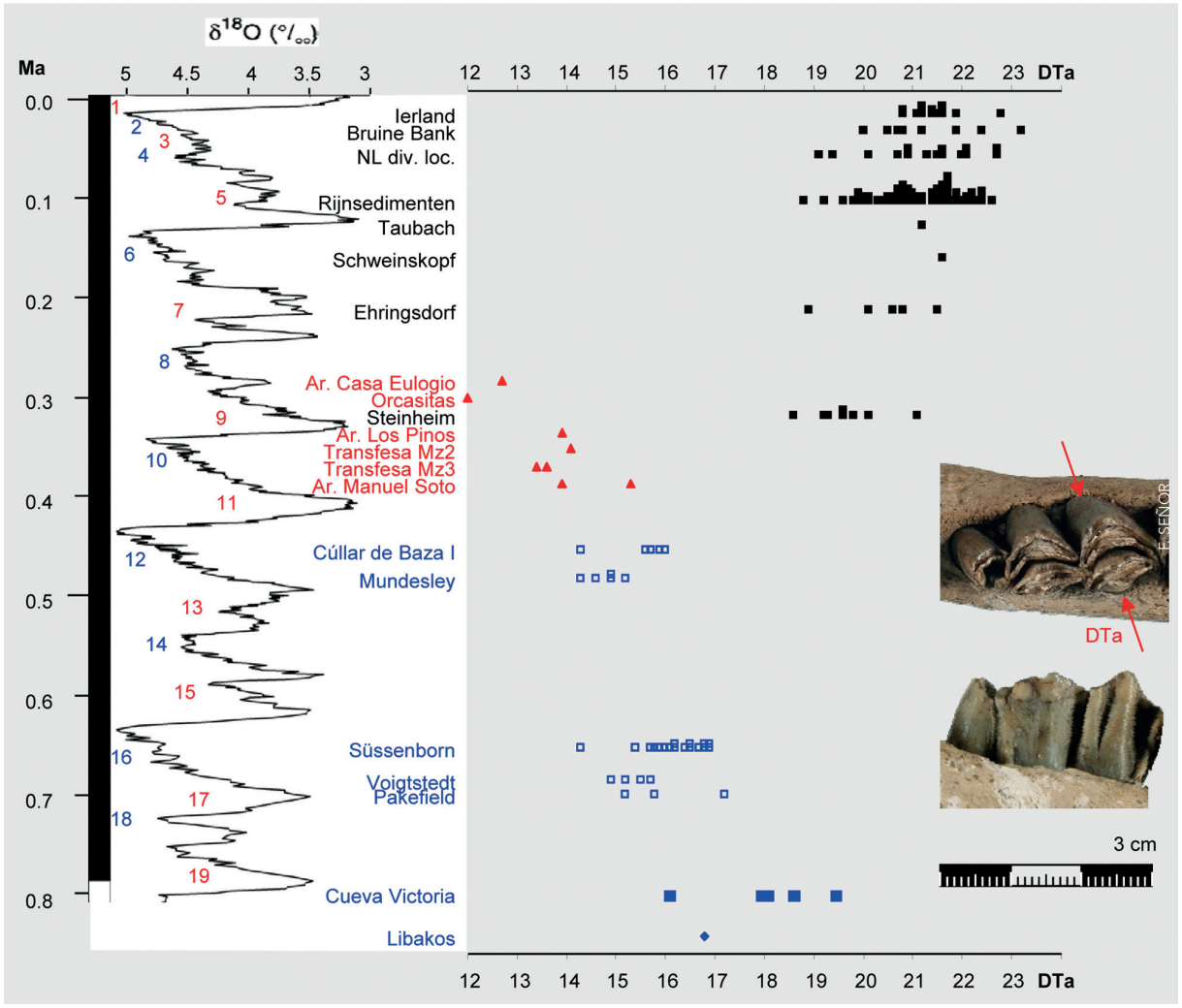
Figuur 9. De soorten Megaloceros*, hun verspreiding in de tijd en hun vindplaatsen naar geschatte ouderdom (Libakos 1,2-1,4 Ma). Geweien van:* M. giganteus antecedens *uit Steinheim (A schedel SMNS; E SMNS 11962);* M. matritensis *uit Pinedo (B foto Martín Aguado, 1962, fig. 4) en Transfesa (H MNCN 62761),* M. savini *uit Süssenborn (D IQW 1964/1937 Süss 7075; F IQW 1964/2128 6652),* M. novocarthaginiensis *uit Cueva Victoria (C MAC CV-BL1-250 en CV-BL1-251) en Cueva Negra (G UM 3kl);* Megaloceros *sp. uit Libakos (I TUC E/S:L-Cg:g-1).*

The species of Megaloceros*, their distribution in time and the localities where they were found, arranged according to their estimated ages (Libakos 1.2-1.4 Ma). Antlers of:* M. giganteus antecedens *from Steinheim (A SMNS; E SMNS 11962);* M. matritensis *from Pinedo (B photograph Martín Aguado, 1962, fig. 4) and Transfesa (H MNCN 62761),* M. savini *from Süssenborn (D IQW 1964/1937 Süss 7075; F IQW 1964/2128 6652),* M. novocarthaginiensis *from Cueva Victoria (C MAC CV-BL1-250 and CV-BL1-251) and Cueva Negra (G UM 3kl);* Megaloceros *sp. from Libakos (I TUC E/S:L-Cg:g-1).*



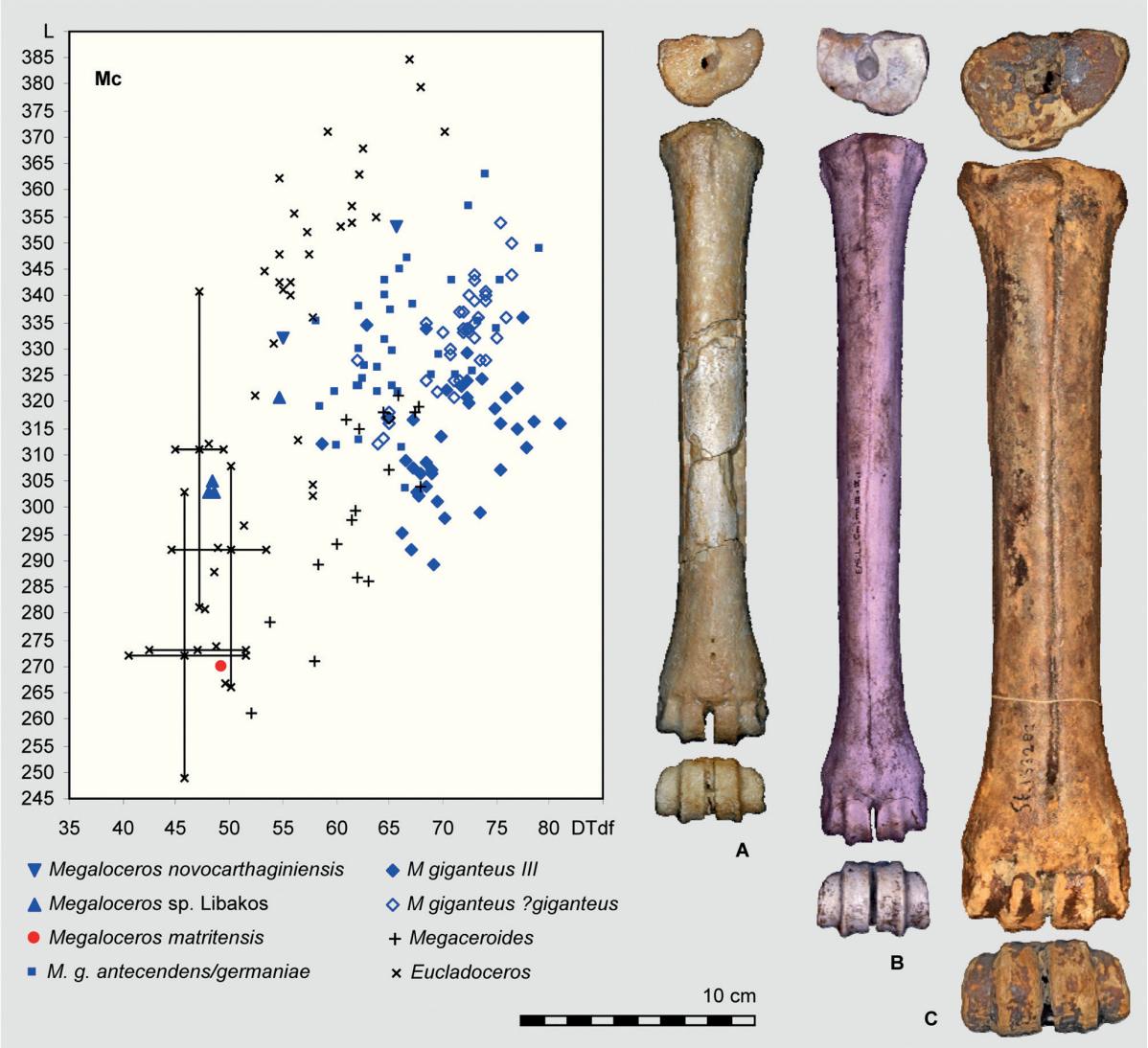
Figuur 10. Proporties van de mandibula onder de M_3: bivariaat diagram breedte (W) en diepte (D); bivariaat diagram van de diepte en breedte van de mandibula ten opzichte van de breedte van de voorste lob van de M_3 (100 D / DT(M_3) en 100 W / DT(M_3)); en als de index (100 D/W). Arvernoceros *en/of* "Cervus" perrieri *uit Perrier;* Sinomegaceros konwanlinensis *uit Gongwangling;* S. pachyosteus *uit Zhoukoudian (Choukoutien);* M. savini *uit Voigtstedt, Süssenborn, East Runton and Mundesley;* Megaloceros matritensis *uit Madrid (Transfesa, Oxigeno, "colleccion Sta. Olalla", de groeves Casa de Eulogio, Manuel Soto, Nicomedes);* M. giganteus *uit de Rijnsedimenten ("Rheinebene" te Eich, Gimbsheim, etc.) en Ierland;* Eucladoceros giulii *uit Untermassfeld;* Eucladoceros tetraceros *uit East Runton,* E. dicranios *uit Valdarno en* Eucladoceros *sp. from Lakhuti; recente* Cervus elaphus, Dama dama *en* Capreolus capreolus *uit Spanje, en twee fossiele* Cervus elaphus *en één* Capreolus *uit Zhoukoudian Upper Cave. De manier van meten is aangegeven op een rechter mandibula van* M. matritensis *met P_2-M_3 uit Transfesa Mz3 (MNCN 5305).*

Proportions of the mandible below the M_3: bivariate diagram of the width (W) and depth (D); bivariate diagram of the depth and width of the mandible with respect to the width of the first lobe of the M_3 (100 D / DT(M_3) en 100 W / DT(M_3)); and as the index (100 D/W). Arvernoceros *and/or* "Cervus" perrieri *from Perrier;* Sinomegaceros konwanlinensis *from Gongwangling;* S. pachyosteus *from Zhoukoudian (Choukoutien);* M. savini *from Voigtstedt, Süssenborn, East Runton and Mundesley;* Megaloceros matritensis *from Madrid (Transfesa, Oxigeno, "colección Sta. Olalla", the quarries Casa de Eulogio, Manuel Soto, Nicomedes);* M. giganteus *from the Rhine sediments ("Rheinebene" at Eich, Gimbsheim, etc.) and from Ireland;* Eucladoceros giulii *from Untermassfeld;* Eucladoceros tetraceros *from East Runton,* E. dicranios *from Valdarno and* Eucladoceros *sp. from Lakhuti; recent* Cervus elaphus, Dama dama *and* Capreolus capreolus *from Spain, and two fossil* Cervus elaphus *and one* Capreolus *from Zhoukoudian Upper Cave. The way of measuring is indicated on a right mandible of* M. matritensis *with P_2-M_3 from Transfesa Mz3 (MNCN 5305).*



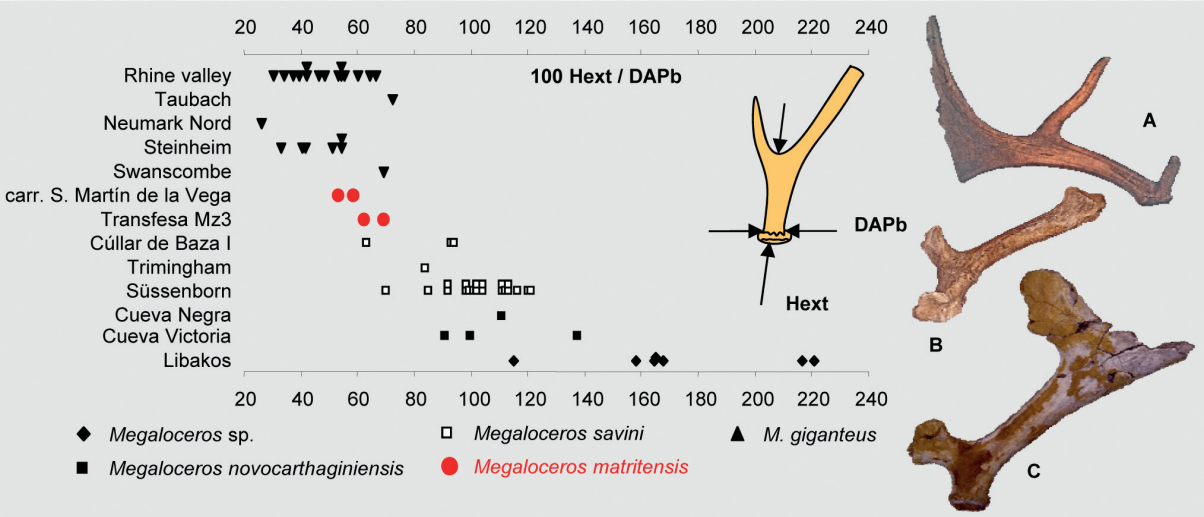
Figuur 11. Veranderingen in de breedte van de eerste lob (DTa) van de M_3 als aanwijzing voor algemene grootte van Megaloceros. *De manier van meten is aangegeven op een M_3 uit Transfesa Mz3 (MNCN 5303). De vindplaatsen zijn geordend naar geschatte ouderdom.*

Changes in the width of the first lobe (DTa) of the M_3 as a proxy for body size in Megaloceros. *The way of measuring is indicated on a M_3 from Transfesa Mz3 (MNCN 5303). The localities are arranged according to their estimated ages.*



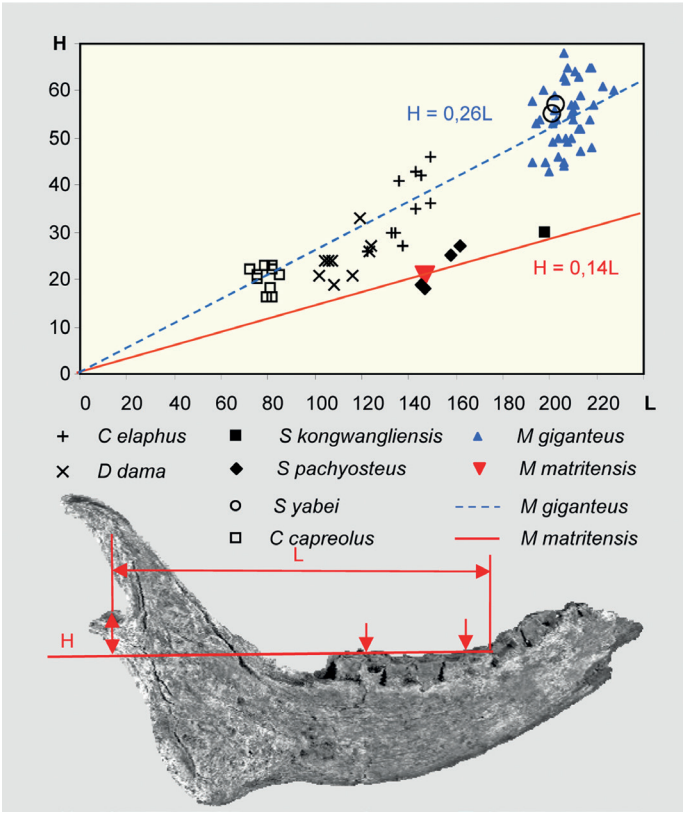
Figuur 12. A) linker metacarpus III+IV van M. matritensis *uit Oxigeno (MAN 73-58-Ox-9161), rechter metacarpus III+IV van* Megaloceros *sp. uit Libakos (TUC E/S;L-Cm;MC III+IV.1), linker metacarpus III+IV van* M. giganteus *van de Bruine Bank (NBC 139583); van boven naar beneden: proximaal, anterieur en distaal aanzicht. Bivariaat diagram van de lengte (L) en breedte van de distale articulatie (DTdf) van de metacarpi van de reuzenherten:* Megaloceros *sp. uit Libakos;* M. novocarthaginiensis *uit Cueva Victoria;* M. matritensis *uit Oxigeno (Madrid);* M. giganteus antecedens/germaniae *uit Steinheim, Ehringsdorf, Châtillon St. Jean, Het Zwarte Water, Rijnsedimenten (Rheinebene, vnl. Eich en Gimbsheim), Phoeben;* M. giganteus III *uit Hoe Grange, Kirkdale Cave, Roc Traucat, Kent's Cavern, Bad Cannstatt, Breitenfürter Höhle, Pin Hole, Picken's Hole, Bisnik Cave unit 7, Bruine Bank, Colijnsplaat, Ellewoutsdijk, Rossum, Olburgen, Gewande, Pair-non-Pair, Solutré;* M. giganteus giganteus *uit Ierland;* Megaceroides *en* Eucladoceros *(verschillende monsters maximum, gemiddelde en minimum).*

A) Left metacarpal III+IV of M. matritensis *from Oxigeno (MAN 73-58-Ox-9161), right Mc III+IV of* Megaloceros *sp. from Libakos (TUC E/S;L-Cm;MC III+IV.1), left Mc III+IV of* M. giganteus *from the Brown Ridge (NBC 139583); from top to bottom: proximal, anterior and distal views. Bivariate diagram of the length (L) and width of the distal articular surface (DTdf) of the metacarpals of the giant deer:* Megaloceros *sp. from Libakos;* M. novocarthaginiensis *from Cueva Victoria;* M. matritensis *from Oxigeno (Madrid);* M. giganteus antecedens/germaniae *from Steinheim, Ehringsdorf, Châtillon St. Jean, Het Zwarte Water, Rijnsedimenten ("Rheinebene", mostly Eich and Gimbsheim), Phoeben;* M. giganteus III *from Hoe Grange, Kirkdale Cave, Roc Traucat, Kent's Cavern, Bad Cannstatt, Breitenfürter Höhle, Pin Hole, Picken's Hole, Bisnik Cave unit 7, the Brown Ridge, Colijnsplaat, Ellewoutsdijk, Rossum, Olburgen, Gewande, Pair-non-Pair, Solutré;* M. giganteus giganteus *from Ireland;* Megaceroides *and* Eucladoceros *(different samples maximum, average and minimum).*



Figuur 13. De hoogte van de oorsprong van de oogtak in Megaloceros *als aangegeven door de index 100 xHext/DAPb. De vindplaatsen zijn geordend naar geschatte ouderdom van oud (onder) tot jong (boven). Geweien: A)* M. giganteus *uit Rheinhausen (SMNS-6717811804). B)* M. matritensis *uit Transfesa (MNCN 62761). C)* Megaloceros *sp. uit Libakos (TUC E/S:L-Cg:g-1).*

The height of the origin of the brow tine in Megaloceros, *as indicated by the index 100xHext/DAPb). The localities are arranged according to their estimated ages from old (below) to young (top). Antlers: a)* M. giganteus *from Rheinhausen (SMNS-6717811804). B)* M. matritensis *from Transfesa (MNCN 62761). C)* Megaloceros *sp. from Libakos (TUC E/S:L-Cg:g-1).*



Figuur 14. De positie van de condyle van de mandibula ten opzichte van het kauwvlak van de kiezen. De manier van meten is aangeven op een rechter mandibula van Megaloceros matritensis *met P_2-M_3 uit Transfesa Mz3 (MNCN 5305).* M. giganteus *uit de sedimenten van de Rijn ("Rheinebene",* M. matritensis *uit Transfesa Mz3,* Sinomegaceros pachyosteus *uit Zhoukoudian,* S. konwanlinensis *uit Gongwangling (maten ongeveer),* S. yabei *uit Isa town (Japan), recente* Cervus elaphus, Dama dama *en* Capreolus capreolus *uit Spanje. De lijnen geven de gemiddelde proporties aan.*

The position of the mandibular condyle with respect to the occlusal surface of the teeth. The way of measuring is indicated on a right mandible of Megaloceros matritensis *with P_2-M_3 from Transfesa Mz3 (MNCN 5305).* M. giganteus *from the Rhine sediments Rijn ("Rheinebene"),* M. matritensis *from Transfesa Mz3,* Sinomegaceros pachyosteus *from Zhoukoudian,* S. konwanlinensis *from Gongwangling (approximate values),* S. yabei *from Isa town (Japan), recent* Cervus elaphus, Dama dama *and* Capreolus capreolus *from Spain. The lines indicate average proportions.*

kracht eerst op het voedsel achter in de kaken uitgeoefend en pas later op het voedsel voor. Als de condylus hoog is, sluiten de kaken zich gelijkmatiger: voedsel voor en achter tussen de kaken wordt haast tegelijkertijd gekauwd. Ook is de beweging van de kaken verschillend. Bij een lage condylus heeft de richting van de beweging een rechte hoek met het kauwvlak en het voedsel ertussen. Het gevolg is simpel pletten. Als de condylus hoog is en de kaken worden gesloten, bewegen de M_x zich naar voren ten opzichte van de M^x en werkt er een schuifkracht op het voedsel tussen de kiezen. Het gelijkmatige sluiten is voordelig voor soorten die grote hoeveelheden gemakkelijk te vermalen voedsel eten, bijvoorbeeld gras. Een lage condylus is voordeliger voor soorten die hardere objecten eten: alle kracht wordt gebruikt om een object tussen de kaken te pletten. Hoge condyli komen voor in grazers (graseters) en lage condyli in "browsers", die kleinere hoeveelheden voedsel met een hogere voedingswaarde eten. Het dieet van *M. matritensis* lijkt dus meer dat van een browser en dat van *M. giganteus* gaat meer in de richting van dat van een grazer of "mixed feeder".

De processus coronoideus van de mandibula van *M. matritensis* is lang. De temporalisspier hecht aan de ene kant aan dit uitsteeksel en aan de andere kant aan het parietale en occipitale. Als de spier zich samentrekt, sluiten de kaken zich. Het moment van de werking van deze spier is het product van de kracht van de spier en de afstand van de lijn waarin de spier werkt tot het draaipunt (de condylus). (Dit is simpele natuurkunde die we op de middelbare school geleerd hebben.) Hoe groter dit moment, hoe groter het moment waarmee gekauwd wordt (= kracht op het voedsel x afstand tot de condylus). In herten is de richting waarin de temporalis werkt min of meer horizontaal, dus een hogere processus coronoideus verhoogt de kauwkracht. Dit effect versterkt dus in zekere zin het effect van een lage condylus.

De dikte van het email van de kiezen is een andere aanpassing aan het dieet. Grotere kiezen hebben dikker email, en om dat effect te elimineren, wordt de index 1000xT/DTa gebruikt; hoe hoger de waarde, hoe dikker het email (Fig. 15). *M. matritensis* heeft, net als *Rangifer* (rendier), een veel dikker email dan "gewone" herten, inclusief *M. savini*, terwijl *Alces* (eland) erg dun email heeft. *Alces* eet veel waterplanten, die zijn niet hard en kennelijk is geen dik email nodig. Soorten die veel gras eten (grazers), hebben vaak hoge kiezen, dun email met veel plooien en cement. De kiezen slijten veel en vlak af en het dunne geplooide email werkt als een soort rasp om het gras te verkleinen. Rendieren hebben dik email en lage kronen. Twijgen en korstmossen vormen een deel van hun dieet. Mogelijk is dit de reden voor dikker kiesemail dan in andere soorten, die meer bladeren eten. Het dikke email van *M. matritensis* zou kunnen duiden op een relatief groot aandeel van twijgen of ander hard voedsel.

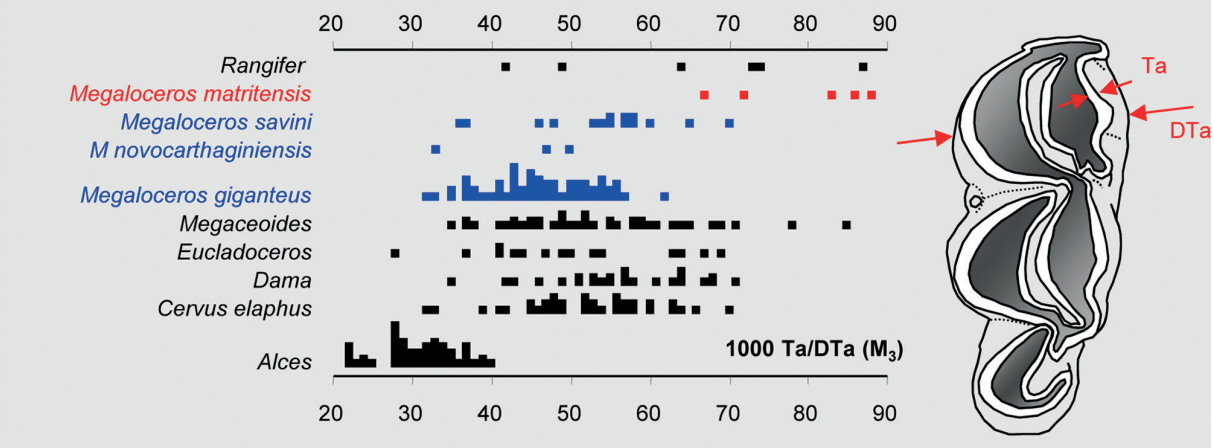
M. matritensis heeft relatief grote premolaren. De functie van kiezen en premolaren is verschillend. Premolaren hebben een simpelere vorm en de premolaren in de onderkaak hebben gewoonlijk een lange richel, die vanaf de hoogste knobbel naar voor naar beneden loopt (protoprecristid). Er is ook een lange richel aan de buccale kant van de premolaren in de bovenkaak, die vanaf de grootste knobbel naar achter loopt (parapostcrista). De richels van de P^3 en P_4 en die van de P^2 en P_3 articuleren met elkaar als een schaar (Fig. 16) en knippen het voedsel. "Browsers" gebruiken hun relatief grote premolaren om precies geselecteerde delen, die rijk zijn in voedingsstoffen, van een plant af te knippen. "Grazers" selecteren geen delen van planten, maar eten grote hoeveelheden van verschillende plantindividuen tegelijkertijd, die met tong, lippen en snijtanden afgesneden worden. Ze hebben geen grote premolaren nodig, die dan ook vaak gereduceerd zijn, maar daarentegen hebben ze grote kiezen om de grote hoeveelheden voedsel, met een lagere voedingswaarde, te vermalen. Op grond van de grote premolaren, lijkt *M. matritensis* dus een "browser" geweest te zijn.

De botten van *M. matritensis* hebben de maat van een relatief grote *Cervus*, maar het gebit is klein in vergelijking met *Cervus*. Dezelfde vergelijking met andere *Megaloceros*-soorten geeft ook de indruk dat het gebit van *M. matritensis* gereduceerd is, wat erop zou kunnen duiden dat deze soort kleinere hoeveelheden voedsel at, maar als dat het geval was, moet het rijker geweest zijn in voedingsstoffen. Een soortgelijke evolutie heeft plaatsgevonden in *Homo* en wordt geïnterpreteerd als een gevolg van voedsel dat rijker is in proteïnen (vlees).

M. matritensis had dus een unieke combinatie van aanpassingen van het kauwstelsel, die er op wijzen dat deze soort voedsel selecteerde dat rijk in voedingsstoffen was en dat tenminste deels bestond uit harde plantedelen, mogelijk harde twijgen en/of harde vruchten of zaden. Deze aanpassingen waren, tenminste deels, nog niet aanwezig bij *M. savini*. Hoewel het moeilijk is om in te schatten wanneer exact deze kenmerken geëvolueerd zijn, moet dit tenminste deels gebeurd zijn na de laatst gedateerde *M. savini* van Cúllar de Baza 1 (476 ± 24 ka). *M. matritensis* is nog niet bekend van buiten het bekken van Madrid. Het kan zijn dat de soort voorkwam in andere delen van Europa, maar nog niet herkend is. Het kan ook zijn dat de soort endemisch was en alleen maar voorkwam in Spanje of het bekken van Madrid. In het laatste geval moet de soort aangepast zijn aan een omgeving die niet algemeen was in Europa. Het een en ander is bekend over de lokale omgeving.

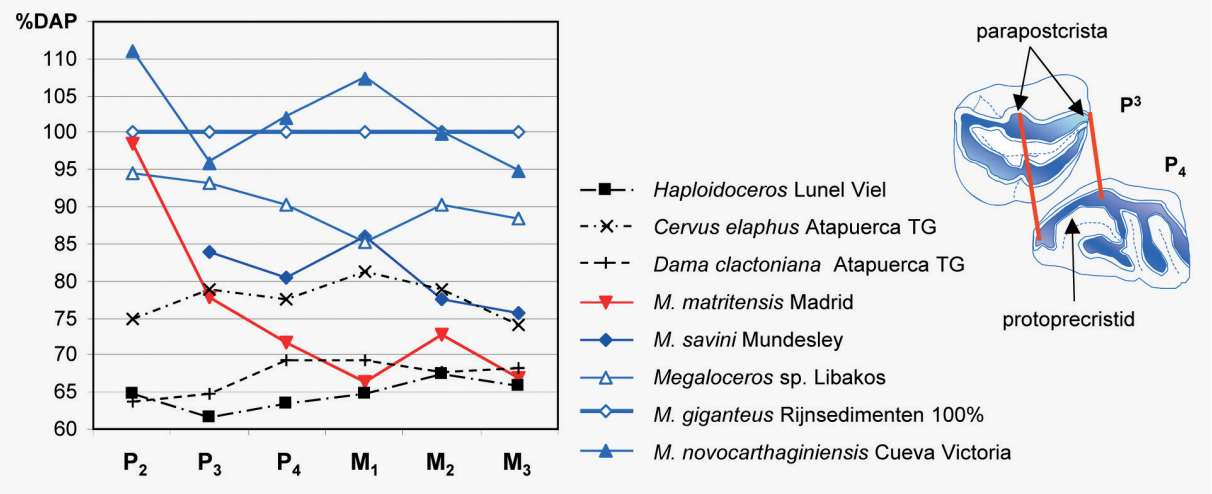
HET LANDSCHAP WAARIN *MEGALOCEROS MATRITENSIS* LEEFDE

De huidige topografie van de autonome regio Madrid wordt gevormd door een bergketen aan de noordwestkant, een lager deel van kristallijne en metamorfe gesteenten en een vlakker landschap met horizontale lagen van miocene sedimenten dat zich naar het zuiden en oosten uitstrekt. In dit deel zijn de dalen van de Manzanares, Jarama, Henares, Tajuña en Taag ingesneden, tot wel 200 m diep. De dalbodem van de Manzanares is op het breedste punt minder dan één en dat van de Jarama tot twee en een halve kilometer breed. Dat van de andere rivieren zit daar tussen. De dalbodem ("flood plain") is en was de plaats met de grootste variatie in habitats op een kleine schaal, met zandige oeverwallen en komklei verder weg van de rivier, en met meertjes in verlaten meanders (hoefijzermeren), die verschillende vegetaties hadden. De dalen hebben vaak relatief steile wanden en bovenaan een duidelijke over-



Figuur 15. De dikte van het kiesemail in diverse hertensoorten en -genera als aangegeven door de index 1000 Ta/DTa. Alces *uit Mauer, Voigtstedt, West Runton, Süssenborn, Ehringsdorf, Rijnsedimenten, Nederland (Dinther, Beegden, een onbekende vindplaats), en recent;* Megaloceros novocarthaginiensis *uit Cueva Victoria;* M. matritensis *uit Madrid;* M. giganteus *uit de Rijnsedimenten;* Sinomegaceros pachyosteus *uit Zhoukoudian (Choukoutien);* **Eucladoceros** *uit Peyrolles, Nihowan, Olivola, Valdarno en Lachar; recente* Cervus elaphus *uit Spanje; recente* Dama dama *uit Spanje;* Megaceroides *uit Voigtstedt, Süssenborn, Soleilhac en West Runton;* Megaloceros savini *uit Süssenborn, Cúllar de Baza 1 en Pakefield;* Rangifer *uit Arago, Eefde, Wiene, Ellewoutsdijk en recent.*

Enamel thickness in various species and genera of deer as indicated by the index 1000 Ta/DTa. Alces *from Mauer, Voigtstedt, West Runton, Süssenborn, Ehringsdorf, Rijnsedimenten, the Netherlands (Dinther, Beegden and an unknown locality), and recent;* Megaloceros novocarthaginiensis *from Cueva Victoria;* M. matritensis *from Madrid;* M. giganteus *from the sediments of the Rhine;* Sinomegaceros pachyosteus *from Zhoukoudian (Choukoutien);* Eucladoceros *from Peyrolles, Nihowan, Olivola, Valdarno and Lachar; recent* Cervus elaphus *from Spain; recent* Dama dama *from Spain;* Megaceroides *from Voigtstedt, Süssenborn, Soleilhac and West Runton;* Megaloceros savini *from Süssenborn, Cúllar de Baza 1 and Pakefield;* Rangifer *from Arago, Eefde, Wiene, Ellewoutsdijk and recent.*



Figuur 16. De gemiddelde lengte van de premolaren en kiezen van diverse soorten als % van het gemiddelde van dezelfde maat in Megaloceros giganteus. *De zone van occlusie van de P^3 en P_4.*

The average length of the premolars and molars of various species as a percentage of the average of the same size in Megaloceros giganteus. *The occlusal surfaces of the P^3 and P_4.*

gang naar een veel vlakkere topografie. De afstanden tussen deze rivieren kunnen meer dan 20 km zijn, met ertussen uitgestrekte, licht golvende vlaktes met een landschap dat minder gevarieerd is dan de dalbodem. Het dal van de Manzanares, waar de vindplaatsen zijn, is ongeveer 80 m onder het niveau van de vlakte. Omdat de fossielen van *M. matritensis* uit het +25-30 m terras afkomstig zijn, moet het dal toen ongeveer 50 m diep geweest zijn. Andere dalen waren veel dieper. De dalen waren waarschijnlijk smaller en het landschap tussen de dalen was waarschijnlijk nog vlakker dan nu. De hangende terrassen boven de dalbodem werden voornamelijk gevormd door zanden en de dalwanden en vlakte boven de Manzanares werden gevormd door de miocene gipsrijke sedimenten en mergels. Verder weg naar het zuiden en oosten hebben de miocene sedimenten minder gips en als gevolg daarvan nam het aandeel van gipslievende planten in de xerofiele vegetatie af in die richting.

De huidige rivieren in het bekken van Madrid hebben stroomopwaarts stuwmeren en het debiet is gecontroleerd. De rivieren zijn vaak gekanaliseerd en de meanders zijn vaak verdwenen of minder sterk. Er zijn geen verlaten meanders die meertjes vormen. Soms wordt veel water doorgelaten en het rivierniveau kan gedurende enige dagen tot verschillende meters stijgen. Over het algemeen is er minder habitat voor planten die in stilstaand of langzaam stromend water groeien. Het huidige landschap (Fig. 17) is vaak een dalbodem met bomen langs de rivier, dan landbouwgrond (vroeger mogelijk berken, hazelaars en eiken overgaand in grasland waar de dalbodem breed was), en als de hellingen door miocene sedimenten gevormd worden begint hier een overwegend onbedekte bodem met plukjes grassen of kruiden en op sommige plaatsen dennen. In het Manzanaresdal groeien dennen op de zanden van de hogere rivierterrassen en op de miocene sedimenten.

Pollen uit de sedimenten onder de olifant van Transfesa werden geïnterpreteerd als indicatief voor steppe met grassen en groepjes naaldbomen (Menéndez Amor & Florschütz, 1963). Dit kan de omgeving van de hogere en drogere delen van het landschap geweest zijn. Wilgen (*Salix*) waren ook aanwezig en groeiden natuurlijk nabij de rivier. Gil-García et al. (2018) bestudeerden pollen van een composietprofiel van 279 ka geleden tot heden. Een deel van de sectie komt overeen met de periode van *M. matritensis*. *Alnus*, *Salix* en *Ulmus* groeiden nabij de rivier. Verder waren er *Betula*, *Castanea*, *Corylus* en groenblijvende *Quercus*. *Epilobium*, Juncaceae, *Myryophillum*, Nymphaeceae, Ranunculadeae en *Typha* kunnen hebben gegroeid in de hoefijzermeren of natte gebieden op de dalbodem met stilstaand of langzaam stromend water. *Pinus* en Cupressaceae groeiden verder weg van de rivier en steppekruiden (inclusief *Artemisia*) en gipslievende planten kunnen gegroeid hebben op de miocene mergels en gipsrijke sedimenten die de dalwanden en vlakte boven het dal vormden. Naar het oosten en zuiden toe neemt het gips in de miocene sedimenten af en dat zal ook wel het geval geweest zijn met de gipslievende planten. Op sommige plaatsen, waar de menselijke impact wat minder is, zou het huidige milieu wel kunnen lijken op dat ten tijde van *M. matritensis*.

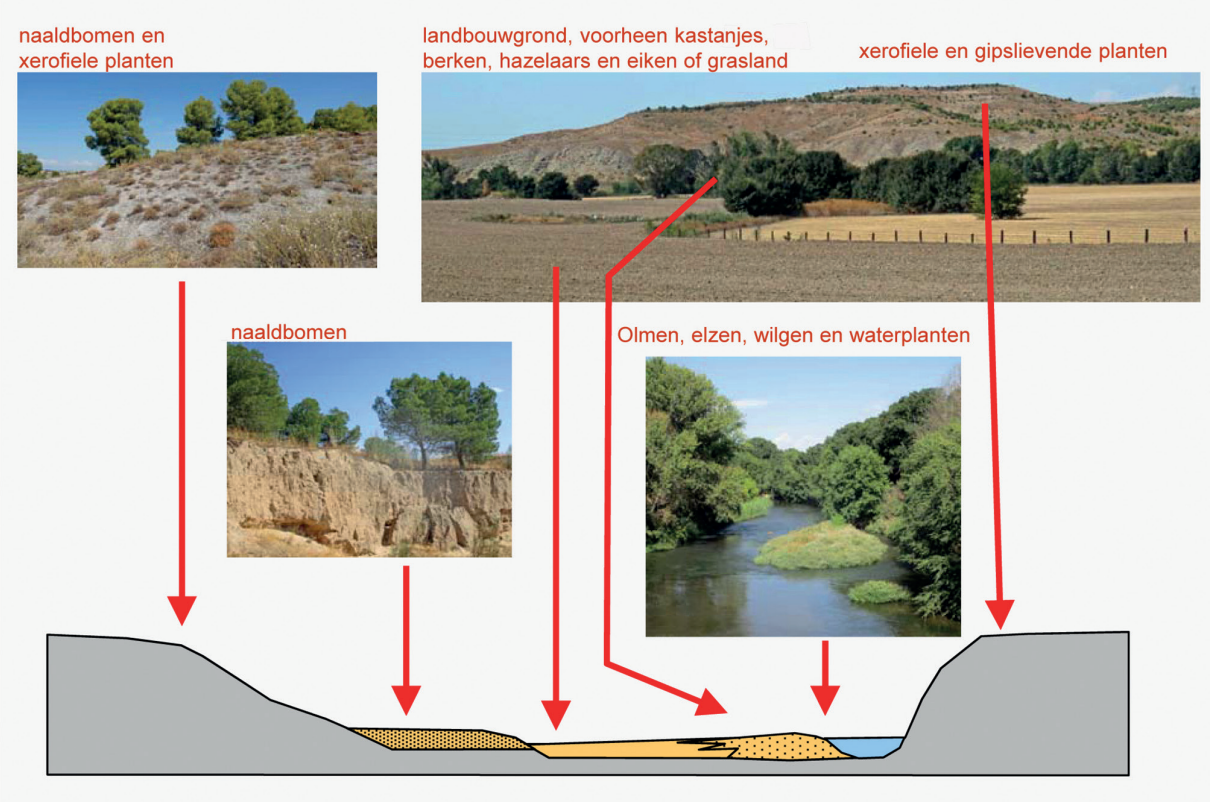
De grote zoogdieren uit de tijd van *M. matritensis* kwamen naar de rivier of hoefijzermeren om te drinken,en kunnen tijd doorgebracht hebben in verschillende delen van het landschap, maar zullen een voorkeur voor bepaalde habitats gehad hebben. *Bos primigenius*, *Dama* sp. en *Sus scrofa* kunnen voornamelijk op de dalbodem geleefd hebben. Mogelijk was dit ook het geval met de bosolifant *Elephas antiquus*. *Panthera spelaea*, *Mammuthus*, *Equus hydruntinus*, caballoïde *Equus* (*E. ferus*?) en *Stephanorhinus hemitoechus* kunnen de meer open habitats verkozen hebben, verder van de rivier op de dalbodem of op de vlakte boven de rivieren. Binnen het geslacht *Equus* zijn er twee gedragstypes. Er zijn soorten waar mannetjes een territorium verdedigen en soorten waar dat niet zo is. De soorten met territoria komen voornamelijk voor in armere (drogere) habitats, waar het mogelijk is de plaatsen met het beste voedsel te domineren; in een rijke habitat is dit niet mogelijk. *E. hydruntinus* kan voornamelijk geleefd hebben op de droge vlaktes boven de rivieren en de andere soort op de open delen van de dalbodems. Tegenwoordig is het moeilijk om een wandeling of fietstocht door de drogere habitats te maken, zonder konijnen (*Oryctolagus cuniculus*) te zien. Die zullen toen ook wel in deze habitats geleefd hebben.

De meeste van deze zoogdiersoorten kwamen voor in grote delen van Europa en dat is nog steeds het geval met de meeste plantensoorten. Hetzelfde geldt voor de habitats nabij de rivier. Een uitzondering is het droge open landschap met steppevegetatie en gipslievende planten. Spanje is veel droger dan de meeste delen van Europa. Doordat de dalen minder diep en breed waren en de hogere delen van het landschap waarschijnlijk vlakker waren, was dit type landschap meer verbreid. Als *M. matritensis* endemisch was en aangepast was aan een omgeving die buiten Spanje niet veel voorkwam, is dit de meest waarschijnlijke habitat. De aanpassingen van het kauwsysteem wijzen op hard voedsel. Er komen planten met een verhoute voet voor in deze habitat, maar het is de vraag of dit hert aangepast was aan het eten van deze plantendelen.

MEGALOCEROS MATRITENSIS EN DE MENS VAN TOEN

In 1850 werden stenen werktuigen gevonden in San Isidro en in 1853 besloot C. de Prado een archeologische opgraving uit te voeren (Ayarzagüena Sanz, 2002). Het is een van de eerste vindplaatsen met lithische industrie die algemeen erkend werden. Het belang van de vindplaats wordt geïllustreerd door het feit dat in het midden van de negentiende eeuw Lartet, Verneuil, Falconer en Busk de vindplaats bezochten. Er is veel over deze vindplaats geschreven, maar tegenwoordig is hij niet meer toegankelijk vanwege de bebouwing. Sinds die tijd zijn veel vondsten gedaan in andere Paleolithische vindplaatsen in de dalen van de Manzanares en Jarama. Zonder compleet te zijn, behandelen Baena Preysler et al. (2002) er 249, het merendeel in de eerste van de twee dalen.

Veel van de vindplaatsen in de dalen van de Manzanares en Jarama hebben Acheuléen-industrie, anderen Moustérien of midden Paleolithisch. Die industrieën werden geproduceerd door respectievelijk de pre-neanderthalers, neanderthalers en vroege moderne mens (onze soort). Hoewel er veel discussie is, kan men bij pre-neanderthalers denken aan de soort van Sima de los Huesos in Atapuerca. Die soort (of ondersoort) mist nog typische neanderthalerkenmerken. Vanaf



Figuur 17. Schematisch profiel door het Manzanaresdal en foto's van de huidige vegetatie.
Schematic profile through the Manzanares valley and photographs of the present vegetation.

ongeveer MIS 7/8 zijn er typische neanderthalers. Gedurende MIS 3 verspreidde onze soort zich in Europa. Er zijn resten van *Homo sapiens* (onze soort) gevonden in de jongere lagen van San Isidro, maar er zijn geen resten van andere menssoorten gevonden in de Manzanares- en Jaramadalen.

De vindplaats "km 5 carretera de San Martín de la Vega" heeft geen industrie geleverd. De industrie van Orcasitas was aanvankelijk geclassificeerd als Moustérien, maar zou Acheuléen kunnen zijn. De rest van de vindplaatsen met *M. matritensis* hebben Acheuléen of laat Acheuléen. Al deze vindplaatsen zijn in het +25-30 m terras of in het Complex Terras van Butarque (Rubio-Jara & Panera Gallego, 2018). Deze vindplaatsen met laat Acheuléen hebben naast de vuistbijlen en andere werktuigen van groot formaat ook kleinere werktuigen voor specifieke doeleinden. Hoewel er geen mensenresten zijn, is het dus aan te nemen dat er in die tijd pre-neanderthalers leefden in het Manzanaresdal. Bij de opgraving van 1996 zijn er een aantal botten gevonden met snijsporen (Yravedra Sainz de los Terreros, 2010), onder andere astragali van *M. matritensis*. Dit hert stond dus op het menu van de pre-neanderthalers.

CONCLUSIE

De vermeende aanwezigheid van *M. savini*-fossielen in de terrassen van de Manzanares gaf een grotere ouderdom aan dan de dateringen van gecorreleerde terrassen van de Jaramarivier. De oplossing van de paradox is dat deze fossielen behoren aan de soort *M. matritensis*, een afstammeling van *M. savini*, die leefde gedurende MIS 9 en 10 (ongeveer 300.000 tot 400.000 jaar geleden).

M. matritensis is de kleinste soort van dit genus en heeft de volgende morfologische kenmerken: een palmate (afgeplatte) oogtak die naar het mediane vlak helt, een relatief lage oorsprong van de oogtak (maar relatief hoger dan in *M. giganteus*), vertakt (niet palmaat) distaal deel van het gewei, een gebit dat klein was in vergelijking tot de botten, relatief grote premolaren en relatief kleine posterieure kiezen, dik email, robuste mandibula's (maar minder dan in *M. giganteus*), een lage condyle van de mandibula, een tamelijk robuste metacarpus. De kenmerken van het kauwstelsel suggereren een vergaande aanpassing aan een specifiek dieet.

Tot nog toe is deze soort alleen bekend van de terrassen van de Manzanares en Taag. Het toenmalige landschap moet geleken hebben op wat het huidige landschap zou zijn zonder menselijke aanwezigheid: een vlakte met een xerofiele vegetatie, waarin dalen gesneden werden door rivieren; dalbodems die gevormd werden door de meanders van de rivieren en hoefijzermeertjes met waterplanten en bomen, en plaatselijk een smalle vlakte met grasland; rivierterrassen tussen de dalbodem en de hogere vlakte.

In dit landschap leefden verschillende soorten grote zoogdieren: oerossen, primitieve damherten, wildzwijnen, bosolifanten, mammoets, leeuwen, steppeneushoorns, een primitieve paardensoort, paarden waarvan het gedomesticeerde paard afstamt en de pre-Neanderthalers. De aanwezigheid van deze primitieve mensensoort is bekend vanwege de vele stenen werktuigen (voornamelijk van het type Acheuléen) die in de terrassen gevonden worden. Snijsporen op de botten van *M. matritensis* geven aan dat dit hert op hun menu stond.

DANKWOORD

J. Panera, S. Rubio-Jara, J. Yravedra en B. Ruiz-Zapata hielpen door discussie en vele anderen door het toegang geven tot fossielen van *M. matritensis* of fossiele botten / gebitselementen van recente dieren die hier voor vergelijking gebruikt worden. Sommige van de foto's zijn gemaakt door Fernando Señor en Mario Torquemada en de kaart is getekend door Alfonso Nombela. De reconstructies van *M. matritensis* en *Haploidoceros* zijn van Mauricio Antón. Dit artikel is een bijdrage aan het project PGC2018-093925-B-C31 van het Spaanse Ministerio de Ciencia, Inovación y Universidades.

LITERATUUR

Aguirre, E. (1989) Vertebrados del Pleistoceno continental. In: Pérez-González, A., P. Cabra, A. Martín-Serrano (Eds.) *Mapa del Cuaternario de España. Escala 1:1.000.000*, Instituto Tecnológico GeoMinero de España, Madrid, 47-69.

Ayarzagüena Sanz, M. (2002) El yacimiento de San Isidro y los primeros estudios prehistóricos de campo realizados en España (1863-1893). *Zona Arqueológica 1*, 18-45.

Azanza, B., J. Morales (1989) Los artiodáctilos de Huélago, Huéscar-1, y Cúllar de Baza-1 (cuenca de Guadix-Baza, Granada). *Trabajos sobre el Neogeno-Cuaternario 11*, 289-315.

Baena, J., I. Baquedano, P. Beneítez, J.C. Cañaveras, E. Carrión, J. Lario, C. Martín-Escorza, A.V. Mazo, A. Millán, S. Sánchez, E.Sanz, C. Sesé, P.B. Silva, J. Yravedra (2010) Síntesis: Interpretación general del yacimiento de TAFESA (Madrid). *Zona Arqueológica 14*, 189-202.

Baena Preysler, J., C. Conde Ruiz, M. Gamazo Barrueco, C. Sesé, E. Soto (2002) Repertorio de yacimientos paleolíticos en el Manzanares y Jarama. *Zona Arqueológica 1,* 460-491.

Blain, H.A., C. Sesé (2015) Microvertebrados de Preresa. In: Baquedano Beltrán, I., C. Laplana (Eds.) *Haploidoceros mediterraneus una nueva especie de ciervo en el Pleistoceno Ibérico.* Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, 55-57.

De Andrés, I., E. Aguirre (1975) Un molde endocraneano de *Praedama* (Cervido) del Pleistoceno medio de Madrid. *Quaternaria 18*, 303-330.

Gil-García, M.J., M.B. Ruiz-Zapata, S. Rubio-Jara, J. Panera, A. Pérez-González (2018) Landscape evolution during the Middle and Late Pleistocene in the Madrid basin (Spain) vegetation dynamics and human activity in the Jarama-Manzanares rivers (Madrid) during the Pleistocene. *Quaternary International 520*, 39-48.

Kahlke, H.D. (1956) Die Cervidenreste aus den Altpleistozanen Ilmkiesen von Süssenborn bei Weimar. Akademie Verlag, Berlin. I, II, III.

Kahlke, H.D. (1958) Die Cervidenreste aus den Altpleistozänen Tonen von Voigtstedt bei Sangerhausen. *Abhandlunden der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Klasse für Chemie, Geologie und biologie, 1956/9*, 1-51.

Lister, A.M. (1993) The stratigraphical significance of deer species in the Cromer Forest-bed Formation. *Journal of Quaternary Science 8-2*, 95-108.

Martín Aguado, M. (1962) El hombre primitivo en Toledo. *Toletvm 3*, 175-206.

Mazo, A.V. (2010) Capítulo 4: Los macrovertebrados del Pleistoceno Medio del yacimiento de TAFESA (Madrid). *Zona arqueológica 14*, 141-153.

Meléndez, B (1958) Hallazgo del esqueleto casi completo de un elefante fosil en las inmediaciones de Madrid. *Estudios geológicos 14*, 63-64, plate VI.

Meléndez, B., E. Aguirre (1958) Hallzago de *Elephas* en la terraza media del Rio Manzanarer (Villaverde, Madrid). *Revista de las Ciencias 23-4,* 597-605.

Menéndez Amor, J., F. Florschütz (1963) Sur les éléments steppiques dans la végétation Quaternaire de l'Espagne. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Geológica 61-1,* 123-133.

Millán, C., P. Beneítez (2010) Datación absoluta por termoluminiscencia de carbonatos depositados sobre una pieza ósea del yacimiento de TAFESA. *Zona Arqueológica 14*, 183-187.

Moreno, D., M. Duval, S. Rubio-Jara, J. Panera, J.J. Bahain, Q. Shao, A. Pérez González, C. Falguères (2019) ESR dating of Middle Pleistocene archaeo-paleontological sites from the Manzanares and Jarama river valleys (Madrid basin, Spain). *Quaternary International 520*, 23-38.

Ortiz, J.E., T. Torres, J.F. Llamas, L. Canoira, P. García-Alonso, M.A. García de la Morena & M. Lucini (2000) Datación de yacimientos paleontológicos de la cuenca de Guadix-Baza (sector de Cúllar-Baza, Granada, España) y primera estimación de la edad de la apertura de la cuenca mediante el método de racimzación de aminoácidos. *Geogaceta 28*, 109-112.

Rubio-Jara, S., J. Panera, J. Rodríguez-de-Tembleque, M. Santonja, A. Pérez-González (2016) Large flake Acheulean in the middle of Tagus basin (Spain): Middle stretch of the river Tagus valley and lower stretches of the rivers Jarama and Manzanares valleys. *Quaternary International 411*, 349-366.

Rubio-Jara, S., J. Panera Gallego (2018) Unravelling an essential archive for the European Pleistocene. The human occupation in the Manzanares valley (Madrid, Spain) throughout nearly 800,000 years. *Quaternary International 520*, 5-22.

Sesé, C., E. Soto (2002) Catálogo de los yacimientos de vertebrados del Pleistoceno en las terrazas se los ríos Jarama y Manzanares. *Zona Arqueológica 1*, 430-457.

Silva, P.G., M. López Recio, F.M. González Hernández, F. Tapias, A. Alarcón, F. Cuartero, A. Expositó, A. Lázaro, I. Manzano, D. Martín, J. Morín, J. Yravedra (2008) Datos geoarqueológicos de la terraza compleja del Manzanares entre el sector del 12 de Octubre y la desembocadura del arroyo Butarque (Villaverde, Madrid). *Cuaternario y Geomorfología 22-3/4*, 47-70.

Silva Barroso, P.G., J. Lario, J.C. Cañaveras, S. Sánches Moral, E. Sanz (2010) Geología, geomorfología y sedimentología de los depósitos cuaternarios del yacimiento de TAFESA (Madrid). *Zona arqueológica 14*, 15-35.

Van der Made, J. (2006) The evolution and biogeography of the Pleistocene giant deer *Megaloceros giganteus* (Cervidae, Mammalia). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg 256*, 117-129.

Van der Made, J. (2015) The latest Early Pleistocene giant deer *Megaloceros novocarthaginiensis* n. sp. and the fallow deer *Dama* cf. *vallonnetensis* from Cueva Victoria (Murcia, Spain). *Mastia 11-13*, 269-323.

Van der Made, J. (2018) The dwarfed "giant deer" *Megaloceros matritensis* n.sp. from the Middle Pleistocene of Madrid - a descendant of *M. savini* and contemporary to *M. giganteus*. *Quaternary International 520*, 110-139.

Van der Made, J., A.V. Mazo (2014) Los grandes mamíferos del yacimiento de Preresa. in: Baquedano Beltrán, I., C. Laplana (Eds.) *Haploidoceros mediterraneus una nueva especie de ciervo en el Pleistoceno Ibérico. Museo Arqueológico Regional - Alcalá de Henares*, 39-53.

Van der Made, J., Tong H.W. (2008) Phylogeny of the giant deer with palmate brow tines *Megaloceros* from west and *Sinomegaceros* from east Eurasia. *Quaternary International 179,* 135-162.

Yravedra Saínz de los Terreros, J. (2010) Estudio tafonómico y zooarqueológico de los macromamíferos del yacimiento arqueológico de TAFESA (Madrid). *Zona Arqueológica 14*, 155-176.