



HAL
open science

Posible área de reproducción de *Otodus obliquus* (Lamniformes: Lamnidae) del Paleoceno en la cuenca de Ganntour (Marruecos)

Sebastián Biton-Porsmoguer

► To cite this version:

Sebastián Biton-Porsmoguer. Posible área de reproducción de *Otodus obliquus* (Lamniformes: Lamnidae) del Paleoceno en la cuenca de Ganntour (Marruecos). [reportType_6] UMC. 2017. <hal-01660273>

HAL Id: hal-01660273

<https://hal.science/hal-01660273v1>

Submitted on 10 Dec 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

POSTGRADUATE DIPLOMA OF PALEONTOLOGY

FINAL WORK - REPORT

DECEMBER 2017

Dr. Sebastián Biton-Porsmoguer

Posible área de reproducción de *Otodus obliquus* (Lamniformes: Lamnidae) del Paleoceno en la cuenca de Ganntour (Marruecos)

Potential reproduction area of *Otodus obliquus* (Lamniformes: Lamnidae) from the Paleocene in the Ganntour basin (Morocco).

Sebastián BITON-PORSMOQUER

RESUMEN: *Otodus obliquus* era una especie de tiburón que perteneció a los Lamniformes hace 60 millones de años en el periodo Paleoceno de la era Cenozoica. Comparte muchas características con el gran tiburón blanco. Existen numerosos restos fósiles de esta especie en la cuenca de Ganntour, cerca de Benguerir (Marruecos). El estudio de sesenta y cuatro dientes ha permitido identificar la especie y estimar la longitud total de los individuos, que eran adultos de una longitud de entre 4 y 7 m. La alta concentración de individuos observada indica que se trataba posiblemente de una zona donde los tiburones se reproducían.

PALABRAS CLAVES: OTODUS OBLIQUUS, LAMNIFORMES, PALEOCENO, GANNTOUR, REPRODUCCIÓN

ABSTRACT: *Otodus obliquus* was a lamniform shark that lived about 60 million years ago, from the Paleocene Period comprising the Cenozoic Era. Share many common elements with the great white shark. Many fossil rests were discovered in the Ganntour Basin near Benguerir (Morocco). 64 teeth were studied. They can be used to identify the species and estimate the total length of sharks. They measured between 4 and 7 meters and were adults. The high concentration of sharks in the basin could be explained by the breeding behaviour.

KEYWORDS: OTODUS OBLIQUUS, LAMNIFORMES, PALEOCENE, GANNTOUR, BREEDING BEHAVIOUR

INTRODUCCIÓN

El *Otodus obliquus* Agassiz 1843 era una especie de tiburón que vivió hace 60 millones de años en el periodo del Paleoceno (56-66 Ma) de la era Cenozoica (Lübke *et al.*, 2015). La especie alcanzaría su talla máxima a los 9 metros aproximadamente, alimentándose principalmente de peces grandes (Renz, 2002). Perteneció al orden de los Lamniformes (Kriwet *et al.*, 2015) igual que algunas especies modernas tales como el marrajo sardinero (*Isurus oxyrinchus*) Rafinesque 1809, el tiburón cailón (*Lamna nasus*) (Bonnaterre, 1788) y el gran tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) (Linnaeus 1758) (Moreno, 2004, Biais *et al.*, 2016).

La paleontología sistemática ha sido descrita según Cappetta (1987).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Clase Chondrichthyes Huxley, 1880
Subclase Elasmobranchii Bonaparte, 1838
Cohort Euselachii Hay, 1902.
Subcohort Neoselachii Compagno, 1977.
Supraorder Galeomorphii Compagno, 1973.
Orden Lamniformes Berg, 1958
Género *Otodus*
Familia Otodontidae
Especie *Otodus obliquus* Agassiz 1843

El árbol filogenético de las distintas especies de tiburones extintas hasta las especies actuales es todavía hoy en día objeto de varias controversias (Fig. 1) (Lübke *et al.*, 2015). Existe una duda en cuanto a qué familia pertenece *Carcharocles megalodon*: bien a la familia Lamnidae o bien a la familia Otodontidae (Pimiento *et al.*, 2010). Algunos autores consideran *Carcharocles megalodon* como especie del género

Otodus (Shimada *et al.*, 2016). Lo cierto es que *Otodus obliquus* es uno de los representantes de los Lamniformes más antiguo del planeta (Fig.1).

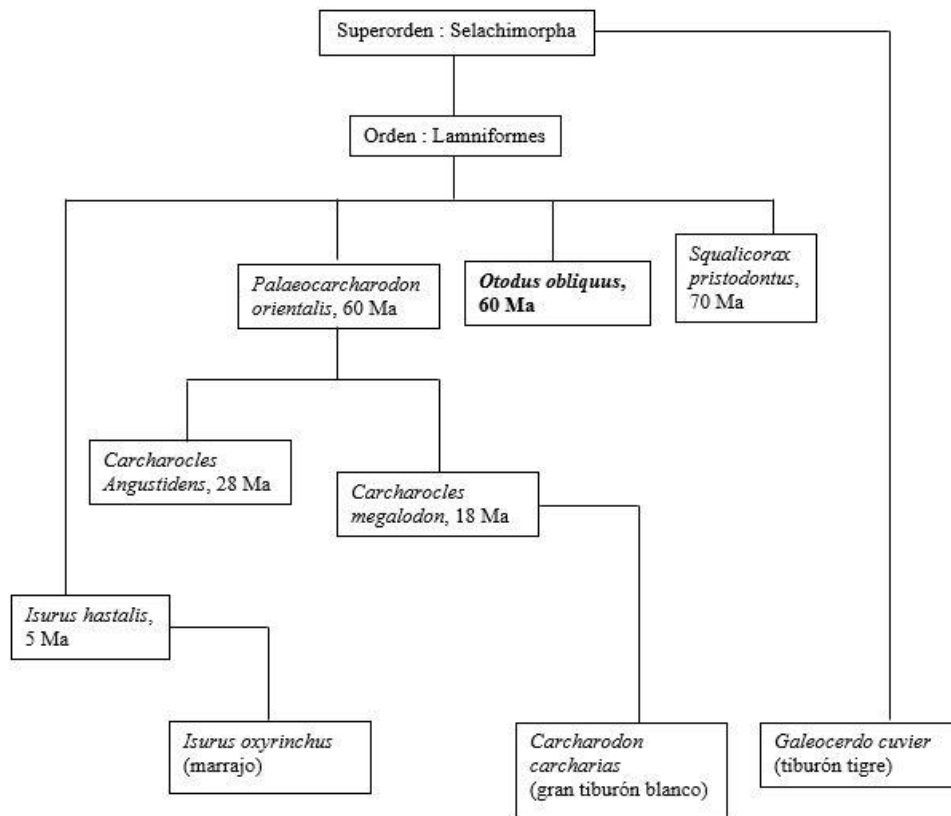


Figura 1. Árbol filogenético de los tiburones pertenecientes al orden Lamniformes, desde hace 70 Ma hasta nuestros días. Modificado de Lübke *et al.*, 2015. Esa clasificación es todavía hoy en día objeto de controversias en la comunidad científica.

Figure 1. Phylogenetic tree of sharks of the Lamniform order, since 70 Ma to the present. Modified from LÜBKE *et al.*, 2015. This classification is still subject to controversy in the scientific community.

Los tiburones son peces cartilaginosos (Moreno, 2004). Es la razón por la cual los fósiles correspondientes a esas especies se materializan exclusivamente en los dientes y las vértebras. El cartílago se degrada muy rápidamente por su débil capacidad de preservación (Cappetta, 1987). Sin embargo, esos restos fósiles son importantes fuentes de información sobre la biología y ecología de los tiburones. De igual manera que, para las especies actuales, según la forma y el tamaño de los dientes y de la mandíbula se puede obtener información sobre su alimentación y comportamiento (Biton-Porsmoguer, 2015). La dimensión de los dientes suele ser un excelente índice para estimar la talla de los individuos pertenecientes a los Lamnidae (Gottfried *et al.*, 1996; Shimada, 2003; Pimiento *et al.*, 2010).

Existen muchas razones por las que resulta de interés conocer la talla de los individuos. Representa un cierto interés científico ya que puede corroborar numerosos patrones ecológicos (Peters, 1983; Smith *et al.*, 2008). Por ejemplo, muchos clanes (grupo de organismos que posee un antepasado común y comparten todos sus descendientes lineales, es decir de un taxón monofilético) tienen un patrón de distribución de tamaño corporal, donde la mayoría de las especies son pequeñas y algunas son grandes (Kozłowski y Gawelczyk, 2002; O’Gorman y Hone, 2013). Este patrón se ha observado en mamíferos, aves, reptiles, anfibios y peces (Boback y Guyer, 2003, O’Gorman y Hone, 2013). Los tiburones frecuentan determinadas áreas según sus necesidades, tales como zonas de alimentación, de reproducción y de cría (Alejo-Plata *et al.*, 2007).

Los objetivos del presente estudio son: 1) definir las principales claves de identificación de la especie de tiburón extinguida, 2) estimar la talla (longitud total) de los individuos que estuvieron presentes en la costa atlántica del norte de África, y más concretamente de Marruecos (Benguerir), utilizando la metodología reconocida y habitualmente aplicada en Paleontología, ambos objetivos a partir de los dientes fosilizados y 3) concluir con el posible papel ecológico de la zona para la especie en la época.

CONTEXTO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO

Los dientes estudiados provienen del término municipal de Benguerir, en la cuenca de Ganntour (Marruecos), próxima a una cantera de fosfatos situada a unos 70 km al norte de Marrakech (Fig. 2). Se referenciaron y fotografiaron en abril de 2010 con el beneplácito del propietario.

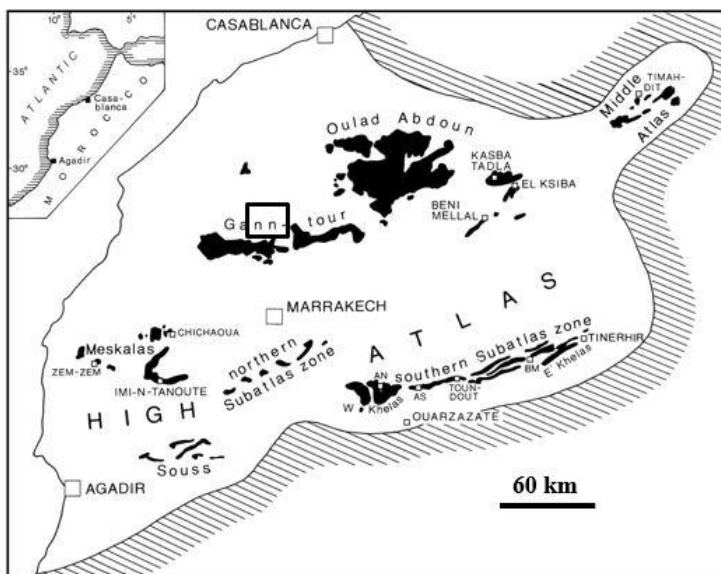


Figura 2. Situación geográfica de los yacimientos de los dientes de *Otodus obliquus* encontrados cerca de las canteras de Ganntour, (Benguerir, Marruecos) localizados por el cuadro negro (abril de 2010). Modificado de Dragastan & Herbig, 2007.

Figura 2. Geographic situation where the teeth of *Otodus obliquus* were discovered near Ganntour basin, (Benguerir, Morocco) located by the black square (april 2010). Modified from DRAGASTAN & HERBIG (2007).

Importantes y numerosos restos fosilizados de reptiles, teleósteos y tiburones han sido descubiertos en los yacimientos de fosfatos de Marruecos (Arambourg, 1952, Noubhani & Cappetta, 1997; Cavin *et al.*, 2000; Bardet *et al.*, 2005; Díez Díaz & Ortega, 2007). Decenas de miles de dientes pertenecientes a más de 250 especies de rayas y tiburones (incluyendo numerosos individuos que pertenecían a especies de los Lámnidos y a la especie objeto del presente estudio en particular) fueron identificados y referenciados por el Museo Nacional de Historia Natural de París (Bardet, 2004; Bardet *et al.*, 2016).

Geología. Actualmente, los principales yacimientos de fosfato se sitúan en el sur de la cuenca Mediterránea, especialmente en países como Argelia, Túnez, Egipto, Siria y Jordania. Pero es Marruecos el que posee los yacimientos más importantes. Los sedimentos se depositaron en el margen del cratón africano, en uno o varios golfos abiertos hacia el Atlántico, en aguas poco profundas y con temperaturas cálidas (~20°C) (Bardet, 2004). Corresponden a un periodo de 25 Ma en la escala estratigráfica, entre el principio del Maastrichtiense (-70 Ma) y el fin del Ypresiense (-45 Ma) (Noubhani & Cappetta, 1997). El periodo incluye el límite Cretácico-Terciario. Estos yacimientos suscitan un gran interés ya que permiten observar series continuas desde la extinción biológica fini-cretácica (Bardet, 2004). Los parámetros geográficos y estratigráficos de Benguerir, similares al terreno donde se extrajeron los dientes localizados en la misma zona, han sido ampliamente descritos por Cappetta *et al.* (2014). Se encontraron los fósiles de manera aislada, a varios metros de distancias y a poca profundidad de la superficie, hasta unos 2 m en los distintos niveles de fosfato (Obs. pers.).

MATERIAL Y MÉTODOS

Material. La colección del propietario se compone de 211 dientes fosilizados de diferentes especies animales. Se analizaron los dientes que presentaban características morfológicas similares con el objetivo de 1) determinar la especie, 2) clasificar por clases de tallas los individuos y 3) definir su madurez sexual. Todos los dientes fosilizados fueron descubiertos durante obras en un terreno privado (Obs. pers.). De la colección, se fotografiaron y referenciaron cuatro dientes de distintos tamaños (de 1 a 4).

Metodología. La especie fue identificada gracias al estudio de las guías de identificación realizadas por Nolf (1988) y Cappetta (2012). Las posibles posiciones de los dientes en la mandíbula y la atribución de las referencias estandarizadas se han atribuido según trabajos realizados por Applegate & Espinosa-Arrubarrena (1996).

Las mediciones estándares y las referencias habitualmente utilizadas sobre un diente fosilizado en paleontología se precisan en la figura 3. Para utilizar las formulas descritas abajo es necesario medir la altura de la corona (CH, Crown Height) y la altura total (TH, Total Height).

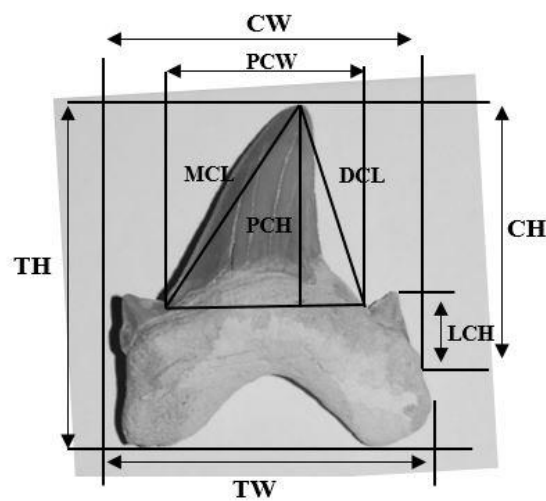


Figura 3. Medidas estándares para cada diente. Vista labial. Abreviaciones: CH, altura de la corona; CW, anchura de la corona; DCL, longitud del borde de corte distal; LCH, altura de la serración lateral; MCL, longitud mesial del filo de corte; PCH, altura de la cúspide; PCW, anchura de la cúspide; TH, altura total; TW, anchura del diente. Modificado de Shimada (2007).

Figura 3. Dental measurements. Labial view. Abbreviations. CH, crown height; CW, crown width; DCL, distal cutting-edge length; LCH, lateral cusplet height; MCL, mesial cutting-edge length; PCH, principle (main) cusp height; PCW, principle (main) cusp width; TH, tooth height; TW, tooth width; Modified from SHIMADA (2007).

Se suelen utilizar dos técnicas distintas con las ecuaciones descritas a continuación para estimar la talla a partir de dientes. La técnica propuesta por Shimada (2003) consiste en estudiar la mandíbula del gran tiburón blanco conociendo la longitud total, concluyendo que las raíces y las coronas de los dientes crecían al mismo ritmo que el cuerpo del individuo. Ese método se aplicó para estimar las tallas de especies de tiburones extinguidas (Pimiento *et al.*, 2010; Trif *et al.*, 2016). Basándose en esa información, Shimada ha aplicado la regresión lineal entre la altura de la corona (CH) y la talla del tiburón (TL).

1) Ecuación de Shimada (2003):

$$Y = Mx + b$$

siendo Y, la talla estimada (TL); M, la constante de la regresión; x, la medición en cm de la parte del diente (CH); b, la pendiente de la regresión

Según la posición del diente en la mandíbula, hay que aplicar distintas ecuaciones:

a. Si el diente tiene una posición I, la ecuación es:

$$TL = 11,522 \times CH \text{ (mm)} + 5,234$$

b. Si el diente tiene una posición II, la ecuación es:

$$TL = 12,103 \times CH \text{ (mm)} - 2,16$$

c. Si el diente tiene una posición III, la ecuación es:

$$TL = 15,738 \times CH \text{ (mm)} + 19,162$$

d. Si el diente tiene una posición lateral L1, la ecuación es:

$$TL = 14,1974 \times CH \text{ (mm)} + 5,5540$$

e. Si el diente tiene una posición lateral L2, la ecuación es:

$$TL = 13,433 \times CH \text{ (mm)} + 4,911$$

f. Si el diente tiene una posición lateral L3, la ecuación es:

$$TL = 14,550 \times CH \text{ (mm)} + 0,464$$

Existe otro método propuesto por Gottfried *et al.*, 1996. Este autor ha realizado sus trabajos basándose en las alturas totales (TH) en centímetros de los dientes del gran tiburón blanco conociendo la longitud total. Ha concluido con la ecuación siguiente:

2) Ecuación de Gottfried (Gottfried *et al.*, 1996) con un diente situado en la posición II:

$$TL = [(0,96 \times TH) - 0,22]$$

Sin embargo, el uso de la ecuación propuesta por Gottfried *et al.* (1996) tiene el principal inconveniente de necesitar obligatoriamente un diente en la posición II de la mandíbula. Conociendo ese elemento restrictivo, se dará mayor consideración a los resultados obtenidos de las ecuaciones propuestas por Shimada. Para ambas técnicas, se necesita, 1) determinar la posición del diente en la mandíbula y 2) medir la parte del diente correspondiente a las referencias CH o TH detalladas anteriormente (Fig. 3). Los dientes tienen potencialmente varias posiciones. Como consecuencia, se realizará la media de las tallas obtenidas por las ecuaciones de Shimada (2003) según las posiciones.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

De los 211 dientes de la colección, 64 pertenecen a una única especie. Los trabajos de identificación concluyen que los dientes pertenecen a la especie *Otodus obliquus*. El estudio de los trabajos de Nolf (1998) y Cappetta (2012) ha permitido determinar las principales características de los dientes (Fig. 4):

- 1) la cúspide tiene forma triangular, sin orificios en los bordes cortantes;
- 2) la cara lingual es moderadamente convexa y no sobresale de la raíz;
- 3) la cara lingual es lisa y convexa;
- 4) presenta un chevrón en forma de V bien desarrollado en la cara lingual;
- 5) presenta un par de cúspides triangulares que carecen de serraciones;
- 6) presenta una protuberancia lingual altamente desarrollada de la raíz;

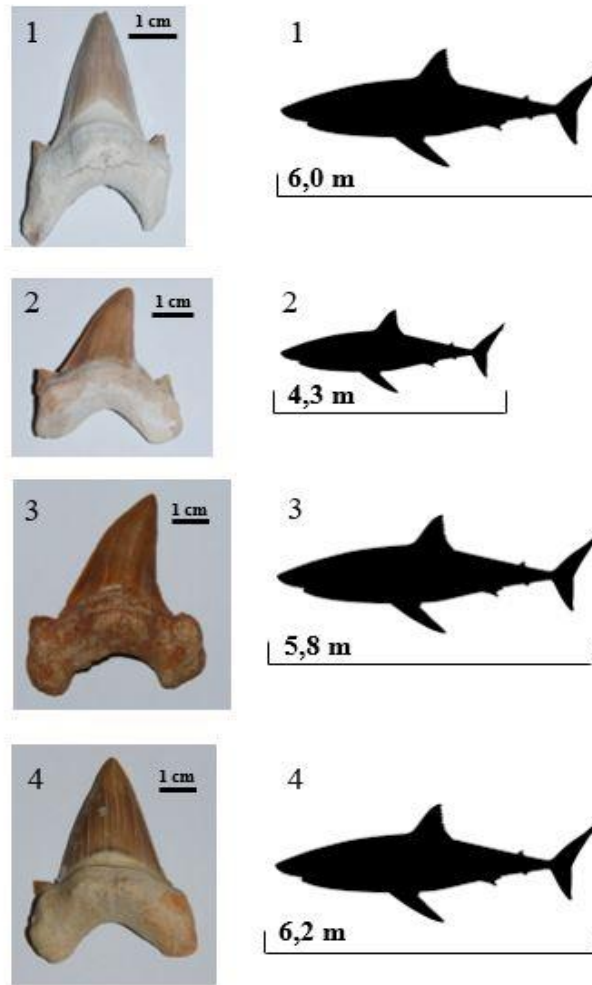


Figura. 4. Vista labial de los dientes 1, 2, 3 y 4 de 4 individuos de la especie *Otodus obliquus* Agassiz, 1843. Fotografías Sebastián Biton-Porsmoguer. Estimaciones de las tallas de los individuos (m). Benguerir (Marruecos).

Figure 4. Labial view of the teeth nº1, 2, 3 and 4 from 4 individuals of *Otodus obliquus* Agassiz, 1843. Photography of Sebastián Biton-Porsmoguer. Size estimation of sharks (m). Benguerir (Morocco).

El estudio de las formas y tamaño de los dientes en comparación con los trabajos realizados por Applegate & Espinosa-Arrubarrena (1996) ha permitido localizar la posición de los dientes en la mandíbula (Fig. 5). Concretamente, los 4 dientes presentados en la figura 4 pertenecen a 4 individuos y tienen potencialmente las posiciones I o II para el diente 1; la posición se sitúa entre L1 y L3 (laterales superiores) para los dientes 2 y 3 (probablemente L2), y III o L3 (laterales inferiores) para el diente 4.

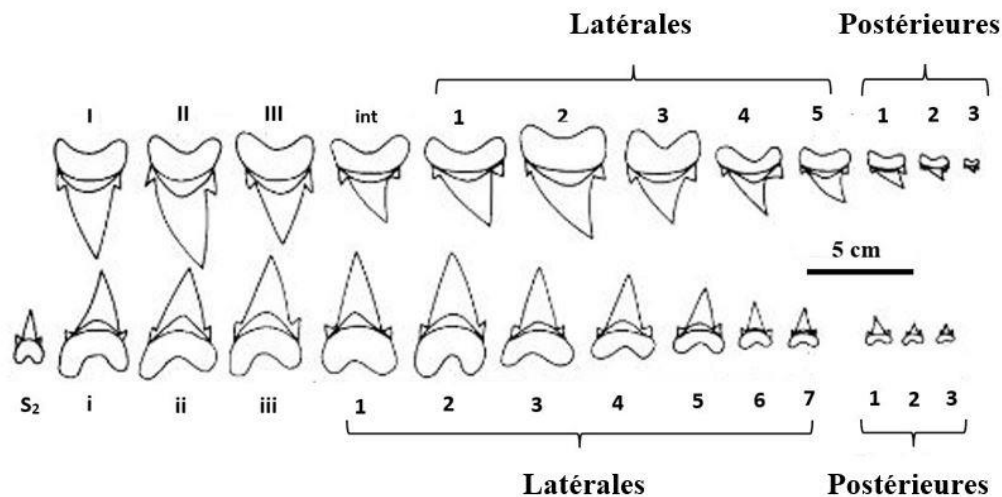


Figura 5. Posición de los dientes en una mandíbula de *Otodus obliquus*. Modificado de Applegate & Espinosa-Arrubarrena (1996).

Figure 5. Positions of the teeth in the mouth of *Otodus Obliquus*. Modified from APPLGATE & ESPINOSA-ARRUBARRENA (1996).

Otodus obliquus muestra grandes similitudes en cuanto a la morfología corporal y al crecimiento con el gran tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*). Puede alcanzar una talla máxima de hasta 9 m, talla máxima parecida a la del *Carcharodon carcharias* (8 m) (Moreno, 2004). Las crías nacen con una talla comprendida entre 110 y 160 cm (Compagno *et al.*, 2005). Estudios comparativos de las vértebras (zonas centrales) por rayos X entre ambas especies han concluido, 1) que el tamaño de las vértebras al nacer es similar (Ehret, 2010) y que, como consecuencia de ello, las crías de ambas especies tendrían la misma talla y 2) que ambas especies crecen al mismo ritmo hasta alcanzar 10 años de edad (Ehret, 2010). El gran tiburón blanco alcanzaría la madurez sexual a los 9-10 años (en el caso de las hembras) con una talla de 4 m aproximadamente (Wintner and Cliff, 1999). A tenor de los datos indicados anteriormente, la talla de madurez sexual del *Otodus obliquus* podría estar muy cercana a los 4 m igualmente. En el caso del gran tiburón blanco, los machos serían más precoces y alcanzarían la madurez sexual a una talla de 350 cm (Compagno *et al.*, 2005) e incluso a 240 cm (Moreno, 2004). En el caso del *Otodus obliquus* es muy probable que los machos alcancen la madurez sexual con anterioridad a las hembras.

Las estimaciones de las tallas indican que los 64 individuos eran todos adultos y medían entre 4 y 7 metros (Tabla 1; Fig. 3).

Tabla 1. Repartición por clases de talla de los dientes fosilizados de *Otodus obliquus*. Altura de la corona, mm (CH), Número de individuos (N), talla estimada de los tiburones en m según el método de Shimada (2003) (TE), Madurez Sexual (MS).

Table 1. Repartition by size classes of teeth (*Otodus obliquus*). Abbreviations: CH; height of the crown, mm; N; number of individuals; TE; Size estimated of sharks with SHIMADA Method, 2003; MS; Sexual maturity.

CH	N	TE	MS
30-39	12	>4	Adulte
40-49	23	>5	Adulte
50-60	19	>6	Adulte
TOTAL	64	-	-

La talla del primer individuo (diente 1) es de 6,0 m, según la media de los resultados obtenidos de las ecuaciones de Shimada (2003). El resultado obtenido aplicando la ecuación de Gottfried *et al* (1996) indica una talla estimada ligeramente superior en comparación con la ecuación de Shimada (2003) (Tabla 2). Independientemente de su sexo, se trata de un adulto maduro. El segundo individuo (diente 2) mide 4,3 m. Correspondería a un individuo joven adulto, si es hembra. Si el individuo es macho, se trataría de un adulto maduro. El tercer individuo (diente 3) mide 5,9 m y corresponde, igual que el primer individuo, a un adulto maduro, independientemente de que sea macho o hembra. El cuarto individuo mide 6,2 metros considerando la posibilidad de distintas posiciones en la dentadura. Se trata de un espécimen adulto maduro (Tabla 2).

Tabla 2. Referencias de los dientes. Posición en la mandíbula. Medidas en mm de la altura de la corona (CH) o de la altura total (TH) en mm y talla estimada en m (Longitud Total, TL) del *Otodus obliquus* según las ecuaciones de Shimada (2003) y Gottfried *et al.*, (1996). (-) ausente.

Table 2. Position in the mouth of the teeth. Abbreviations: CH; Measures in mm of the height of the crown or TH; total height in mm and TL; estimated size in m (total length) of *Otodus obliquus* using SHIMADA (2003) and GOTTFREID *et al.*, (1996). (-) absent.

Individuos	Referencias de los dientes	Posición en la mandíbula	Shimada (2003)		Gottfried <i>et al.</i> , (1996)	
			CH (mm)	LT (m)	TH (mm)	LT (m)
1	1	I	51	5,9	-	-
	1	II	51	6,1	73	6,8
	Media			6,0		6,8
2	2	L1	30	4,3	-	-
	2	L2	30	4,1	-	-
	2	L3	30	4,4	-	-
	Media			4,3		
3	3	L1	41	5,9	-	-
	3	L2	41	5,6		
	3	L3	41	5,9		
	Media			5,8		
4	4	III	40	6,5	-	-
	4	L3	40	5,8		
	Media			6,2		

La zona geográfica de la que proceden los dientes podría ser una zona de reproducción donde machos y hembras se reunían en periodos determinados para copular (concentración de individuos). Es un comportamiento observado en estas especies de tiburones (Compagno *et al.*, 2005). Esa teoría se ve reforzada por la elevada presencia de dientes en la cuenca de Ganntour (Noubhani & Cappetta, 1997; Bardet, 2004). No consta en la literatura que la cuenca haya sido una zona de cría para *Otodus obliquus* (presencia de individuos neonatos y juveniles) tal como pudo demostrar Pimiento *et al.*, (2010) para *Carchalocles megalodon* en Panamá. El estudio concluye en una zona de reproducción con la presencia de 4 neonatos de la especie. Las especies que pertenecen a los Lamniformes suelen ser solitarias, incluso las crías (Moreno, 2004). El hecho de encontrar los dientes aislados entre sí demuestra que se trata de dientes perdidos por el proceso de renovación de la dentadura o por la acción de morder.

La pérdida de los dientes es un fenómeno natural para los tiburones (Moreno, 2004) y se intensifica por la actividad depredadora para alimentarse, pero también por el comportamiento del apareamiento, que implica numerosas mordeduras del macho sobre la hembra (Compagno *et al.*, 2005). Los reptiles marinos desaparecieron al final del Cretácico y los tiburones se convirtieron en los principales depredadores. Las áreas marinas templadas del período Paleoceno se caracterizaban por su abundante vida marina (Hooker, 2005). Como consecuencia, no existen razones ecológicas para pensar que la búsqueda de alimento sea la única causa que explique la alta concentración de *Otodus obliquus* observada en la cuenca marroquí.

CONCLUSIONES

La cuenca de Ganntour es un lugar de yacimiento fosilífero relevante, sobre todo para las distintas especies de tiburones extinguidas del Paleoceno. Los numerosos dientes encontrados indican que la zona desempeñó un papel ecológico importante. La especie ha sido identificada gracias al estudio morfológico de 4 dientes referenciados. Además, la aplicación de distintas ecuaciones ampliamente utilizadas en paleontología ha permitido estimar la talla de los individuos. Pertenecían a la especie *Otodus obliquus* al orden de los Lamniformes. Todos los individuos eran adultos, independientemente de su sexo. Dicha especie comparte muchas características con el gran tiburón blanco. Su nivel de crecimiento era similar hasta los 10 años y la talla de la cría al nacer era parecida. No consta la presencia de individuos que han nacido recientemente en la cuenca marroquí. Como consecuencia, los resultados del presente estudio concluyeron que la cuenca era probablemente una zona de reproducción para la especie, donde se reunían los machos y las hembras para aparearse. Es posible que la cuenca sea también área de reproducción para otras especies de tiburones extintas, ya que reunía condiciones ecológicas óptimas (aguas templadas con elevada fuente de alimentación). Quedaría por determinar si comparten con algunas especies actuales características biológicas, tal como se ha indicado en este estudio entre *Otodus obliquus* y *Carcharodon carcharias*.

REFERENCIAS

- ALEJO-PLATA, C., GÓMEZ-MÁRQUEZ, J.L., RAMOS, S., HERRERA, E. (2007).- Presence of neonates and juvenile scalloped hammerhead sharks *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) and silky sharks *Carcharhinus falciformis* (Muller & Henle, 1839) in the Oaxaca coast, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, vol. 42, p. 403–413.
- APPLEGATE, S.P., ESPINOSA-ARRUBARRENA L. (1996).- The fossil history of *Carcharodon* and its possible Ancestor, *Cretolamna*: a study in Tooth identification. Chapter 4, in *Great white shark: the biology of Carcharodon carcharias* edited by A. Peter Kimley and David G. Ainley: p. 19-36.
- ARAMBOURG, C. (1952).- Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc – Algérie – Tunisie). *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, vol. 92, p. 1-372.
- BARDET, N. (2004).- Les fantastiques gisements à vertébrés des phosphates du Maroc. *Saga-geol.asso.* http://www.saga-geol.asso.fr/Geologie_page_conf_phosphates_Maroc.html. Consulté le 14 mai 2017
- BARDET, N., PEREDA SUBERBIOLA, X., IAROCHÈNE, M., BOUYA, B. & AMAGHZAZ, M. (2005).- A new species of *Halisaurus* from the Late Cretaceous phosphates of Morocco, and the phylogenetical relationships of the *Halisaurinae* (Squamata: Mosasauridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 143, p. 447-472.
- BARDET, N., GHEERBRANT, E., NOUBHANI, A., CAPPETTA, H., JOUVE, S., BOURDON, E., PEREDA SUPERBIOLA, X., JALIL, N., VINCENT, P., HOUSSAYE, A., SOLÉ, F., EL HOUSSAINI DARIF, K., ADNET, S., RAGE, J.C., DE LAPPARENT DE BROIN, F., SUDRE, J., BOUYA, B., AMAGHZAZ, M. MESLOUH, S. (2016).- Les Vertébrés des phosphates crétacés-paléogènes (72,1-47,8 Ma) du Maroc. *Mémoires de la Société Géologique de France*, n.s, vol. 180, p. 351-452.
- BAIS, G., COUPEAU, Y., SERET, B., CALMETTES, B., LOPEZ, R., HETHERINGTON, S., RIGHTON, D. (2016).- Return migration patterns of porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the northeastern Atlantic: Implications for stock range and structure. *ICES Journal of Marine Science*, vol. 74 (5), p. 1268-1276.
- BITON-PORSMOQUER, S. (2015).- Biologie, Ecologie et Conservation du requin peau bleue (*Prionace glauca*) et du requin mako (*Isurus oxyrinchus*) en Atlantique-nord-est. Thèse doctorale. Aix-Marseille University. 269pp.
- BOBACK S.M. ET GUYER C. (2003).- Empirical evidence for an optimal body size in snakes. *Evolution*, vol. 57, p. 345–351.
- CAPPETTA, H. (1987).- Chondrichthyes II: Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. In: H.-P. Schultze (Ed.), *Handbook of Paleoichthyology*, 3B. G. Fischer Verlag, Stuttgart & New York, 193 p.
- CAPPETTA, H. (2012).- Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: teeth. In: Schultze H.P., editor. *Handbook of paleoichthyology* Volume 3E. Munich: Verlag Dr. Gustav Fischer. 512 p.
- CAPPETTA, H., BARDET, N., PEREDA SUBERBIOLA, X., ADNET, S., AKKRIM, D., AMALIK, M., BENADDALLAH, A. (2014).- Marine vertebrate faunas from the Maastrichtian phosphates of Benguérir (Ganntour Basin, Morocco): *Biostratigraphy, palaeobiogeography, and palaeoecology*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, vol. 409, p. 217-238.

- CAVIN, L., BARDET, N., CAPETTA, H., GHEERBRANT, E., IAROCHÉNE, S.M. & SUDRE, J. (2000).- A new Palaeocene albulid (Teleostei: Elopomorpha) from the Ouled Abdoun phosphatic basin, Morocco. *Geological Magazine*, vol. 137, p. 583-591.
- COMPAGNO, L., DANDO, M., FOWLER, S. (2005).- Guía de campo de los tiburones del mundo. Ediciones Omega, Barcelona. 357pp.
- DÍEZ DÍAZ, V. & ORTEGA, F. (2007).- Un nuevo ejemplar de mosasaurio halisaurino del Cretácico Superior (Maastrichtiense) de la cuenca de Khouribga (Marruecos). En: *Cantera Paleontológica* (Eds. O. Cambramoo, C. Martínez-Pérez, B. Chamero, F. Escaso, S. de Esteban Trivigno & J. Marugán-Lobón) Cuenca, Diputación Provincial de Cuenca, p. 143-155.
- DRAGASTAN, O.N. & HERBIG, H.G. (2007).- Halimeda (Green siphonous algae) from the Paleocene of (Morocco) – Taxonomy, phylogeny and paleoenvironment. *Micropaleontology*, vol. 53 (1-2); DOI: 10.2113/gsmicropaL.53.1-2.1.
- EHRET, D.J. (2010).- Paleobiology and taxonomy of extinct lamnid and otodontid sharks (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Lamniformes). PhD Thesis. University of Florida. 165 p.
- GOTTFRIED, M.D., COMPAGNO, L.J.V., CURTIS B.S. (1996).- Chapter 7. Size and skeletal anatomy of the giant megatooth shark megalodon. Pp. 55-66. IN: Klimley, A. Peter, and Ainley, David, G. (Editors). In: *Great white sharks the biology of *Carcharodon carcharias**. Academic Press. San Diego, CA. 517 p.
- HOOVER, J.J. (2005).- Tertiary to Present: Paleocene. Vol. 5. of Selley, Richard C., L. Robin McCocks, and Ian R. Plimer, *Encyclopedia of Geology*, Oxford: Elsevier Limited. ISBN 0-12-636380-3: p. 459-465.
- KOZŁOWSKI J., GAWELCZYK A.T. (2002).- Why are species' body size distributions usually skewed to the right? *Functional Ecology*, vol. 16, p. 419–432.
- KRIWET, J., MEWIS, H., HAMPE, O. (2015).- A partial skeleton of a new lamniform mackerel shark from the Miocene of Europe. *Acta Palaeontologica Polonica*, vol. 60 (4), p. 857–875.
- LÜBKE, A., ENAX, J., LOZA, K., PRYMAK, O., GAENGLER, P., FABRITIUS, H.O., RAABE, D., EPPLE, M. (2015).- Dental lessons from past to present: ultrastructure and composition of teeth from plesiosaurs, dinosaurs, extinct and recent sharks. *The royal Society of Chemistry Advances*, vol. 5, p. 61612-61622.
- MORENO, J.A. (2004).- Guía de los tiburones de aguas ibéricas, Atlántico nororiental y Mediterráneo. Ediciones Omega, Barcelona, 315 p.
- NOLF, D. (1998).- Fossiles de Belgique : Dents de requins et raie du Tertiaire de la Belgique. Institut Royal des sciences naturelles de la Belgique. 184p.
- NOUBHANI, A. & CAPETTA, H. (1997).- Les Orectolobiformes, Carcharhiniformes et Myliobatiformes (Elasmobranchii, Neoselachii) des bassins à phosphate du Maroc (Maastrichtien-Lutétien basal). Systématique, biostratigraphie, evolution et dynamique des faunes. *Palaeo Ichthyologica*, vol. 8, p. 1-327.
- O'GORMAN E.J., HONE D.W.E. (2013).- Correction: body size distribution of the dinosaurs. *PLoS ONE*, vol. 7: e51925; doi:10.1371/journal.pone.0051925.
- PETERS, R.H. (1983).- The ecological implications of body size. Cambridge University Press, New York.
- PIMIENTO, C., EHRET, D.J., MACFADDEN, B.J., GORDON, H. (2010).- Ancient Nursery Area for the Extinct Giant Shark Megalodon from the Miocene of Panama. *PLoS ONE* (Panama: PLoS.org) vol. 5 (5): e10552; doi:10.1371/journal.pone.0010552
- RENZ, M. (2002).- Megalodon. Hunter the hunter. Press Printing, Florida, USA. ISBN. 0-9719477-0-8. 159 p.
- SHIMADA, K. (2003).- The relationship between the tooth size and total body length in the white shark, *Carcharodon carcharias* (Lamniformes : Lamnidae). *Journal of Fossil Research*, vol. 35, p. 28-33.
- SHIMADA, K., CHANDLER, R.E., LAM, O.L.T., TANAKA, T., WARD, D.J. (2016).- A new elusive otodontid shark (Lamniformes: Otodontidae) from the lower Miocene, and comments on the taxonomy of otodontid genera, including the 'megatoothed' clade. *Historical Biology*, p. 1-11.
- SMITH, F.A., LYONS, S.K., ERNEST, S.K.M., BROWN J.H. (2008).- Macroecology: more than the division of food and space among species on continents. *Progress in Physical Geography*, vol. 32, p. 115–138.
- TRIF, N., COIBANU, R., CODREA, V. (2016).- The first record of the giant shark *Otodus megalodon* (Agassiz, 1835) from Romania. *Acta Musei*, XI. Vol. 3, p. 507-526.
- WINTNER, S.P., CLIFF, G. (1999).- Age and growth determination of the white shark, *Carcharodon carcharias*, from the east coast of South Africa. *Fishery Bulletin*, vol. 97, p. 153-169.