

F
U
N
D
A
M
E
N
T
A
L



Megalodón,
un tiburón extinto de sangre caliente



MEGALODÓN, UN TIBURÓN EXTINTO DE SANGRE CALIENTE

HUMBERTO FERRÓN JIMÉNEZ

Ferrón, H. (2019). Megalodón, un tiburón extinto de sangre caliente. *¡Fundamental!* 32, 1–46.

Este número se ha editado en el marco del 16º Premio Internacional de Investigación en Paleontología **pALEONTUROLOGÍA 18**, convocado por la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel–Dinópolis.

Esta publicación forma parte de los proyectos de investigación en Paleontología subvencionados por: Departamento de Educación, Cultura y Deporte del Gobierno de Aragón; Grupo de Investigación de Referencia E04_17R FOCONTUR cofinanciado por el Departamento de Innovación, Investigación y Universidad (Gobierno de Aragón) y fondos FEDER Aragón 2014-2020 “Construyendo Europa desde Aragón”; Instituto Aragonés de Fomento; Dinópolis y Caja Rural de Teruel.

EDICIÓN: © Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel – Dinópolis.

AUTOR: Humberto Ferrón Jiménez.

COORDINACIÓN: Luis Alcalá.

DISEÑO Y MAQUETA: © JoaquínJPG.

ILUSTRACIÓN PORTADA: © Hugo Salais.

DEPÓSITO LEGAL: TE–200–2019

ISBN–13: 978-84-944167-5-0

Queda rigurosamente prohibida, sin la autorización escrita de los autores y del editor, bajo las sanciones establecidas en la ley, la reproducción total o parcial de esta obra por cualquier medio o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático. Todos los derechos reservados.

16°

PREMIO INTERNACIONAL DE INVESTIGACIÓN EN PALEONTOLOGÍA paLeonturoLogía 18



En la ciudad de Teruel, a las 21:00 horas del día 18 de diciembre de 2018, se reúnen en calidad de miembros del jurado la doctora **Maria E. McNamara** (Investigadora del University College Cork, Irlanda, y miembro del equipo ganador del premio Paleonturología 17), el doctor **Julio Aguirre** (Catedrático de Paleontología, Universidad de Granada) y doña **Ainara Aberasturi** (Directora del Museo Paleontológico de Elche) y, en calidad de secretario, el doctor Luis Alcalá (Director Gerente de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis).

Después de examinar los 24 artículos científicos participantes en el Decimosexto Premio Internacional de Investigación en Paleontología **paLeonturoLogía 18** (convocado por la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis con la colaboración de la Sociedad Gestora del Conjunto Paleontológico de Teruel y de Caja Rural de Teruel) y tras las oportunas deliberaciones

acuerdan conceder el Premio **paLeonturoLogía 18**, dotado con 4.500 euros y una edición divulgativa del trabajo premiado, al artículo:

Regional endothermy as a trigger for gigantism in some extinct macropredatory sharks

cuyo autor es

Humberto Ferrón

Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva. Universidad de Valencia

publicado en **PLOS ONE, 12 (9): e0185185, 2017.**

El trabajo premiado analiza las causas del gigantismo de los tiburones de la familia de los otodóntidos, que no eran bien entendidas hasta el momento pues se relacionaban con factores climáticos. Sin embargo, uno de los resultados relevantes de la investigación es que el gigantismo estaría relacionado con una endotermia (capacidad de regulación para mantener la temperatura del cuerpo constante e independiente de la temperatura ambiental) regional. Al respecto hay que señalar que los otodóntidos se consideraban clásicamente organismos ectotérmicos (es decir, que regulan su temperatura corporal a partir de la temperatura ambiental) pero el trabajo premiado presenta evidencias de que fueron endotérmicos, lo que pudo haber desencadenado su gigantismo y permitido un modo de vida activo como megapredadores, de manera semejante al de las orcas actuales.

El estudio presenta diversos métodos para investigar el gigantismo (geoquímicos, morfológicos y biomecánicos) y destaca por sus exhaustivos tratamientos estadísticos de los datos. Una de las aportaciones novedosas consiste en el intento de explicación del coste energético implicado en la natación de especies extintas. El contenido gráfico del artículo también sobresale al incluir diagramas que permiten pronosticar niveles de energía (es decir, de actividad) a partir de las formas del cuerpo y de los dientes. Los resultados obtenidos sugieren que la hipótesis actualmente aceptada acerca de la evolución de la endotermia regional en los peces debe ser revisada.

De todo lo cual doy constancia a las 23:35 horas del día 18 de diciembre de 2018.

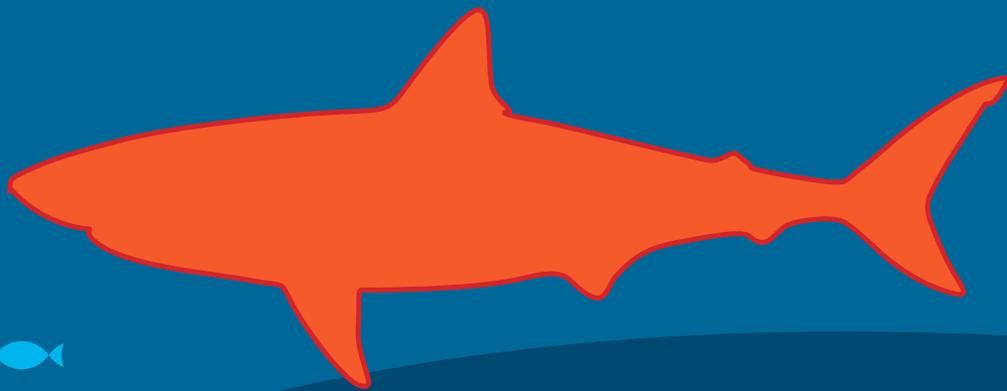
El Secretario
Luis Alcalá



Humberto Ferrón Jiménez

Desde mi niñez he mostrado un profundo interés por el mundo natural y los fósiles en particular. En 2012 me gradué en biología y, después de mis estudios de maestría en la Universidad Autónoma de Barcelona (2013), comencé mi doctorado sobre la paleoecología de vertebrados primitivos en la Universidad de Valencia. Durante ese periodo me especialicé en diversas técnicas para inferir los modos de vida de vertebrados acuáticos extintos, incluyendo análisis de morfometría geométrica y multivariante, análisis macroevolutivos, tomografía computarizada, diversos métodos estadísticos y algunas técnicas de paleontología virtual como la dinámica de fluidos computacional. Una parte importante de mi doctorado se centró en el estudio de tiburones actuales como modelos para inferir la ecología de otros peces extintos. A lo largo de mi carrera como investigador he desarrollado estancias en diversas instituciones internacionales y he llevado a cabo campañas de campo en diferentes países, tales como Alemania, Suecia, Reino Unido, Suiza, Australia o México. Actualmente formo parte del equipo de paleobiología de la Universidad de Bristol (Reino Unido), donde desarrollo un proyecto como investigador Marie Curie sobre la hidrodinámica y modos de vida de los primeros vertebrados.





Megalodón,

un tiburón extinto de sangre caliente

Humberto Ferrón Jiménez



Megalodón,

un tiburón extinto de sangre caliente

Introducción

Megalodón (*Otodus megalodon*) es probablemente el tiburón extinto más popular entre el público general. Con sus más de 18 metros de longitud, esta criatura surcó los mares de todo el mundo desde el Mioceno temprano hasta el Plioceno, es decir, un periodo temporal comprendido entre hace aproximadamente 20 y 2,6 millones de años (Pimiento *et al.*, 2016; Pimiento y Clements, 2014). A pesar de su fama, estando presente en casi todos los museos de historia natural y siendo el protagonista de videojuegos, documentales e incluso películas (ver **La imagen de Megalodón y los tiburones en el cine**), este animal solo se conoce a partir de dientes y vértebras aisladas, a excepción de unos pocos ejemplares fósiles que conservan parte de la columna vertebral o conjuntos de dientes que muy probablemente pertenecieron al mismo individuo (Bendix-Almgreen, 1983; Ehret, 2010; Leriche, 1926; Uyeno *et al.*, 1989) (ver **¿Cómo encuentran los paleontólogos restos fósiles de tiburones?**, Fig. 1). Sin embargo, la información que puede extraerse de estos restos es valiosísima y nuestro conocimiento actual sobre este animal es bastante amplio, aunque quedan aún muchas cuestiones por ser resueltas en el futuro. Este trabajo pretende ser un recorrido sobre toda la evidencia que tenemos a día de hoy acerca de su modo de vida y las razones de su éxito evolutivo, desvelando desde cuándo y cómo se originó hasta cómo se cree

que se extinguió, pasando también por particularidades de su reproducción, posibles estrategias de caza, su metabolismo y otros aspectos varios.

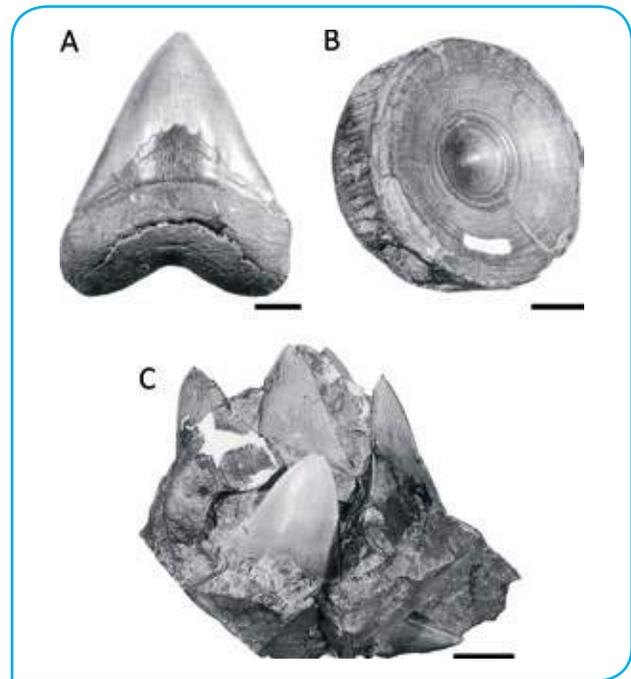


Figura 1. Restos fósiles de Megalodón. (A) Diente de la mandíbula superior. (B) Vértebra. (C) Conjunto de dientes que mantienen la posición que ocuparon en vida. Escala = 2,5 cm.

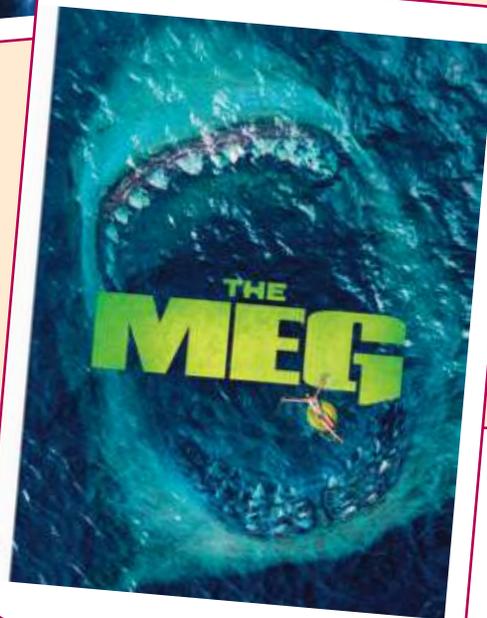
La imagen de Megalodón y los tiburones en el cine

Los humanos sentimos fascinación por los animales de gran tamaño y especialmente por aquellos que son potencialmente peligrosos para nosotros. Esta atracción parece que se acentúa más aún cuando se trata de animales extintos y el mejor ejemplo de ello lo tenemos en los dinosaurios. Posiblemente, este sea también el principal motivo que ha llevado en tantas ocasiones a los tiburones y a Megalodón a la gran pantalla. Por desgracia, este hecho constituye un arma de doble filo ya que, aunque es un recurso importante para despertar el interés del público general hacia estos animales y la paleontología en general, muchas películas presentan una imagen muy desvirtuada de ellos. En este sentido, en el verano de 1975, la película dirigida por Steven Spielberg "Jaws" ("Tiburón" en su versión española) marcó un antes y un después en nuestra percepción sobre los tiburones. Tanto es así que, si no fue el origen de la llamada selacofobia (miedo irracional a los tiburones), fue un importante promotor de esta. Desde su estreno, han sido innumerables las apariciones de tiburones en películas de terror, siendo "The Meg" ("Megalodón" en su versión española), la obra dirigida por Jon Turteltaub, una de las más recientes. En esta película se presenta de nuevo a Megalodón como un tiburón exageradamente grande, capaz de sobrevivir durante millones de años en las profundidades marinas y con especial predilección por matar humanos. La divulgación científica juega ahí un importante papel para transmitir a la sociedad el conocimiento real existente sobre este fascinante grupo de animales y revertir así la imagen que muy injustamente se les ha dado.

JAWS



THE MEG



Carátulas de las películas "Jaws" y "The Meg", ejemplos de largometrajes protagonizados por el gran tiburón blanco y Megalodón, respectivamente.

¿Cómo encuentran los paleontólogos restos fósiles de tiburones?

Los tiburones, junto con las rayas y las quimeras, constituyen el grupo de los condriictios o peces cartilagosos. Como su nombre indica, su esqueleto está formado mayoritariamente por cartílago, un tejido que se descompone con facilidad tras la muerte del animal. Como consecuencia, el registro fósil de este grupo está compuesto principalmente por dientes, escamas y, ocasionalmente, vértebras,

elementos que normalmente se encuentran mineralizados en vida. En el trabajo de campo, los paleontólogos siguen dos metodologías complementarias en la búsqueda de estos restos. Por un lado, una vez localizada una zona fosilífera, suelen prospectar la superficie de los estratos y/o golpearlos con martillos de geólogo con la esperanza de que las rocas se fracturen exponiendo algún resto fósil de tiburón. Sin embargo, la mayoría de escamas y dientes no son visibles a simple vista y es necesario un largo procesado de las rocas que los contienen para su estudio. En este caso, suelen muestrearse rocas calcáreas que posteriormente son disueltas con ácido acético o fórmico en el laboratorio. El ácido destruye la matriz de la roca así como los fósiles de carbonato cálcico contenidos en ella. Sin embargo, los dientes y escamas, de naturaleza fosfática, son mucho más resistentes a este procesado por lo que quedan intactos. El residuo generado tras el tratamiento con ácido es lavado con agua y cribado en una serie de tamices donde quedan las escamas y dientes. La inspección de estos restos bajo una lupa binocular permite su recolección y posterior estudio. Una vez los fósiles han sido estudiados, son depositados en colecciones museísticas con el fin de que puedan ser consultados por cualquier otro paleontólogo que lo desee.



(A) Prospección visual de niveles fosilíferos. (B) Martillo de geólogo sobre estrato. (C) Diente fósil de tiburón encontrado tras fracturar una roca. (D) Campana de extracción de gases donde se están procesando muestras de roca caliza con ácido acético. (E) Tamices utilizados para cribar el residuo generado a partir de la disolución de la roca. (F) Residuo cribado y secado. (G) Lupa binocular donde la muestra será triada en una bandeja metálica con ayuda de un pincel. (H) Restos fósiles encontrados en la muestra. (I) Portaobjetos con los dientes y escamas hallados para su depósito. (J) Colecciones de restos fósiles. (K) Sala principal del Museu Cau del Tauró de l'Arboç (Tarragona), que alberga la mayor colección de tiburones actuales y fósiles de España y una de las más importantes de Europa.

Los *glossopetrae* y otras curiosidades históricas de Megalodón

Diversas evidencias arqueológicas sugieren que los restos fósiles de tiburones (incluidos los de Megalodón) despertaban ya el interés de los humanos hace más de 10.000 años. Un número importante de civilizaciones usaron dientes y vértebras fosilizadas de estos animales como armas, adornos e incluso ofrendas en rituales funerarios o religiosos (Betts *et al.*, 2012; Mayor, 2011). Durante la Edad Antigua y la Edad Media, los dientes fósiles de Megalodón eran conocidos como *glossopetrae*, siendo considerados lenguas petrificadas de dragones y serpientes con multitud de propiedades mágicas. Estos elementos eran utilizados en ocasiones como antídotos contra venenos, con la capacidad además de cambiar de color al ser sumergidos en bebidas envenenadas. Como amuletos, supuestamente protegían ante la mordedura de serpientes, facilitaban el parto y aliviaban el dolor de muelas, boca y lengua, así como las molestias derivadas de la erupción de los dientes en los niños (Moody *et al.*, 2011). Curiosamente, Plinio el Viejo, un naturalista romano del siglo I, creía que estos elementos caían del cielo de forma natural durante las noches con eclipse lunar. Fue sin embargo Nicolaus Steno, un naturalista danés del Renacimiento, quien en 1667 interpretó los *glossopetrae* por primera vez como dientes de tiburones del pasado. Llegó a esta conclusión tras diseccionar una cabeza y los dientes de un gran tiburón blanco procedente de Livorno y percatarse de su similitud morfológica con unos *glossopetrae* de la isla de Malta, así como de la presencia de signos de descomposición en estos últimos. Estas ideas fueron publicadas

el mismo año presentándose la primera ilustración conocida de fósiles de Megalodón. Además, dicho trabajo es considerado un hito en la historia de la paleontología ya que constituye la primera interpretación documentada sobre el origen orgánico (a partir de seres vivos) de los fósiles (Sequeiros y Pelayo, 2005).

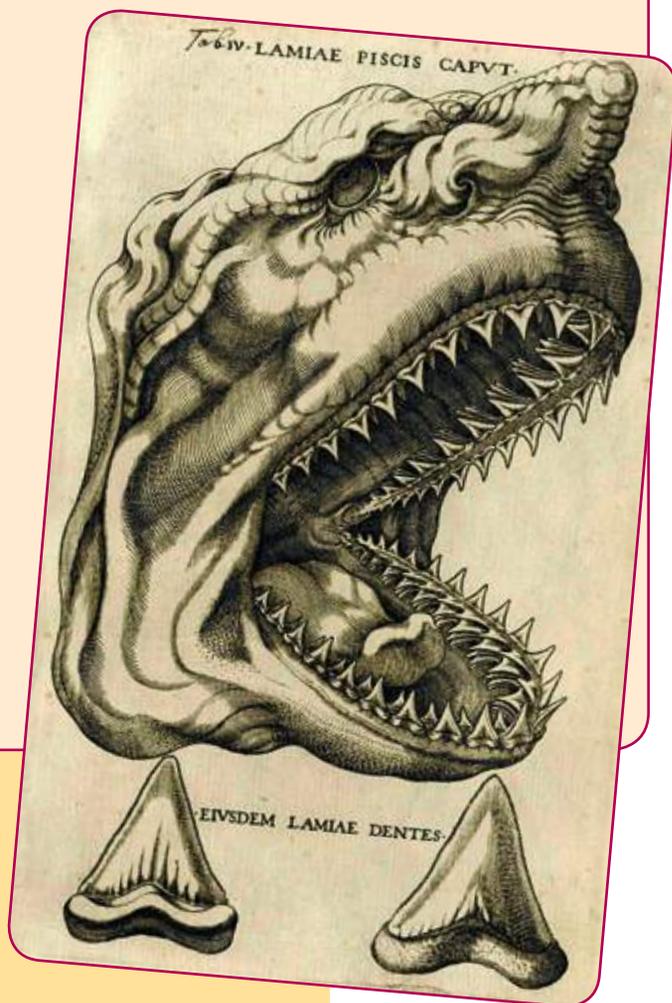
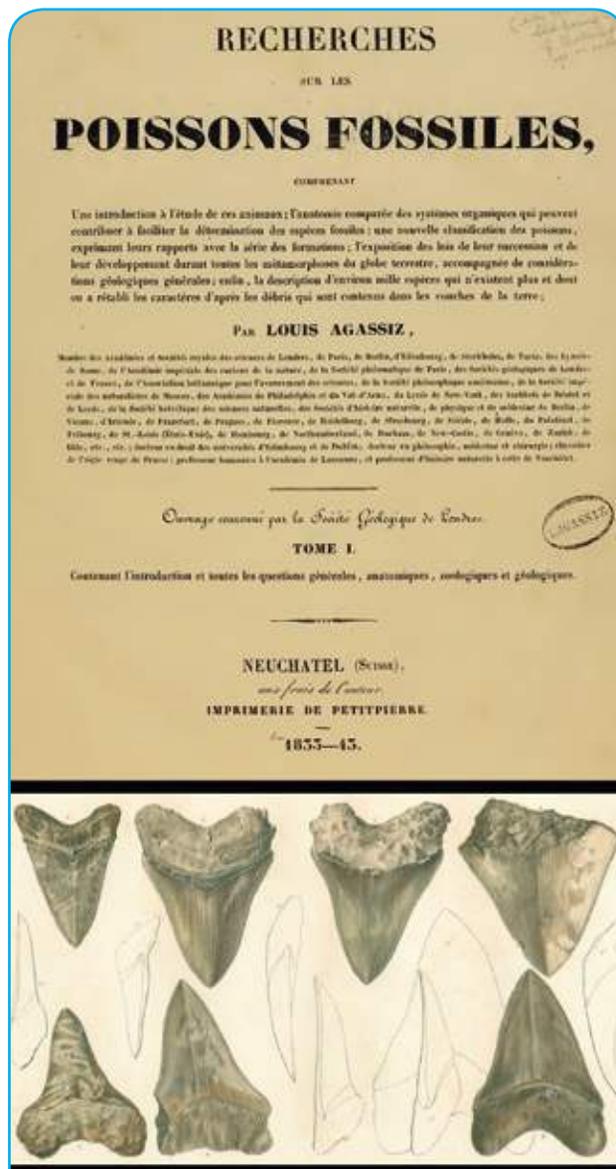


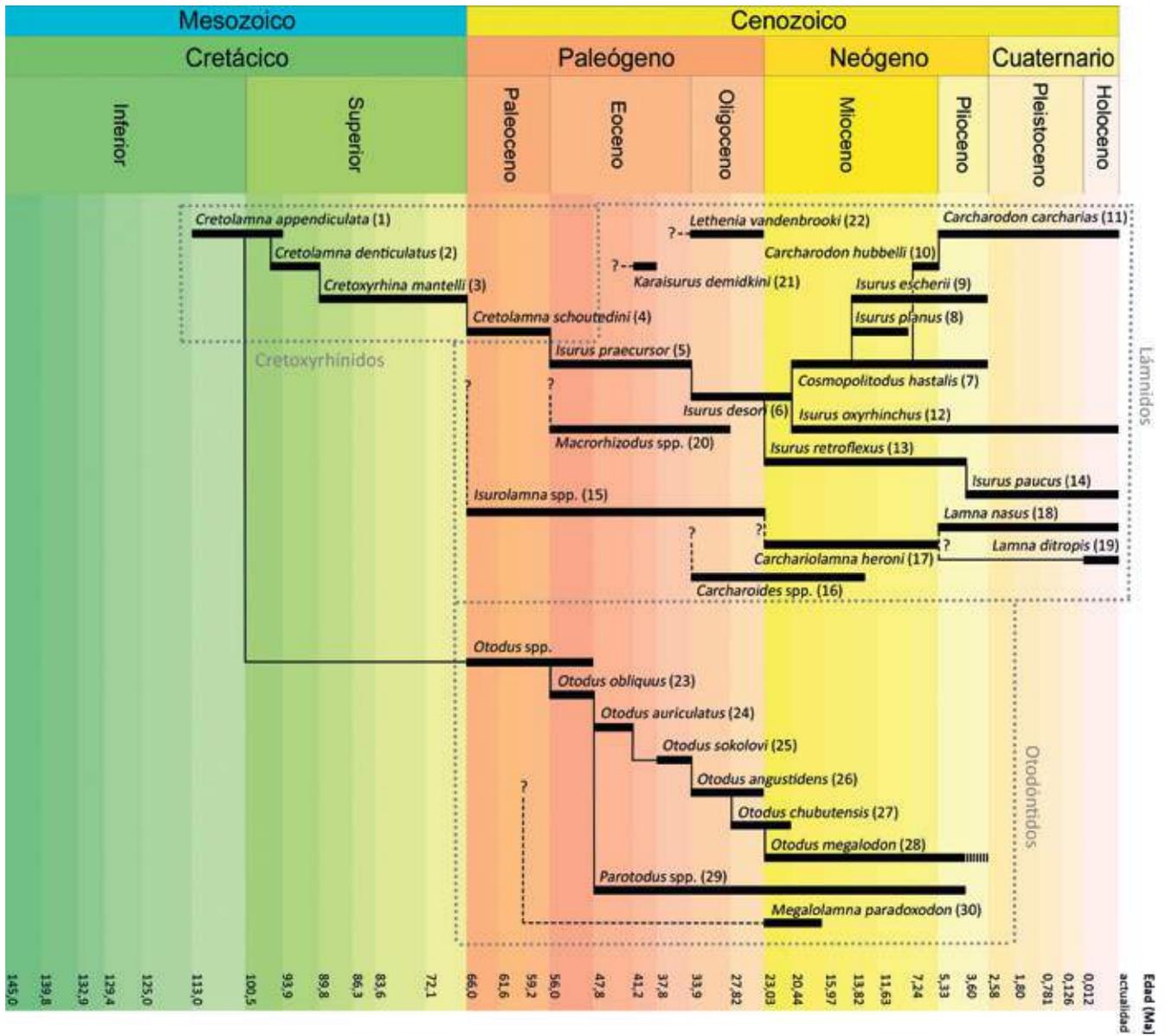
Ilustración original del trabajo de Nicolaus Steno "Elementorum Myologiae Specimen, seu Musculi descriptio geometrica. Cui accedunt Canis Carchariae caput dissectum, et Dissectum Piscis ex Canum genere", mostrando la cabeza del gran tiburón blanco de Livorno y dos *glossopetrae*.

Los orígenes de Megalodón y su relación con el gran tiburón blanco

Los dientes de Megalodón se conocen desde tiempos inmemoriales (ver **Los glossopetrae y otras curiosidades históricas de Megalodón**). Sin embargo, no fue hasta mediados del siglo XIX cuando este tiburón fue formalmente descrito como especie por Luis Agassiz (1843). La aparente similitud morfológica de sus dientes con los del actual gran tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*), ambos de forma triangular y con bordes aserrados, llevó a este naturalista suizo a incluirlo en el género *Carcharodon*, dándole el nombre de *Carcharodon megalodon* (Fig. 2). Desde entonces, Megalodón fue considerado durante mucho tiempo como una especie estrechamente emparentada con el gran tiburón blanco o incluso como su antecesor más inmediato, dentro de la familia de los lámnidos. Sin embargo, esta semejanza morfológica muy probablemente se debió a una similitud en sus tipos de dieta, estando las dos especies adaptadas a depredar sobre mamíferos marinos (Diedrich, 2013). Actualmente, se cree que Megalodón, bajo el nuevo nombre científico de *Otodus megalodon*, pertenece a un linaje distinto y completamente extinto, la familia de los otodóntidos, que se separó de los lámnidos durante el Periodo Cretácico hace más de 100 millones de años (ver **Los cretoxyrhínidos: en busca del ancestro del gran tiburón blanco y Megalodón**). Desde entonces los otodóntidos evolucionaron y se diversificaron experimentando una tendencia hacia tamaños gigantescos que culminó con Megalodón, la forma más grande y más moderna de toda la familia (Fig. 3).

Figura 2. Portada y lámina original del trabajo de Luis Agassiz (1843) donde describió formalmente Megalodón como *Carcharodon megalodon*. Actualmente, su nombre científico es *Otodus megalodon* aunque la discusión sobre su nomenclatura continúa entre los expertos.





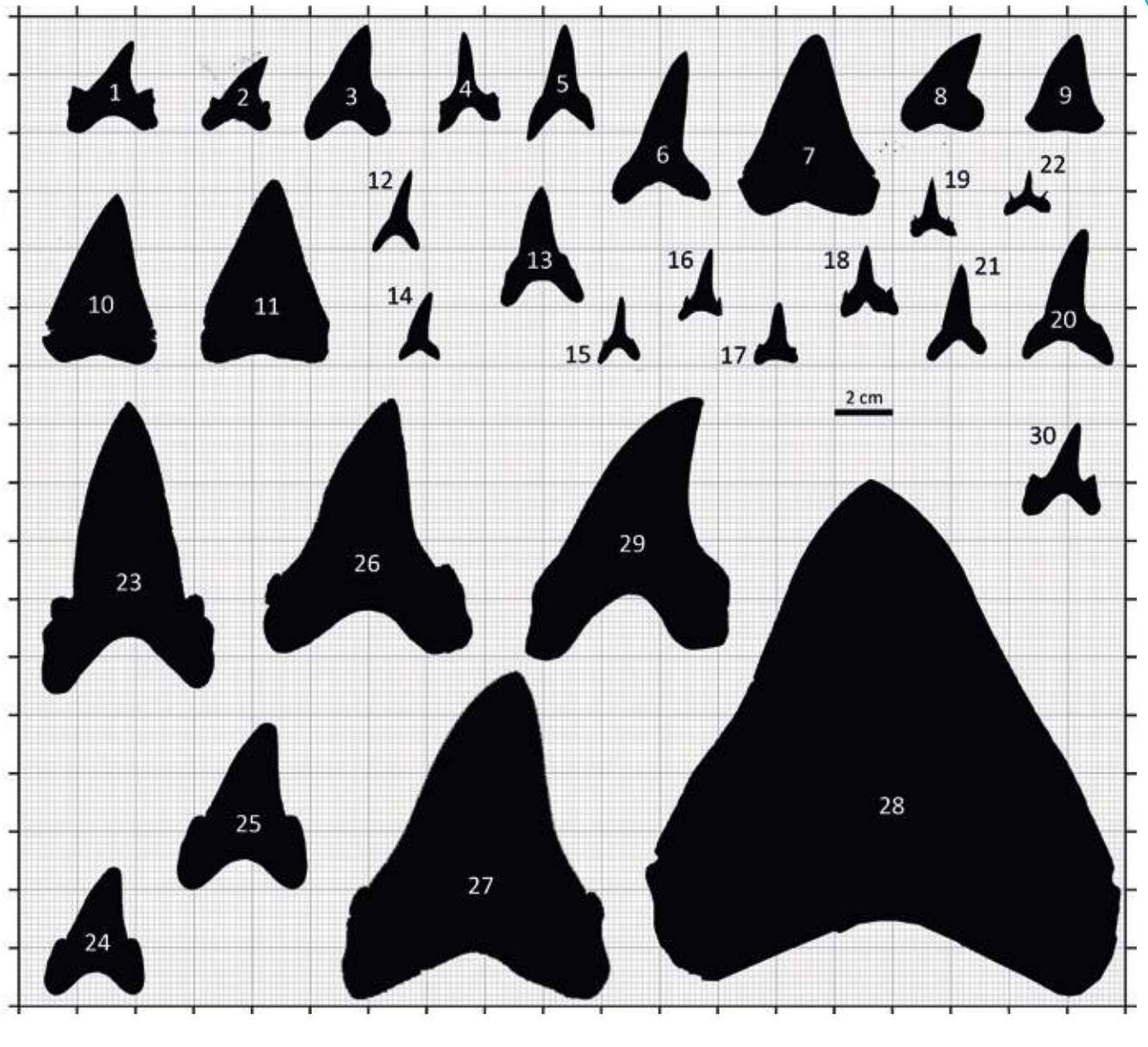
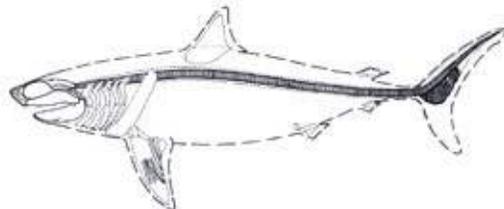
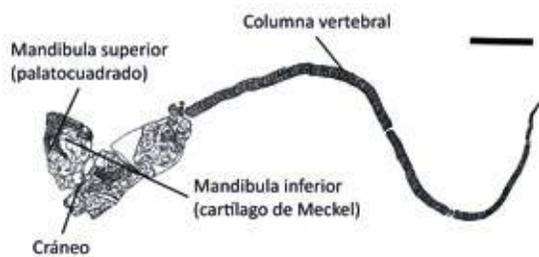
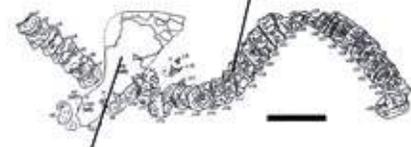


Figura 3. Algunos lámnidos, otodóntidos y cretoxyrhínidos conocidos desde el Periodo Cretácico hasta la actualidad, mostrando las hipotéticas relaciones evolutivas entre ellos así como la forma y el tamaño relativo de sus dientes.

Los cretoxyrhínidos: en busca del ancestro del gran tiburón blanco y Megalodón



Columna vertebral



Mandíbula superior (palatocuadrado)



Los cretoxyrhínidos fueron un grupo de tiburones de mediano y gran tamaño que habitaron las aguas del Periodo Cretácico y parte del Paleógeno (entre hace 113 y 56 millones de años). Entre sus representantes mejor conocidos se encuentran *Cretoxyrhina* y *Cretolamna*. *Cretoxyrhina* fue un tiburón de unos 6 metros de longitud conocido por multitud de esqueletos completos en Norteamérica (Everhart, 1999, 2005; Shimada, 1997a, 1997b). Estos restos fósiles han permitido conocer con exactitud la anatomía de estos tiburones y esclarecer varios aspectos sobre su modo de vida. *Cretoxyrhina* fue un depredador muy activo que se alimentaba de peces, otros tiburones, tortugas marinas y varios grupos de reptiles marinos (mosasaurios y plesiosaurios) y voladores (pterosaurios) que convivieron con los dinosaurios. Por otro lado, *Cretolamna* fue un tiburón de alrededor de 3 metros de longitud con una distribución geográfica muy amplia. Los representantes de este género se conocen casi exclusivamente a partir de dientes aislados, a excepción de algunos ejemplares que preservan porciones de columnas vertebrales y conjuntos de dientes conservando su posición original en la mandíbula (Shimada, 2007). Varios autores han apuntado a que el último ancestro común de lámnidos y otodóntidos sería un tiburón cretoxyrhínido muy similar a *Cretolamna* (Applegate y Espinosa-Arrubarrena, 1996; Capetta, 2012, 1987; Purdy, 1996). Futuros hallazgos de ejemplares completos de *Cretolamna* ayudarían sin duda a esclarecer esta cuestión.

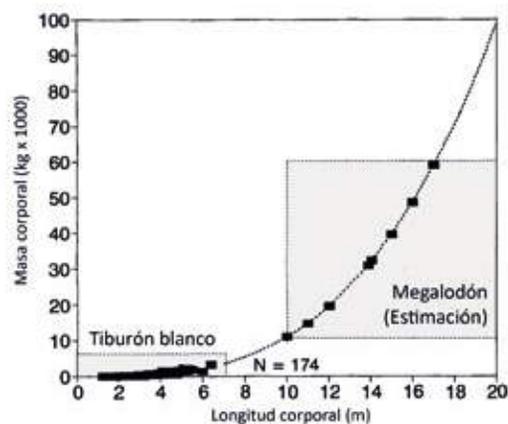
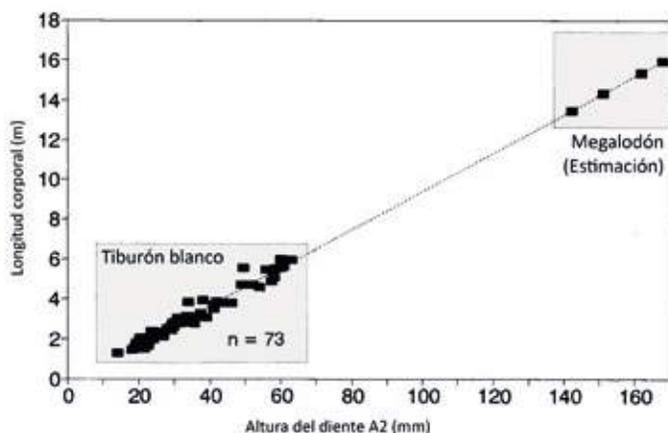
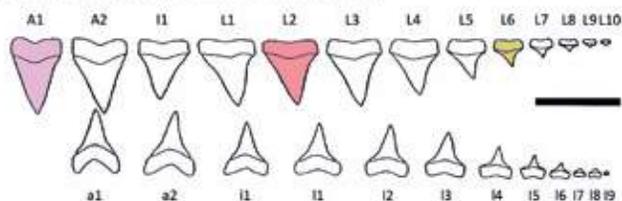
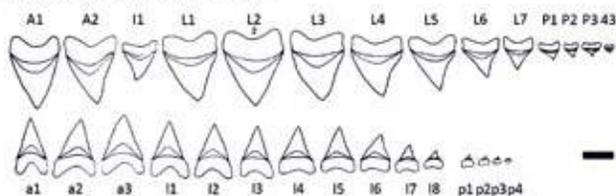
◀◀ (A) Espécimen fósil completo de *Cretoxyrhina* (FHSM VP-2187), expuesto en el Sternberg Museum of Natural History de Hays (Kansas), mostrando el cráneo y las mandíbulas en detalle y acompañado de un diagrama explicativo y una reconstrucción anatómica. (B) Reconstrucción en vida de *Cretoxyrhina* depredando sobre un pterosaurio (*Pteranodon*). (C) Ejemplar fósil de *Cretolamna* mostrando la mandíbula superior y un fragmento de la columna vertebral articulada acompañado de un diagrama explicativo. (D) Ejemplar fósil de *Cretolamna* mostrando la mandíbula superior e inferior con sus respectivos dientes. Escala = (A) 50 cm; (C) 10 cm; (D) 5 cm.

Algunos datos sobre su tamaño, desarrollo y reproducción

El tamaño de los restos fósiles de Megalodón, existiendo dientes que alcanzan los 17 cm de altura, ha llamado desde siempre la atención tanto de aficionados como de expertos paleontólogos. Como consecuencia, muchos investigadores han tratado de estimar el tamaño corporal de este animal siguiendo diferentes enfoques. Los primeros intentos se basaron en estimaciones indirectas a partir de la reconstrucción de la mandíbula de este tiburón (Fig. 4). Sin embargo, estas aproximaciones iniciales condujeron a sobreestimaciones muy alejadas de lo que debió ser su tamaño real debido, entre otros motivos, a una escasa



Figura 4. Reconstrucción de una mandíbula de Megalodón por Bashford Dean en 1909.

A**B**Gran tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*)Megalodón (*Otodus megalodon*)

A, anterior superior; a, anterior inferior; I, intermedio superior; i, intermedio inferior;
L, lateral superior; l, lateral inferior; P, posterior superior; p, posterior inferior.

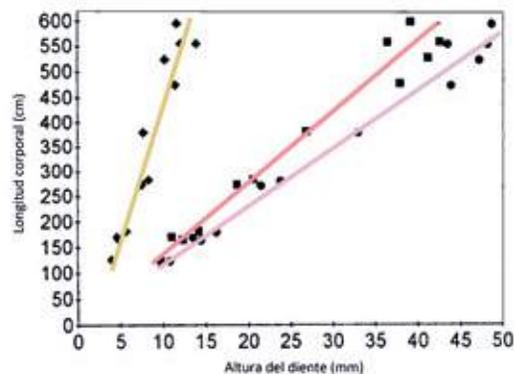


Figura 5. Correlaciones entre el tamaño de los dientes, la longitud y la masa corporal del gran tiburón blanco que han sido posteriormente utilizadas para estimar la longitud y la masa corporal de Megalodón a partir del tamaño de sus dientes fósiles. (A) Representación de las ecuaciones utilizadas en los trabajos clásicos. (B) Aproximación posterior más refinada donde se considera la variación morfológica y de tamaño registrada en los dientes del gran tiburón blanco en función de su posición en la mandíbula. Escala = 5 cm.

comprensión en aquella época sobre la disposición de los diferentes dientes en las mandíbulas de Megalodón.

El creciente conocimiento sobre la biología de los tiburones actuales proporcionó con el tiempo otras herramientas para abordar este problema. Así, se sabe bien a día de hoy que existe una clara relación entre el tamaño

de los dientes y la longitud corporal de cada especie. Curiosamente, dado que estos animales reemplazan los dientes a lo largo de toda su vida, los nuevos dientes que se generan son cada vez más grandes, aumentando su tamaño al mismo ritmo que lo hace el cuerpo del animal. Esta estrecha correspondencia nos permite, por tanto, inferir tamaños corporales a partir de dientes aislados y

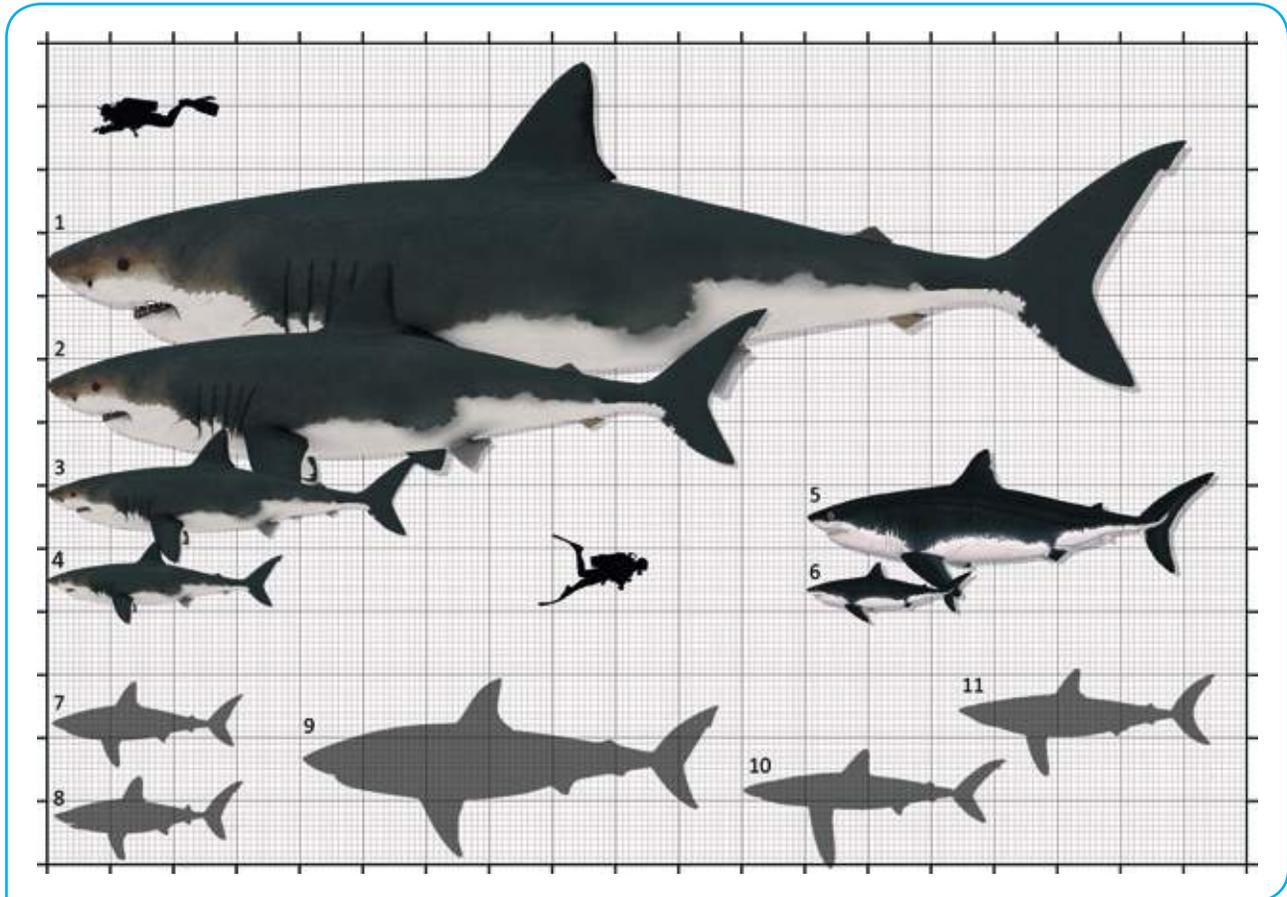


Figura 6. Tamaño corporal de algunos otodóntidos (1-4), cretoxyrhinidos (5-6) y lámnidos actuales (7-11). 1, *Otodus megalodon*; 2, *Otodus obliquus*; 3, *Parotodus*; 4, *Megalolamna*; 5, *Cretoxyrhina*; 6, *Cretolamna*; 7, cailón salmonero (*Lamna ditropis*); 8, cailón (*Lamna nasus*); 9, gran tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*); 10, marrajo negro (*Isurus paucus*); 11, marrajo (*Isurus oxyrinchus*).

extender su aplicación al registro fósil en especies extintas. De acuerdo a esto, las ecuaciones establecidas para el gran tiburón blanco (Gottfried *et al.*, 1996; Randall, 1973) han sido utilizadas para inferir la longitud corporal de Megalodón asumiendo que ambas especies estarían estrechamente emparentadas y tendrían modos de vida y, posiblemente, formas corporales similares (Pimiento *et al.*, 2010; Pimiento y Balk, 2015) (Fig. 5A). Trabajos más recientes (Shimada,

2002) han refinado más aún esta metodología, teniendo en cuenta también la variabilidad de formas y tamaños que puede darse en los dientes debido a su posición en la mandíbula (fenómeno conocido como heterodoncia) (Fig. 5B). Esto ha permitido obtener estimaciones de tamaños más realistas, ofreciendo una visión más fiel de lo que debió ser Megalodón en vida. De forma similar, algunos autores (Gottfried *et al.*, 1996) han estimado la

Estrategias de reproducción en tiburones

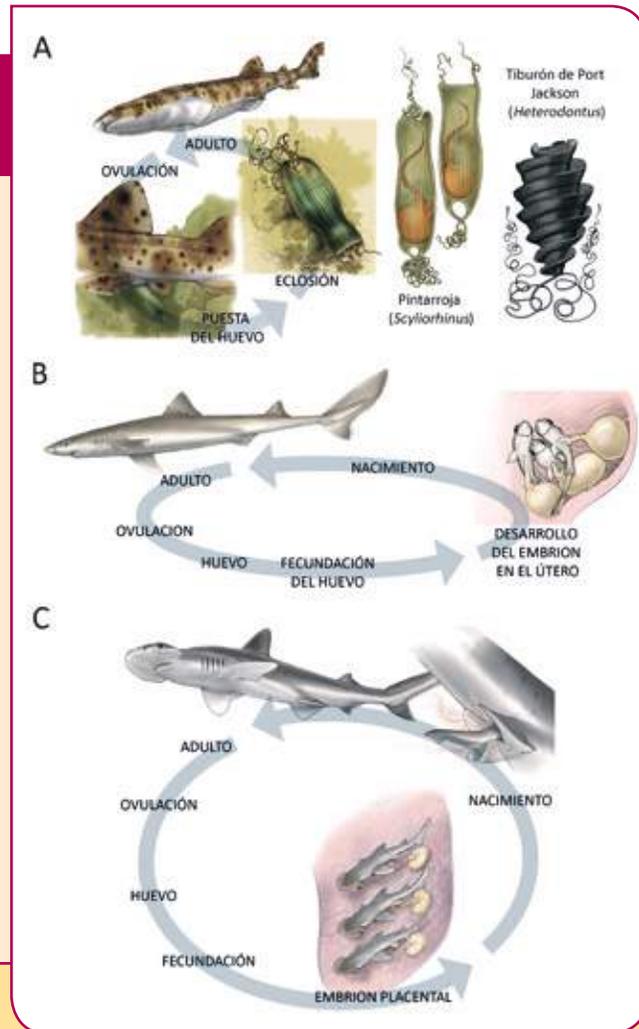
Los tiburones presentan una amplia diversidad de estrategias reproductivas existiendo tanto especies que ponen huevos (ovíparas) como especies que dan a luz crías vivas (vivíparas) (Hamlett, 2005). Los tiburones ovíparas representan alrededor del 40% del total de especies descritas. Normalmente fijan los huevos al lecho marino por parejas, un huevo de cada ovario, donde el embrión permanece hasta que consume todas las sustancias nutritivas que se encuentran almacenadas dentro del huevo (vitelo), momento en el que se produce la eclosión. Dentro de las especies vivíparas, podemos distinguir cuatro estrategias diferentes que incluyen el ovoviviparismo (o viviparismo por saco vitelino), la oofagia, la histotrofia y el viviparismo placentario (ver más adelante la explicación de estos términos). En los tiburones ovovivíparas los huevos son retenidos en el interior de la madre hasta que los embriones completan su desarrollo y eclosionan, naciendo como juveniles totalmente desarrollados. En algunas especies vivíparas existen estrategias donde la hembra aporta nutrientes adicionales a las crías (matrotrofia), reteniéndolas en su interior por un tiempo considerable y dando a luz juveniles más grandes

y mejor desarrollados. Así, en algunos grupos como los lamniformes (orden al que pertenece Megalodón), la hembra produce una gran cantidad de óvulos sin fecundar que sirven de alimento a las crías. Este proceso es conocido como oofagia. El caso más extremo dentro de esta estrategia posiblemente lo represente el tiburón toro (*Carcharias taurus*), la única especie donde el canibalismo intrauterino (también conocido como adelfofagia) está bien documentado. En este tiburón las crías que permanecen en el interior de la madre, además de comerse los óvulos sin fecundar, pueden devorarse unas a otras hasta que solo una sobrevive. Por otro lado, otros tiburones vivíparas llevan a cabo estrategias de histotrofia, donde las hembras pueden generar secreciones uterinas o "leche intrauterina" que sirven como alimento a las crías. Sin embargo, es en las rayas, el grupo más cercano a los tiburones actuales, donde esta estrategia juega un papel mucho más importante. Finalmente, en especies con viviparismo placentario el saco vitelino se desarrolla dando lugar a una placenta que permite el transporte directo de nutrientes desde la madre al embrión. Todas estas estrategias se consideraban hasta hace poco como el resultado de un proceso de reproducción sexual, donde necesariamente los óvulos de la hembras son fecundados por los espermatozoides de los

masa corporal de esta especie en base a la relación entre el tamaño y la masa corporal establecida una vez más para el gran tiburón blanco (Fig. 5A). Con todo ello, actualmente se piensa que Megalodón alcanzaría los 18 metros de longitud y posiblemente superaría las 60 toneladas de peso (Fig. 6).

Además de los dientes, otros elementos como las vértebras proporcionan también información valiosísima acerca del

tamaño y de otros aspectos del desarrollo en especies extintas. De forma similar a los anillos de crecimiento de los árboles, la zona central de las vértebras de los tiburones se compone de anillos concéntricos que corresponden a diferentes estadios en el crecimiento del animal. Se observa en muchas ocasiones una alternancia de anillos translúcidos con anillos más oscuros y opacos que, en especies actuales, se depositan durante la estación fría



machos. No obstante, recientemente se documentó el primer caso de partenogénesis conocido en peces cartilaginosos (Chapman *et al.*, 2007), siendo este un tipo de reproducción asexual donde el embrión se desarrolla directamente a partir de un óvulo no fecundado, sin intervención del macho. Desde entonces, dicha estrategia se ha evidenciado en un número importante de especies, por lo que podría ser mucho más común de lo que se pensaba hasta ahora y constituir una alternativa útil a la reproducción sexual en periodos de aislamiento. De hecho, se ha postulado que la partenogénesis en tiburones pudo jugar un papel muy importante en estas especies durante algunos de los episodios de glaciación del pasado (Dudgeon *et al.*, 2017).

(A) Oviparismo en el colayo hinchado (*Cephaloscyllium ventriosum*), mostrando en detalle huevos de tiburones de las familias Scyliorhinidae (izquierda) y Heterodontidae (derecha). (B) Ovoviviparismo en la mielga (*Squalus acanthias*). (C) Viviparismo placentario en la cornuda tiburó (*Sphyrna tiburo*).

y cálida respectivamente. El estudio mediante rayos X de estas estructuras en vértebras fósiles de Megalodón y otros otodóntidos ha proporcionado a los paleontólogos una información única sobre su ritmo de crecimiento, longevidad y tamaño al nacer (Ehret, 2010) (Fig. 7). Gracias a ello sabemos, por ejemplo, que Megalodón crecía de forma mucho más rápida que el resto de otodóntidos y que podía llegar a vivir al menos 30 años. Sabemos también, gracias a las marcas específicas que quedan registradas en las vértebras en el momento del nacimiento, que las crías de esta especie muy probablemente nacían con un tamaño considerable, alrededor de tres metros y alcanzando 400 kg de peso. En este sentido, es posible que Megalodón

diera a luz a crías vivas del mismo modo que lo hacen hoy en día todos los representantes de su grupo (ver **Estrategias de reproducción en tiburones**). Resulta curioso además que, al igual que ocurre en varias especies actuales, sus crías permanecían en zonas restringidas de aguas poco profundas, conocidas como “*nurseries*” o guarderías, durante los primeros años de vida. En estos lugares disponían de alimento abundante y quedaban protegidas de los ataques de depredadores potenciales (Pimiento *et al.*, 2010). Datos preliminares sugieren que una de estas áreas de cría podría haber estado situada en la Península Ibérica, al noreste de la provincia de Tarragona (Herráiz *et al.*, 2018).

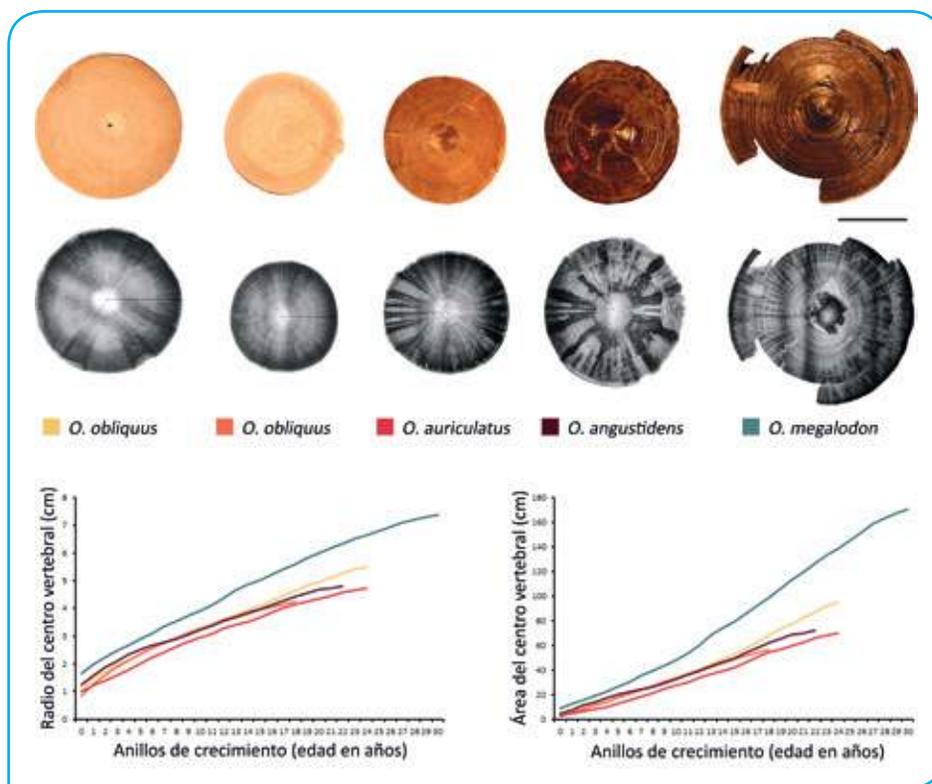


Figura 7. Vértebras de cuatro especies de otodóntidos (*Otodus obliquus*, *Otodus auriculatus*, *Otodus angustidens* y *Otodus megalodon*) con sus respectivas radiografías y patrones de crecimiento derivados del estudio de sus anillos. Escala = 5 cm.

Su alimentación y estrategia de caza

Los otodóntidos y cretoxyrhínidos se consideran depredadores muy activos que cazaban presas rápidas y relativamente grandes. La dieta y el modo de alimentación de un tiburón extinto pueden inferirse desde multitud de enfoques independientes. El más obvio *a priori*, es la morfología dental (ver **Tipos dentales en tiburones**). Los dientes de Megalodón, de forma triangular y bordes aserrados, presentan las características típicas de dientes con una función de corte en tejidos blandos. No obstante, su robustez podría indicar además cierta capacidad para romper o machacar huesos (Capetta, 2012). Por otro lado, el estudio de la composición química de sus dientes ha revelado que esta especie se encontraba en las posiciones más altas de la cadena trófica, como un superdepredador, por encima incluso del actual gran tiburón blanco (Martin *et al.*, 2015). De hecho, trabajos sobre las marcas de desgaste presentes en los dientes de ambas especies han concluido que sus dietas eran muy similares y que probablemente compitieron por las mismas presas (McLennan, 2018). Evidencia directa de ello se puede encontrar en los restos óseos de coprolitos (excrementos fosilizados) asignados a esta especie (Diedrich, 2013; Diedrich y Felker, 2012) (Fig. 8) o en las marcas de dentición que dejó Megalodón, y otros tiburones emparentados, sobre huesos fósiles de cetáceos (ballenas y sus parientes), sirénidos (vacas marinas) y reptiles (Collareta *et al.*, 2017) (Fig. 9). Determinar el rango de tamaños de las presas que capturaba Megalodón ha sido motivo de discusión entre los expertos. Algunos paleontólogos (Collareta *et al.*, 2017) apoyan la idea de que Megalodón cazaba principalmente mamíferos marinos de pequeño y medio tamaño, mientras que otros autores (Pimiento y Clements, 2014) han sugerido que este tiburón depredaba sobre

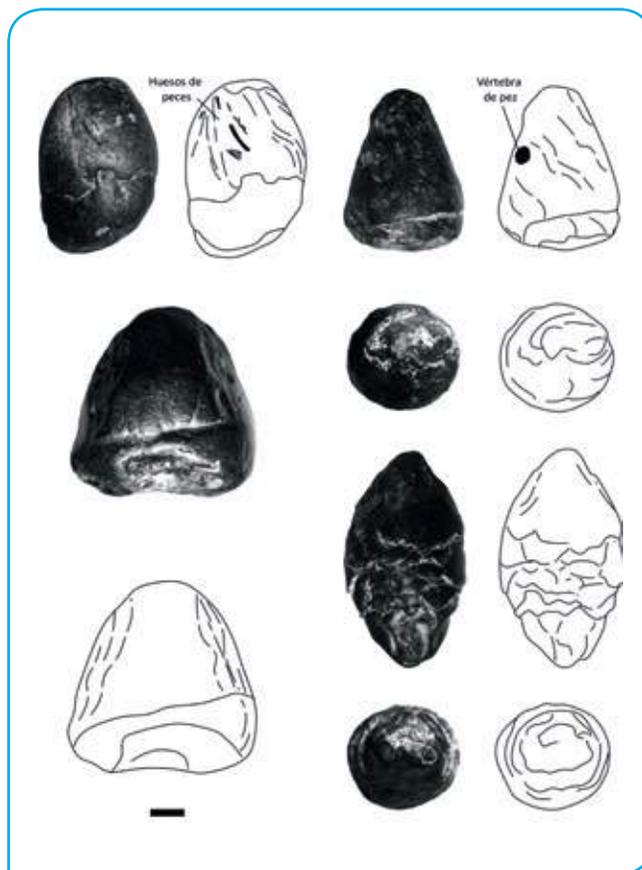


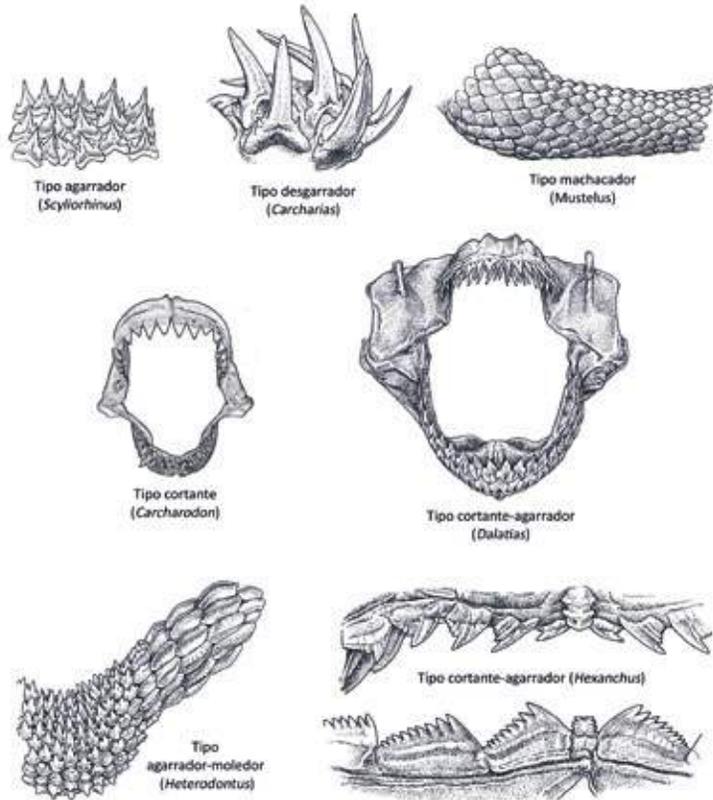
Figura 8. Coprolitos (excrementos fósiles) atribuidos a otodóntidos donde pueden verse algunos restos óseos de sus presas. Escala = 1 cm.

grandes ballenas, ejerciendo un control importante sobre sus poblaciones. En este sentido, la potencia de mordida de esta especie, calculada a partir de análisis biomecánicos computacionales, es la más fuerte de todo el reino animal y sería suficiente para poder sujetar y matar cetáceos de gran tamaño (Wroe *et al.*, 2008).

Inferir el comportamiento de animales extintos es normalmente muy complicado. Sin embargo, el estudio de los grandes depredadores marinos actuales nos puede dar pistas sobre cómo cazaba Megalodón. La capacidad de aceleración y la maniobrabilidad de un vertebrado acuático disminuye con el tamaño, por lo que

los grandes depredadores tienen menos probabilidad de éxito en la caza al perseguir presas pequeñas más elusivas. Las estrategias de caza cooperativa (en grupo), en mamíferos marinos, o los ataques por emboscada, en tiburones, parecen haber evolucionado como soluciones alternativas a este problema biológico (Domenici, 2001).

A



B

El tiburón se fija a la presa, la muerde y luego se retuerce para cortarle un trozo de carne.



C



En el caso de Megalodón, la caza cooperativa parece improbable, siendo un comportamiento raro, si no inexistente, entre los tiburones. La caza por emboscada, sin embargo, sí parece ser una estrategia más plausible para esta especie, estando bien documentada en el gran tiburón blanco. Este icónico depredador acecha

desde la oscuridad del fondo marino a sus presas, sorprendiéndolas mediante un rápido ascenso en la vertical e irrumpiendo en la superficie donde puede elevarse varios metros en el aire antes de caer de nuevo al agua (Martin y Hammerschlag, 2012). Los golpes y mordeduras del gran tiburón blanco suelen

Tipos dentales en tiburones

En tiburones actuales, las especies adaptadas a diferentes dietas muestran morfologías dentales características, fácilmente reconocibles en especies extintas (Capetta, 2012). Algunos tiburones de pequeño tamaño que viven sobre el fondo presentan dientes pequeños con varias cúspides que permiten agarrar, manipular y orientar con mayor facilidad a las presas antes de engullirlas enteras (dentición de tipo agarrador). Otros muestran dientes con bordes cortantes acompañados de un par de cúspides capaces de despedazar a la presa al sacudir lateralmente la cabeza (dentición de tipo desgarrador). Por otro lado, los tiburones que arrancan grandes pedazos de carne de sus presas, como el gran tiburón blanco o posiblemente Megalodón, se caracterizan por la presencia de dientes triangulares con bordes aserrados (dentición de tipo cortante). Algunos otros tiburones de fondo que se alimentan de organismos duros como crustáceos o almejas exhiben dientes aplanados, estrechos e imbricados (dentición de tipo machacador). Curiosamente, algunas especies pueden combinar en sus mandíbulas varias de estas morfologías dentales, lo que les permite un

procesado particular y, en ocasiones, más elaborado de las presas. Este es el caso, por ejemplo, del tiburón de Port Jackson (*Heterodontus portusjacksoni*) que muestra dos tipos dentales dentro de la misma mandíbula (heterodoncia monognática). Así, en la parte anterior existen dientes finos que le permiten agarrar y manipular a sus presas, normalmente erizos de mar, mientras que en la parte más posterior hay dientes más robustos que posibilitan romper sus duros esqueletos de carbonato cálcico (dentición de tipo agarrador-moledor). Finalmente, en algunos otros tiburones estas diferencias se encuentran entre la mandíbula superior e inferior (heterodoncia dignática). En el caso de los tiburones dalatíidos los dientes superiores son pequeños y finos mientras que los de abajo son más grandes y triangulares (dentición de tipo cortante-agarrador). Dentro de este grupo, los tiburones cigarro (*Isistius*) actúan como parásitos de grandes peces y mamíferos marinos, fijándose a su superficie corporal y arrancando grandes trozos circulares de carne al girar sobre su propio cuerpo. Finalmente, los grandes tiburones filtradores, como el tiburón ballena (*Rhincodon typus*) o el tiburón peregrino (*Cetorhinus maximus*), tienen dientes vestigiales extremadamente pequeños que no juegan ningún papel clave su alimentación.

◀◀ (A) Representación de la diversidad de denticiones existente en tiburones. (B) Comportamiento de alimentación del tiburón cigarro (*Isistius*) y (C) herida circular en la piel de una orca causada por uno de sus ataques.

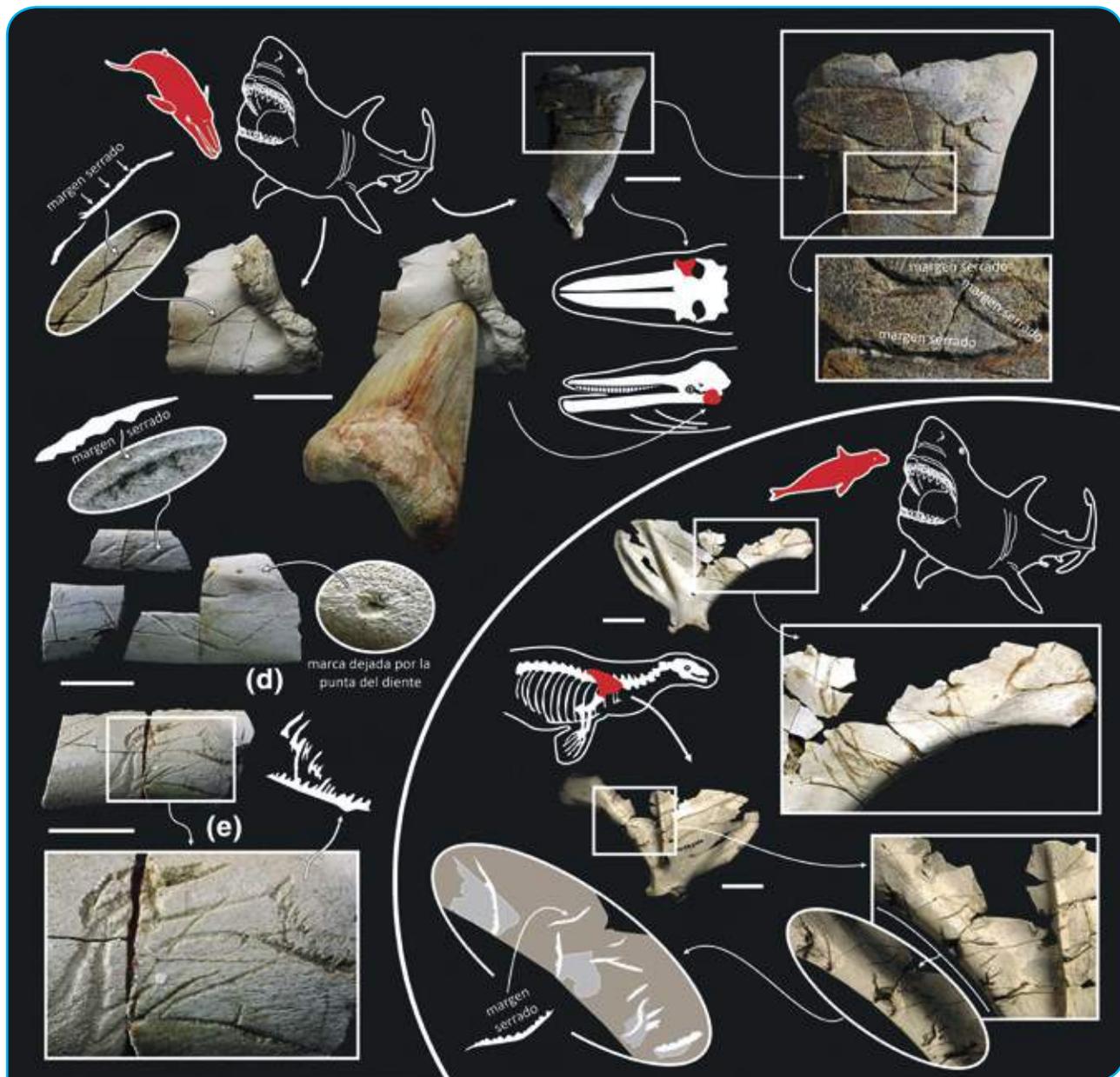


Figura 9. Marcas de mordedura sobre huesos de ballenas y focas atribuidas a Megalodón por la presencia de márgenes aserrados en las incisiones, entre otros aspectos. Escala = 5 cm.



Figura 10. Reconstrucción de un ataque en emboscada de Megalodón sobre una ballena *Cetotherium* (ver **La importancia del paleoarte**).

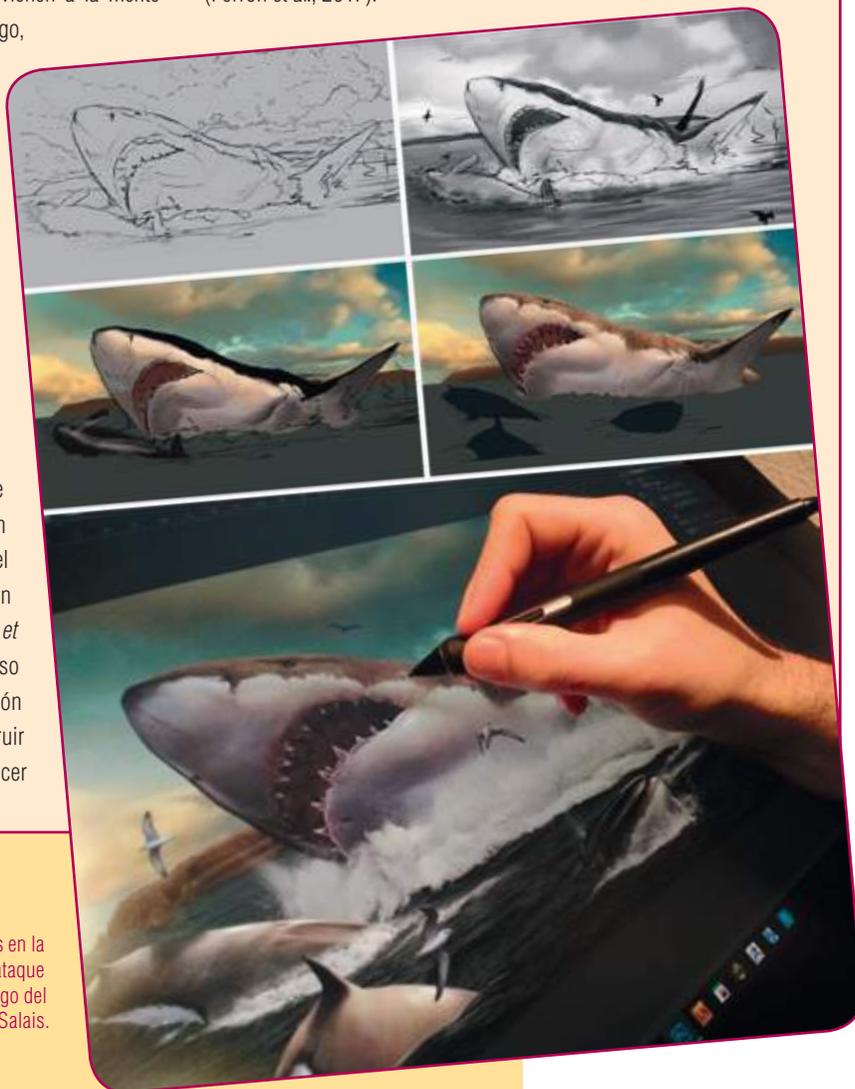
concentrarse en la parte posterior del cuerpo de sus presas. En este sentido, es interesante destacar algunos registros de vértebras caudales (de la cola) de cetáceos con evidencias de haber sido mordidas por Megalodón (Godfrey *et al.*, 2018; Godfrey y Altman, 2005). Uno de ellos en concreto es de especial relevancia por tratarse de una vértebra fracturada, posiblemente como consecuencia de un fuerte impacto desde la parte inferior del cuerpo, con claros signos de cicatrización posterior a la lesión

(Godfrey y Altman, 2005). Esto indica que el cetáceo estaba vivo cuando fue golpeado y logró recuperarse tras el ataque. Por tanto, esta vértebra constituye una prueba clara de que Megalodón, en caso de ser el autor de dicho ataque, fue un depredador que cazaba activamente (Fig. 11). Sin embargo, el carroñeo facultativo (ocasional), no puede descartarse, especialmente para las especies más grandes y, por consiguiente, menos ágiles de otodóntidos.

La importancia del paleoarte

Cuando hablamos, por ejemplo, de algunos dinosaurios emblemáticos como *Tyrannosaurus*, *Triceratops* o *Stegosaurus*, inmediatamente, a muchos de nosotros nos vienen a la mente imágenes de estos animales en vida. Sin embargo, los últimos representantes de este grupo vivieron hace 66 millones de años y las únicas evidencias que tenemos a día de hoy sobre su existencia son unos pocos restos fósiles. ¿Por qué ocurre esto entonces? La respuesta es el paleoarte. El paleoarte podríamos definirlo como cualquiera de las “manifestaciones artísticas originales que pretenden reconstruir o representar formas de vida prehistóricas acordes a los conocimientos y evidencias científicas existentes en el momento de crear la obra” (Ansón *et al.*, 2015). Por tanto, el paleoarte, y más concretamente la paleoilustración, juega un papel esencial en la divulgación paleontológica, generando en el público general una idea visual de cómo fueron los organismos extintos del pasado (Witton *et al.*, 2014). Es, por tanto, importantísimo el uso de metodologías rigurosas y de la información científica más novedosa a la hora de reconstruir animales extintos, con el fin dar a conocer

los avances más recientes en paleontología y prevenir el asentamiento de ideas erróneas o desactualizadas en la sociedad (Ferrón *et al.*, 2017).



Diferentes fases en la reconstrucción del ataque de Megalodón a cargo del ilustrador Hugo Salais.

¿Cómo llegó Megalodón a ser un depredador tan grande?

El camino hacia el gigantismo

Los otodóntidos evolucionaron hacia tamaños cada vez más grandes (Pimiento y Balk, 2015). Este patrón y sus causas subyacentes han recibido poca atención por parte de los expertos, existiendo dos propuestas no excluyentes en base a la competencia con otros tiburones depredadores y a la coevolución (evolución conjunta) con sus presas potenciales. Respecto a la primera, se conoce bien en tiburones actuales que las especies con longitudes corporales similares compiten por presas de un rango de tamaños parecido. Por lo tanto, el incremento de tamaño en otodóntidos pudo suponer una ventaja al evitar la competencia con tiburones más pequeños y tener disponibilidad de presas, más grandes, inaccesibles para otros depredadores (Pimiento y Balk, 2015). Por otro lado, la segunda hipótesis, propone una “carrera armamentística” (ver **La hipótesis de la Reina Roja y las carreras armamentísticas**) entre otodóntidos y sus presas, los cetáceos. Los otodóntidos de mayor tamaño serían más exitosos en la caza y, a su vez, los cetáceos más grandes tendrían una mayor probabilidad de no ser cazados. Como consecuencia las formas de tamaño más pequeño o intermedio estarían en desventaja y el resultado es que tanto otodóntidos como cetáceos tenderían en el tiempo a alcanzar tamaños corporales cada vez mayores para poder cazar y para no ser cazados, respectivamente. Esto, tras millones de años de evolución, se traduciría en la evolución de tamaños gigantescos en ambos grupos (Diedrich, 2013).

El factor que posibilitó su gigantismo: la endotermia

Las interpretaciones clásicas sobre los aspectos que facilitaron esa tendencia y el alcance de tamaños tan grandes

en otodóntidos se han inspirado casi exclusivamente en la abundancia de presas con una alta proporción de grasa y, por tanto, muy nutritivas en términos energéticos (Ehret, 2010; Gottfried *et al.*, 1996; Purdy, 1996). Sin embargo, aunque la disponibilidad de estas presas potenciales debió desempeñar un papel esencial en este sentido, estas hipótesis obviaron algunos otros aspectos que también deberían haber sido fundamentales para mantener un estilo de vida muy activo con una masa corporal tan grande.

Curiosamente, los vertebrados marinos de mayor tamaño suelen ser filtradores con estilos de vida poco activos (p.ej., el tiburón ballena *Rhincodon typus*, el tiburón peregrino *Cetorhinus maximus*, las grandes ballenas o animales ya extintos como el pez *Leedsichthys* del Periodo Jurásico y algunos reptiles marinos como *Shonisaurus* y *Shastasaurus* del Periodo Triásico), mientras que los depredadores más grandes presentan tamaños notablemente inferiores (Fig. 11A). Las hipótesis que existían hasta la fecha sobre este hecho no parecían dar una explicación completa dado que, entre otras cosas, eran incapaces de interpretar la evolución reiterada de depredadores gigantes como Megalodón en el registro fósil. Recientemente, una serie de trabajos teóricos han hallado una explicación satisfactoria a este patrón (Ferrón *et al.*, 2018; Makarieva *et al.*, 2005a, 2005b, 2006). Según estos, el tamaño corporal y el estilo de vida de todos los organismos vivos están limitados por la energía disponible. La depredación implica en muchos casos una búsqueda de presas potenciales, su persecución activa y su captura, siendo una estrategia energéticamente muy costosa y estando al alcance de solo unos pocos. De hecho, dado que la cantidad de energía disponible disminuye con el aumento de tamaño,

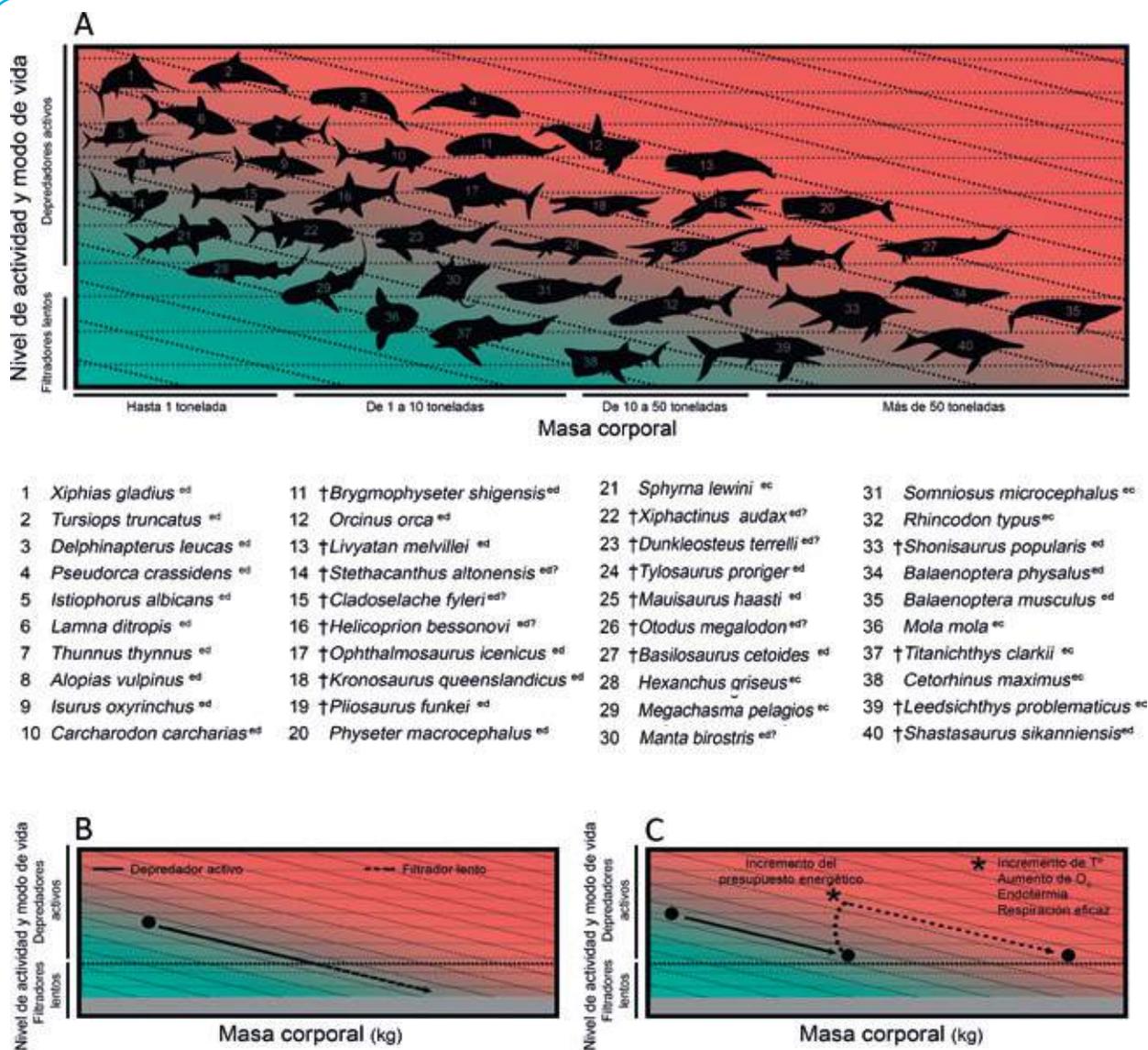


Figura 11. Diagramas explicativos mostrando la relación entre la masa corporal, el nivel de actividad y el estilo de vida de animales actuales y extintos.

La hipótesis de la Reina Roja y las carreras armamentísticas

Esta hipótesis hace referencia a un conjunto de procesos evolutivos que implican la necesidad de las especies de adaptarse y cambiar continuamente solo para mantener el *statu quo*, es decir el estado o posición en la que se encuentran respecto a otros seres vivos, y sobrevivir. Por ejemplo, en una relación depredador-presa, si se produce un cambio en el depredador que le confiere cierta ventaja para cazar, se tendrá que dar necesariamente otro cambio en la presa que le permita evadir mejor los ataques o se extinguirá, y viceversa. Este tipo de procesos en concreto se conocen como “carreras armamentísticas”, donde la adquisición de innovaciones evolutivas o “armas” por una de las partes obliga también a la otra a armarse para no caer en desventaja. El caso del incremento de tamaños de otodóntidos y cetáceos en paralelo bien podría haber sido un buen ejemplo de carrera armamentística.

El nombre de la “hipótesis de la Reina Roja” está tomado de la novela de Lewis Carroll “A través del espejo y lo que Alicia encontró allí”, donde los habitantes del país de la Reina Roja deben correr lo más rápido que puedan (“evolucionar”), solo para permanecer donde están (“sobrevivir”), pues el país se mueve con ellos. Este pasaje del cuento refleja bien la analogía que inspiró a los biólogos evolutivos:

“Alicia miró a su alrededor con gran sorpresa.

—Pero ¿cómo? ¡Si parece que hemos estado bajo este árbol todo el tiempo! ¡Todo está igual que antes!

—¡Pues claro que sí! —convino la Reina—. Y, ¿cómo si no?

—Bueno, lo que es en mi país —aclaró Alicia, jadeando aún bastante—, cuando se corre tan rápido como lo hemos estado haciendo y durante algún tiempo, se suele llegar a alguna otra parte...

—¡Un país bastante lento! —replicó la Reina—. Lo que es aquí, como ves, hace falta correr todo cuanto una pueda para permanecer en el mismo sitio. Si se quiere llegar a otra parte hay que correr por lo menos dos veces más rápido.”

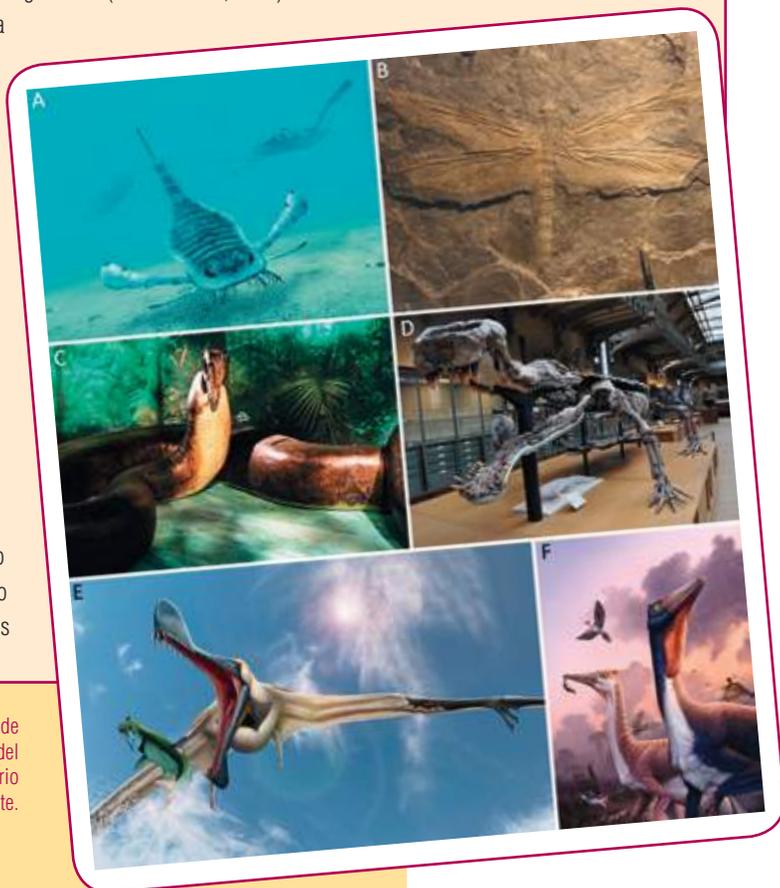


Alicia y la Reina Roja en movimiento.

Algunos casos de gigantismo a lo largo de la historia de la vida y sus causas

Diversos factores han sido clásicamente relacionados con la existencia de animales y otros seres vivos gigantes, tales como la elevación de la concentración de oxígeno atmosférico y de las temperaturas ambientales o la adquisición de mecanismos de respiración muy eficientes y de endotermia (Ferrón *et al.*, 2018). Todos estos aspectos permiten incrementar o maximizar la energía disponible para ser consumida no solo en crecimiento corporal sino también en la búsqueda activa de presas potenciales y la caza, posibilitando así la evolución de depredadores de gran tamaño. Afortunadamente, el registro fósil nos brinda multitud de ejemplos en este sentido. Una muestra de ello lo constituye la evolución de diversos linajes de insectos (y grupos afines) gigantes, como la libélula *Meganeura* con más de 70 cm de envergadura, durante el Periodo Carbonífero (hace 359-299 millones de años), ligada a altas concentraciones de oxígeno gracias a la proliferación de extensos bosques (Harrison *et al.*, 2010). También la aparición de grandes depredadores acuáticos como los escorpiones marinos (euriptéridos) y algunos parientes lejanos de los actuales pulpos, sepias y calamares (ortocerátidos) ha sido relacionada con una causa similar (Klug *et al.*, 2015). Otros ejemplos los encontramos a lo largo de algunos periodos cálidos con la evolución de ciertos reptiles icónicos como *Titanoboa*, una serpiente de más de 14 metros (Head *et al.*, 2009), o *Sarcosuchus*, un cocodrilo de cerca de 12 metros (Sereni *et al.*, 2001). De forma similar, los dinosaurios y sus parientes

alados, los pterosaurios, muy posiblemente alcanzaron grandes tamaños gracias a la adquisición de sistemas de respiración muy eficientes (parecidos a los de las aves actuales) (O'Connor y Claessens, 2005; Ruxton, 2014) y temperaturas corporales elevadas (endotermia) (Amiot *et al.*, 2006; Eagle *et al.*, 2011; Pontzer *et al.*, 2009). Este último factor podría estar también detrás del gigantismo de diversos grupos de reptiles marinos, coetáneos de los dinosaurios, como los ictiosaurios, plesiosaurios y mosasaurios (Bernard *et al.*, 2010).



(A) Ilustración de un escorpión marino del género *Eurypterus*. (B) Fósil de la libélula *Meganeura*. (C) Escultura de la serpiente *Titanoboa*. (D) Fósil del cocodrilo *Sarcosuchus*. (E-F) Reconstrucciones en vida del pterosaurio *Tropeognathus* y del dinosaurio *Pelecanimimus*, respectivamente.

muchos de los animales más grandes no pueden permitirse ser depredadores activos y presentan estilos de vida que requieren un menor gasto energético (Fig. 11B). Pero, ¿cómo se produce entonces la evolución de depredadores gigantes? Estos trabajos sugieren además la existencia de varios factores que pueden incrementar o maximizar esa energía disponible y, por tanto, posibilitar el alcance de mayores tamaños corporales manteniendo el mismo estilo de vida y nivel de actividad. Entre ellos existen tanto factores externos, tales como una elevada concentración de oxígeno atmosférico o altas temperaturas ambientales, como factores internos, por ejemplo mecanismos de respiración más eficiente o temperaturas corporales

elevadas (endotermia) (ver **Algunos casos de gigantismo a lo largo de la historia de la vida y sus causas**, Fig. 11C).

En este sentido, recientemente se ha propuesto que la evolución de endotermia regional (ver **Peces de “sangre caliente”**) en algunos tiburones cretoxyrhínidos facilitó que sus descendientes, los otodóntidos, alcanzaran tamaños gigantes manteniendo un estilo de vida depredador (Ferrón, 2017). La evolución del gigantismo en otodóntidos debió acompañarse de la adquisición de una endotermia mejor desarrollada, culminando con Megalodón que muy posiblemente presentaría un tamaño corporal, un grado de endotermia y una temperatura interna equivalentes a los de las orcas actuales (Neumann *et al.*, 2018).

Pruebas de la endotermia regional en otodóntidos y cretoxyrhínidos: una aproximación multidisciplinar

Inferir la temperatura corporal de animales ya extintos es extremadamente complicado. Sin embargo, nuevos avances en la investigación paleobiológica han ofrecido la oportunidad de abordar este tipo de cuestiones de forma fiable. Recientemente, una investigación multidisciplinar ha aportado evidencias robustas apoyando la existencia de endotermia regional en tiburones otodóntidos y cretoxyrhínidos (Ferrón, 2017). Estas inferencias se han basado en tres tipos de pruebas independientes que incluyen:

- datos isotópicos,
- estimaciones de velocidad, y
- comparación entre sus distribuciones potenciales en diferentes escenarios posibles y su presencia en el registro fósil.

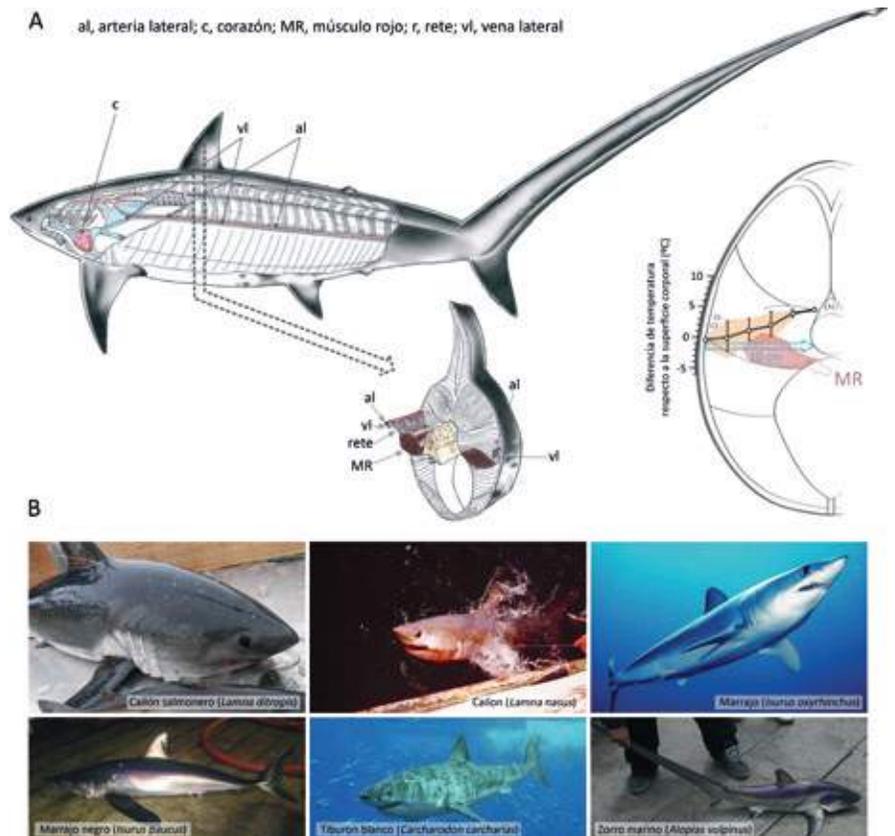
Los isótopos de los dientes

Los átomos están constituidos por un núcleo, formado por protones y neutrones, y una serie de electrones que orbitan a su alrededor. El número de protones es fijo en los átomos de cada elemento químico, mientras que el de neutrones puede variar. Por lo tanto pueden existir distintas versiones de un mismo elemento que se diferencian en su número de neutrones y que reciben el nombre de isótopos. Curiosamente, los isótopos de algunos elementos proporcionan una importante información paleobiológica en fósiles de vertebrados, incluyendo aspectos sobre sus dietas, posición en la cadena trófica y datos climáticos de las zonas que ocupaban, entre otros (Koch, 2007). En concreto, la proporción de algunos isótopos del oxígeno (^{16}O con 8 protones y 8 neutrones, y ^{18}O con 8 protones y 10 neutrones) presentes en el esmalte de los dientes de vertebrados acuáticos permite

Peces de "sangre caliente"

La mayoría de los peces son animales ectotermos, es decir su temperatura corporal depende de la temperatura ambiental. Sin embargo, unas pocas especies tienen la habilidad de mantener la temperatura de ciertas zonas de su cuerpo relativamente constante y por encima de la temperatura del agua circundante, especialmente las vísceras y los principales músculos implicados en la locomoción (músculos rojos). Esta particular adaptación, conocida como endotermia regional, se consigue mediante la retención de calor gracias a un sistema de pequeños capilares conocido como *retia mirabilia*. En esta estructura se produce un intercambio de calor entre la sangre más caliente procedente del interior del cuerpo y la sangre más fría procedente de las branquias permitiendo un incremento progresivo de la temperatura interna. Algunas especies presentan además endotermia craneal siendo capaces de calentar estructuras de la cabeza como el cerebro y los ojos. En peces actuales,

estas adaptaciones han sido adquiridas independientemente en diferentes grupos, incluyendo diversos atunes, los peces espada y vela, y el pez sol (*Lampris guttatus*), mientras que en tiburones han sido descritas en todas las especies de lámnidos (en el gran tiburón blanco, marrajos y cailones) y en un tiburón zorro (del género *Alopias*) (Block y Finnerty, 1994; Dickson y Graham, 2004).



(A) Diagrama de las principales estructuras anatómicas involucradas en la endotermia regional de un tiburón zorro (*Alopias vulpinus*) mostrando el gradiente de temperatura entre el interior y la superficie del cuerpo. (B) Fotografías de las seis especies actuales de tiburones con endotermia regional.

inferir la temperatura a la que se formaron (Fig. 12). A temperaturas corporales más elevadas, la proporción del isótopo más pesado (^{18}O) disminuye en el cuerpo y, por tanto, en el esmalte de los dientes de los tiburones. Las mediciones de estos isótopos en dientes fósiles de cretoxyrhínidos y otodóntidos de diversas localidades indican que su temperatura corporal era más elevada que la del agua circundante y permanecía casi constante en un amplio rango de temperaturas ambientales (Ferrón, 2017). Esto es indicativo de la presencia de endotermia craneal en estos grupos, dado que los dientes estarían situados en la región cefálica durante su formación, más concretamente en el interior de sus mandíbulas. Este tipo

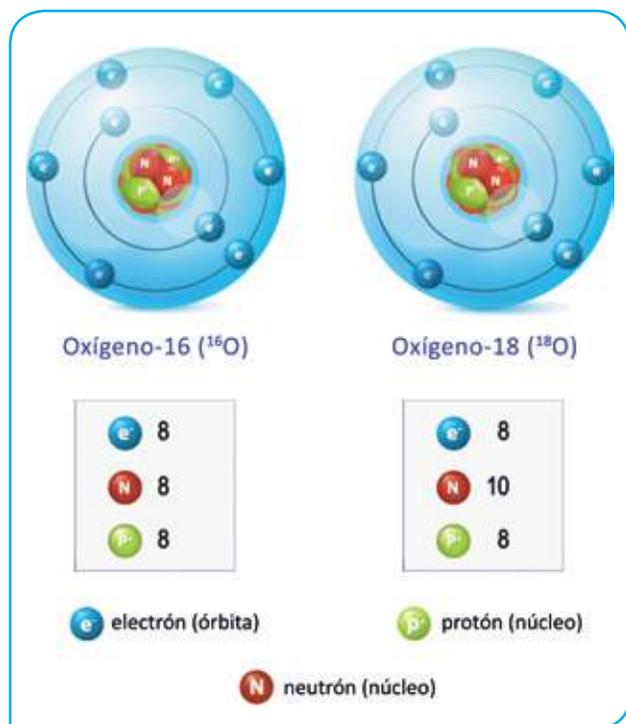


Figura 12. Diagrama mostrando la estructura de los isótopos del oxígeno ^{16}O y ^{18}O .

de metodología ha sido aplicada también con éxito por diversos autores en otros grupos extintos, demostrando la existencia de endotermia en dinosaurios (Barrick y Showers, 1994, 1995; Fricke y Rogers, 2000) así como en varios grupos de reptiles marinos ya extintos incluyendo ictiosaurios, mosasaurios y plesiosaurios (Bernard *et al.*, 2010; Harrell *et al.*, 2016).

Las velocidades de nado

La velocidad de nado de los vertebrados acuáticos presenta una estrecha relación con su tamaño corporal. Así, la velocidad máxima, cuando la medimos en términos relativos (longitudes corporales por segundo), decrece con el tamaño. Esto quiere decir que un pez pequeño nada proporcionalmente más rápido que uno grande. Este hecho es debido a que las contracciones musculares son más lentas en las especies más grandes y, como consecuencia, baten sus colas a una menor frecuencia (Videler, 1993; Wardle, 1975). No obstante, la velocidad máxima está también influida por la presencia o ausencia de endotermia. Cuando comparamos especies de tamaños corporales similares, aquellas que presentan endotermia nadan más rápido que las que son ectotermas, dado que una temperatura corporal elevada permite aumentar la frecuencia de batido de sus colas (Watanabe *et al.*, 2015) (Fig. 13). La cuantificación y modelización de todos estos parámetros han permitido a los paleontólogos inferir las velocidades de nado máximas en cretoxyrhínidos y otodóntidos a partir de sus tamaños corporales en los supuestos de que estos fueran ectotermos o endotermos (Ferrón, 2017). Llama la atención que las velocidades calculadas asumiendo ectotermia son extremadamente bajas, especialmente para las especies de mayor tamaño como Megalodón (8 kilómetros por hora). Este escenario parece, por tanto, poco plausible dado que este depredador difícilmente podría finalizar un ataque con éxito. Por el contrario, las velocidades deducidas asumiendo

endotermia sí parecen mucho más realistas (37 kilómetros por hora), especialmente si tenemos en cuenta que los otodóntidos, y en concreto Megalodón, como hemos visto anteriormente, cazaban presas rápidas y ágiles (Fig. 13).

Adicionalmente, otros aspectos morfológicos y funcionales parecen apoyar también el escenario que asume la endotermia. Por ejemplo, la morfología de la aleta caudal (de la cola) de algunos cretoxyrhínidos, con forma semilunar, indica que

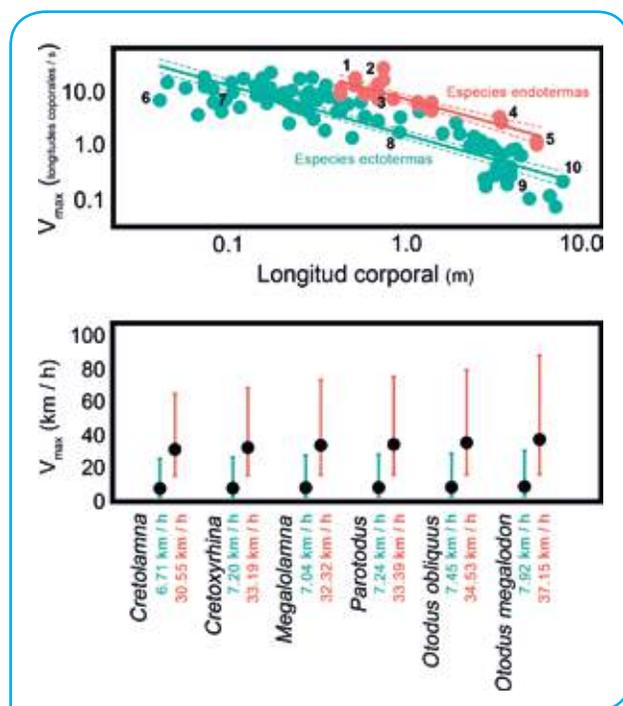


Figura 13. Relación entre la velocidad máxima de nado (V_{max}), el tamaño corporal y la estrategia termorreguladora (ectotermia o endotermia) de tiburones actuales y predicciones de las velocidades máximas de diferentes cretoxyrhínidos y otodóntidos asumiendo ectotermia (en azul) y endotermia (en rojo). 1, Bacoreta (*Euthynnus affinis*); 2, Listado (*Katsuwonus pelamis*); 3, Atún de aleta amarilla (*Thunnus albacares*); 4, Marrajo (*Isurus oxyrinchus*); 5, Gran tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*); 6, Anchoa de California (*Engraulis mordax*); 7, Espinacia (*Spinachia spinachia*); 8, Tiburón gris (*Carcharhinus amblyrhynchos*); 9, Tiburón ballena (*Rhincodon typus*); 10, Tiburón peregrino (*Cetorhinus maximus*).

estaban adaptados a velocidades de nado muy elevadas, superiores incluso a las de los tiburones actuales más rápidos (Shimada *et al.*, 2006). De hecho, cálculos independientes realizados a partir de la morfología de la cola en algunos especímenes completos de *Cretoxyrhina* sugieren que este tiburón podría superar los 70 kilómetros por hora en momentos puntuales (Ferrón, 2017). Esta idea es reforzada por la presencia en esta especie de escamas típicas de tiburones muy rápidos (ver **Las escamas de los tiburones y sus funciones**) y por la existencia de expansiones laterales o quillas en la aleta caudal, lo cual es una adaptación a velocidades de nado muy elevadas en tiburones actuales como el gran tiburón blanco (Shimada, 1997a; Shimada *et al.*, 2006). Finalmente, la morfología de las vértebras de los cretoxyrhínidos y otodóntidos sugiere que estos tiburones tendrían cuerpos muy estilizados (Shimada, 2007, 1997a), similares a los de los atunes actuales, compatibles con un estilo de vida muy activo.

La distribución potencial y la presencia en el registro fósil

La distribución geográfica de los animales actuales está limitada, entre muchos otros factores, por la presencia de ectotermia o endotermia. Así, los tiburones capaces de regular e incrementar su temperatura interna muestran por lo general una mayor tolerancia a ambientes más fríos, presentando distribuciones potenciales más amplias hacia los polos que sus equivalentes ectotermos (Block *et al.*, 2011; Cairns *et al.*, 2008). La actividad de estos últimos disminuye con la temperatura ambiental, por lo que las especies ectotermas más activas encuentran serias dificultades para colonizar latitudes muy altas y para sobrevivir en ellas. Basándose en esta premisa, los paleontólogos han calculado la distribución potencial de *Cretoxyrhina* asumiendo ectotermia y

endotermia y considerando también varios parámetros adicionales como su tamaño corporal o la velocidad de nado (Ferrón, 2017). Estos modelos predicen que *Cretoxyrhina* sería capaz de habitar solamente aguas con temperaturas por encima de los 20°C en caso de ser una especie ectoterma mientras que toleraría aguas de menos de 10°C si presentase endotermia regional. La evidencia de los fósiles es clara, ya que los restos de este tiburón se han hallado desde zonas subtropicales hasta regiones subpolares, apoyando una vez más la existencia de adaptaciones que permitirían regular en cierto modo la temperatura corporal de este animal. De hecho, el registro más norteño de *Cretoxyrhina* corresponde a unos dientes encontrados en Canadá que, durante el Cretácico, momento en el que vivió esta especie, debió tener una temperatura comprendida entre 5°C y 10°C (Cook *et al.*, 2008).

¿Sigue vivo Megalodón?

A pesar del escepticismo que envuelve a esta cuestión en algunos círculos, la evidencia científica no deja lugar a dudas, Megalodón está extinto. Los restos fósiles más modernos que tenemos de esta especie datan del Plioceno, época con una edad comprendida entre 5,3 y 2,6 millones de años. La aplicación de una serie de modelos predictivos ha permitido a los paleontólogos fijar con exactitud el momento de su extinción, situándola cerca del límite Plioceno-Pleistoceno (hace 2,6 millones de años) (Pimiento y Clements, 2014) o, en un estudio posterior más detallado, en el límite entre el Plioceno temprano y el Plioceno tardío (hace 3,6 millones de años) (Boessenecker *et al.*, 2019). En cualquier caso, un tiburón vivo de 18 metros de longitud, estrechamente ligado a aguas costeras superficiales, difícilmente hubiera pasado desapercibido tanto tiempo.

¿Por qué se extinguió?

Las causas que llevaron a este depredador a la extinción son, sin embargo, mucho más discutidas. Diferentes factores de naturaleza geológica y biológica han sido propuestos por multitud de autores. Las primeras hipótesis al respecto aludían al enfriamiento global acaecido a finales del Plioceno, a consecuencia del cierre del Istmo de Panamá y la formación de la corriente marina circumpolar antártica, como la causa principal de la extinción de Megalodón (Dickson y Graham, 2004; Diedrich, 2013; Gottfried *et al.*, 1996; Purdy, 1996). Así, sus defensores argumentaban que esta especie, con una baja tolerancia a las aguas frías debido a su supuesto metabolismo ectotermo, no fue capaz de afrontar ese episodio climático. Dicha situación pudo agravarse aún más por el declive y extinción de muchos cetáceos de mediano y pequeño tamaño (Collareta *et al.*, 2017), la migración de otras presas potenciales hacia latitudes altas (Gottfried *et al.*, 1996) o la competencia creciente con cetáceos dentados (como las actuales orcas) y tiburones blancos (Boessenecker *et al.*, 2019). Por el contrario, según esta idea, estos últimos sobrevivieron gracias a su mayor tolerancia a tales condiciones climáticas debido a la posesión de endotermia (Dickson y Graham, 2004).

Trabajos más recientes ponen en entredicho esta hipótesis demostrando que Megalodón ocupaba un amplio rango de temperaturas (Pimiento *et al.*, 2016) y que su crecimiento, al contrario de lo esperable en un tiburón ectotermo, se mantenía relativamente constante incluso en periodos de enfriamiento severo (Ehret, 2010). De hecho, como hemos visto anteriormente, a día de hoy tenemos evidencias sólidas que indican que algunos cretoxyrhínidos y posiblemente todos los otodóntidos fueron tiburones con un cierto grado de endotermia (Ferrón, 2017). Investigaciones posteriores han sugerido

que otras consecuencias derivadas del descenso del nivel del mar durante la glaciación del Plioceno tardío, como lo son la reducción drástica de las zonas costeras de mayor productividad y la restricción de los hábitats propicios para Megalodón, pudieron ser determinantes en este sentido (Pimiento *et al.*, 2017). De hecho, este evento parece que afectó de forma generalizada a todos los grupos marinos del

Plioceno y, especialmente, a aquellos con representantes endotermos. Esta hipótesis, por tanto, sí parece estar más de acuerdo con los datos que tenemos actualmente sobre el metabolismo y la ecología de Megalodón.

El trabajo más reciente, sin embargo, retrasa la extinción de Megalodón al límite entre el Plioceno temprano

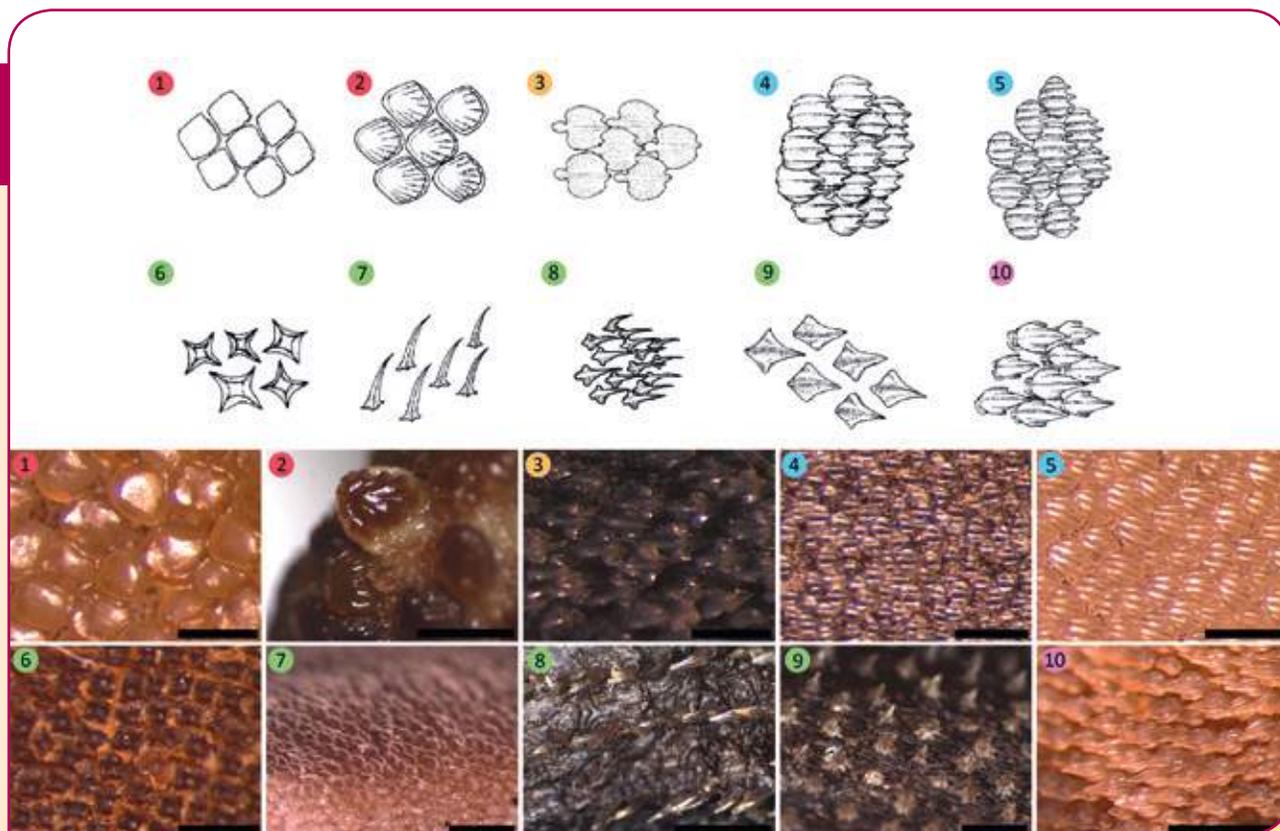
Las escamas de los tiburones y sus funciones

La piel de los tiburones está cubierta por pequeñas escamas, conocidas como escamas placoideas, cuya morfología varía no solo entre diferentes especies, sino también entre machos y hembras o incluso en un mismo individuo tanto a lo largo de su desarrollo como entre las distintas zonas de su cuerpo. Diferentes autores han notado que dicha variabilidad está estrechamente relacionada con el modo de vida de cada tiburón y que estas escamas pueden llegar a cumplir funciones muy importantes, presentando por tanto un alto potencial para realizar inferencias sobre la ecología y los estilos de vida de especies extintas (Ferrón y Botella, 2017; Reif, 1985). Así, las escamas robustas, redondeadas y lisas suelen encontrarse en la parte más anterior y en la boca de todos los tiburones, protegiendo de la abrasión por el sustrato o el golpeo de las presas. Este tipo de escamas es especialmente abundante en el cuerpo de tiburones que viven sobre el fondo marino y principalmente en aquellas especies que habitan sobre sustratos rocosos o arrecifes coralinos, expuestas a un elevado estrés abrasivo (esquemas 1 y 2 de la figura). Otras escamas en forma de punta de flecha o ancla y dispuestas casi verticalmente respecto a la superficie corporal parecen prevenir el asentamiento de parásitos y epibiontes (algas y otros organismos incrustantes). Estas escamas, como es esperable,

son más abundantes en especies que forman grandes cardúmenes o bancos, dado que las transmisiones de parásitos son más frecuentes cuando existen grandes aglomeraciones de tiburones (3). Las escamas que presentan varios surcos paralelos en su superficie están claramente involucradas en reducir la fricción con el agua, permitiendo a los tiburones más grandes y activos, como fue el caso de cretoxyrhínidos y otodóntidos, consumir mucha menos energía durante la locomoción. Curiosamente este tipo de escamas ha inspirado a biólogos e ingenieros para construir, entre otras cosas, vehículos subacuáticos o bañadores de competición más eficientes. Posiblemente, las escamas más llamativas sean aquellas presentes en especies de tiburones bioluminiscentes. Estos animales presentan pequeños órganos en la piel, conocidos como fotóforos, con la capacidad de emitir luz. Diversas morfologías de escamas han sido adquiridas en estos grupos para permitir el alojamiento de los fotóforos sin interceder en el paso de la luz generada por estos. Algunas de estas escamas tienen forma de estrella con oquedades o concavidades en su superficie que permiten acomodar los fotóforos (6), mientras que otras tienen forma de pelos (7) o espinas (8-9) y se disponen de forma muy dispersa en la piel. Finalmente, otras escamas en forma de horquilla y profusamente ornamentadas con varias costillas parecen no estar adaptadas a funciones tan concretas (10).

y el Plioceno tardío, es decir hace 3,6 millones de años (Boessenecker *et al.*, 2019). De ser así, todas las hipótesis anteriores carecerían de sustento, dado que la extinción de este tiburón sería anterior a todos los procesos propuestos como causas. Como alternativa, sus autores sugieren de nuevo el origen del gran tiburón blanco y la competencia con este como un posible desencadenante

de la extinción de Megalodón. Los juveniles de esta especie serían especialmente vulnerables pues sus dietas solapaban de forma importante con las del gran tiburón blanco (McLennan, 2018). En cualquier caso, la discusión sobre las causas de la extinción de Megalodón continúa abierta a la espera de nuevos datos que arrojen luz a este asunto.



Esquemas y fotografías de las diferentes morfologías de escamas encontradas en tiburones actuales y sus posibles funciones (rojo, escamas que protegen ante la abrasión; amarillo, escamas que previenen ante el asentamiento de ectoparásitos y epibiontes; azul, escamas que reducen la fricción con el agua; verde, escamas que permiten la bioluminiscencia; rosa, escamas con funciones generalizadas). Escala = 0,5 cm.

Perspectivas futuras

Muchas cuestiones relativas a los tiburones otodóntidos, y a Megalodón en concreto, permanecen aún sin respuesta. Afortunadamente, las últimas décadas han ido acompañadas por una auténtica revolución metodológica en este campo, permitiendo la aplicación de nuevas técnicas que nos posibilitan esclarecer ahora aspectos inabordable años atrás. Por ejemplo, análisis más precisos para el estudio de la composición química e isotópica de los dientes parecen ser herramientas prometedoras para arrojar luz sobre particularidades de la endoterma de este grupo y, por tanto, sobre la evolución de su tamaño corporal. Otras técnicas, incluidas dentro de la morfometría geométrica, están siendo empleadas también en el presente para inferir el aspecto y forma corporal de los otodóntidos, donde la mayoría de especies son únicamente conocidas por dientes y otros pocos restos fósiles aislados. Asimismo, la descripción de nuevos yacimientos en áreas poco estudiadas hasta

la fecha están proporcionando datos cruciales para entender las estrategias reproductivas de Megalodón. El descubrimiento de nuevas áreas utilizadas por esta especie como guarderías para sus juveniles indica que la ocupación de estas zonas pudo ser una estrategia clave para su éxito evolutivo. Por otro lado, el análisis de diferentes aspectos de la locomoción de estos tiburones mediante aproximaciones computacionales (uso de herramientas informáticas como programas especializados y supercomputadoras para realizar ensayos hidrodinámicos virtuales) aportarán muy pronto información valiosísima sobre su modo de vida. Esperaremos por tanto con inquietud la publicación de todos estos nuevos trabajos y muchos otros por venir en el futuro ligados a la innovación metodológica en esta ciencia que es la paleontología y que constituye una ventana única para asomarse al pasado y conocer de forma rigurosa los organismos que poblaron el planeta antes que nosotros.

Referencias bibliográficas

- Agassiz, L., 1843. *Recherches sur les poissons fossils*. Petitpierre Imprimerie, Neuchatel, 188 pp.
- Amiot, R., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Escarguel, G., Fluteau, F., Martineau, F., 2006. Oxygen isotopes from biogenic apatites suggest widespread endothermy in Cretaceous dinosaurs. *Earth and Planetary Science Letters*, 246, 41–54.
- Ansón, M., Hernández Fernández, M., Saura, P.A., 2015. Paleoart: term and conditions (a survey among paleontologists). *Current Trends in Paleontology and Evolution: XIII Encuentro en Jóvenes Investigadores en Paleontología*, Madrid.
- Applegate, R.W., Espinosa-Arrubarrena, L., 1996. Fossil history of *Carcharodon* and its possible ancestor, *Cretolamna*: a study in tooth identification. En *Great White Sharks: The Biology of Carcharodon carcharias*. Academic Press, San Diego, pp. 19–36.
- Barrick, R.E., Showers, W.J., 1994. Thermophysiology of *Tyrannosaurus rex*: evidence from oxygen isotopes. *Science*, 265, 222–224.
- Barrick, R.E., Showers, W.J., 1995. Oxygen isotope variability in juvenile dinosaurs (*Hypacrosaurus*): evidence for thermoregulation. *Paleobiology*, 4, 552–560.
- Bendix-Almgreen, S.E., 1983. *Carcharodon megalodon* from the Upper Miocene of Denmark, with comments on elasmobranch tooth enameloid: coronoin. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 32, 1–32.
- Bernard, A., Lécuyer, C., Vincent, P., Amiot, R., Bardet, N., Buffetaut, E., Cuny, G., Fourel, F., Martineau, F., Mazin, J.-M., 2010. Regulation of body temperature by some Mesozoic marine reptiles. *Science*, 328, 1379–1382.
- Betts, M.W., Blair, S.E., Black, D.W., 2012. Perspectivism, mortuary symbolism, and human-shark relationships on the Maritime Peninsula. *American Antiquity*, 77, 621–645.
- Block, B.A., Finnerty, J.R., 1994. Endothermy in fishes: a phylogenetic analysis of constraints, predispositions, and selection pressures. *Environmental Biology of Fishes*, 40, 283–302.
- Block, B.A., Jonsen, I.D., Jorgensen, S.J., Winship, A.J., Shaffer, S.A., Bograd, S.J., Hazen, E.L., Foley, D.G., Breed, G.A., Harrison, A.-L., 2011. Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature*, 475, 86–90.
- Boessenecker, R.W., Ehret, D.J., Long, D.J., Churchill, M., Martin, E., Boessenecker, S.J., 2019. The Early Pliocene extinction of the megatoothed shark *Otodus megalodon*: a view from the eastern North Pacific. *PeerJ*, 7, e6088.
- Cairns, D.K., Gaston, A.J., Huettmann, F., 2008. Endothermy, ectothermy and the global structure of marine vertebrate communities. *Marine Ecology Progress Series*, 356, 239–250.
- Capetta, H., 2012. Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. *Handbook of Paleichthyology*, Volume 3E. Verlag Dr Friedrich Pfeil, München, 512 pp.
- Capetta, H., 1987. Chondrichthyes 2. Mesozoic and Cenozoic elasmobranchii. *Handbook of Paleichthyology*, Volume 3B. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 196 pp.
- Chapman, D.D., Shivji, M.S., Louis, E., Sommer, J., Fletcher, H., Prodöhl, P.A., 2007. Virgin birth in a hammerhead shark. *Biology Letters*, 3, 425–427.

- Collareta, A., Lambert, O., Landini, W., Di Celma, C., Malinverno, E., Varas-Malca, R., Urbina, M., Bianucci, G., 2017. Did the giant extinct shark *Carcharocles megalodon* target small prey? Bite marks on marine mammal remains from the late Miocene of Peru. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 469, 84–91.
- Compagno, L.J., 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date, vol 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). *FAO species catalogue for fishery purposes*, Rome, 269 pp.
- Cook, T.D., Wilson, M.V., Murray, A.M., 2008. A middle Cenomanian euselachian assemblage from the Dunvegan Formation of northwestern Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 45, 1185–1197.
- Dickson, K.A., Graham, J.B., 2004. Evolution and consequences of endothermy in fishes. *Physiological and Biochemical Zoology*, 77, 998–1018.
- Diedrich, C., 2013. White and megatooth shark evolution and predation origin onto seals, sirenians and whales. *Natural Science*, 5, 1203–1218.
- Diedrich, C.G., Felker, H., 2012. Middle Eocene shark coprolites from shallow marine and deltaic coasts of the pre-north sea basin in central Europe. En *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletins*, Alburquerque, pp. 301–318.
- Domenici, P., 2001. The scaling of locomotor performance in predator–prey encounters: from fish to killer whales. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A. Molecular & Integrative Physiology*, 131, 169–182.
- Dudgeon, C.L., Coulton, L., Bone, R., Ovenden, J.R., Thomas, S., 2017. Switch from sexual to parthenogenetic reproduction in a zebra shark. *Scientific Reports*, 7, 40537.
- Dwyer, S.L., Visser, I. N., 2011. Cookie cutter shark (*Isistius* sp.) bites on cetaceans, with particular reference to killer whales (orca) (*Orcinus orca*). *Aquatic Mammals*, 37, 111–138.
- Eagle, R.A., Tütken, T., Martin, T.S., Tripathi, A.K., Fricke, H.C., Connely, M., Cifelli, R.L., Eiler, J.M., 2011. Dinosaur body temperatures determined from isotopic (^{13}C - ^{18}O) ordering in fossil biominerals. *Science*, 333, 443–445.
- Ebert, D., Fowler, S., Compagno, L., 2013. *Sharks of the world. A fully illustrated guide*. Wild Nature Press, Plymouth, 528 pp.
- Ehret, D.J., 2010. *Paleobiology and taxonomy of extinct lamnid and otodontid sharks (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Lamniformes)*. University of Florida (USA), 165 pp.
- Everhart, M.J., 1999. Evidence of feeding on mosasaurs by the Late Cretaceous lamniform shark, *Cretoxyrhina mantelli*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17, 43A–44A.
- Everhart, M.J., 2005. Bite marks on an elasmosaur (Sauropterygia; Plesiosauria) paddle from the Niobrara Chalk (Upper Cretaceous) as probable evidence of feeding by the lamniform shark, *Cretoxyrhina mantelli*. *PalArch, Vertebrate paleontology series 2*, 14–24.
- Ferrón, H.G., 2017. Regional endothermy as a trigger for gigantism in some extinct macropredatory sharks. *PLOS ONE*, 12, e0185185.
- Ferrón, H.G., Botella, H., 2017. Squamation and ecology of thelodonts. *PLoS one* 12, e0172781.
- Ferrón, H.G., Martínez-Pérez, C., Botella, H., 2017. Ecomorphological inferences in early vertebrates: reconstructing *Dunkleosteus terrelli* (Arthrodira, Placodermi) caudal fin from palaeoecological data. *PeerJ*, 5, e4081.
- Ferrón, H.G., Martínez-Pérez, C., Botella, H., 2018. The evolution of gigantism in active marine predators. *Historical Biology*, 30, 712–716.
- Fricke, H.C., Rogers, R.R., 2000. Multiple taxon–multiple locality approach to providing oxygen isotope evidence for warm-blooded theropod dinosaurs. *Geology*, 28, 799–802.
- Godfrey, S.J., Altman, J., 2005. A Miocene Cetacean Vertebra Showing a Partially Healed Compression Fracture, the Result of Convulsions Or Failed Predation by the Giant White Shark, *Carcharodon megalodon*. *Jeffersoniana*, 16, 1–12.
- Godfrey, S.J., Ellwood, M., Groff, S., Verdin, M.S., 2018. *Carcharocles*-bitten odontocete caudal vertebrae from the Coastal Eastern United States. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63, 463–468.
- Gottfried, M.D., Compagno, L.J., Bowman, S.C., 1996. Size and skeletal anatomy of the giant megatooth shark *Carcharodon megalodon*. En *Great White Sharks: The Biology of Carcharodon carcharias*. Academic Press, San Diego, pp. 55–66.
- Hamlett, W.C., 2005. *Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes. Sharks, Batoids, and Chimaeras*. Science Publishers, Enfield and Plymouth, 576 pp.

- Harrell, T.L., Pérez-Huerta, A., Suarez, C.A., 2016. Endothermic mosasaurs? Possible thermoregulation of Late Cretaceous mosasaurs (Reptilia, Squamata) indicated by stable oxygen isotopes in fossil bioapatite in comparison with coeval marine fish and pelagic seabirds. *Palaeontology*, 59, 351–363.
- Harrison, J.F., Kaiser, A., VandenBrooks, J.M., 2010. Atmospheric oxygen level and the evolution of insect body size. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277, 1937–1946.
- Head, J.J., Bloch, J.I., Hastings, A.K., Bourque, J.R., Cadena, E.A., Herrera, F.A., Polly, P.D., Jaramillo, C.A., 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature*, 457, 715–717.
- Herráiz, J.L., Ferrón, H.G., Ribé, J., Botella, H., Martínez-Pérez, C., 2018. The presence of *Otodus megalodon* in the Miocene of Tarragona (Spain). *XVI Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología*, Zarauz.
- Klug, C., De Baets, K., Kröger, B., Bell, M.A., Korn, D., Payne, J.L., 2015. Normal giants? Temporal and latitudinal shifts of Palaeozoic marine invertebrate gigantism and global change. *Lethaia*, 48, 267–288.
- Koch, P.L., 2007. Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates: *En Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Wiley-Blackwell, Boston, pp. 99–154.
- Leriche, M., 1926. Les poissons Néogènes de la Belgique. *Mémoires du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique*, 32, 365–472.
- Makarieva, A.M., Gorshkov, V.G., Li, B.-L., 2005a. Gigantism, temperature and metabolic rate in terrestrial poikilotherms. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272, 2325–2328.
- Makarieva, A.M., Gorshkov, V.G., Li, B.-L., 2005b. Temperature-associated upper limits to body size in terrestrial poikilotherms. *Oikos*, 111, 425–436.
- Makarieva, A.M., Gorshkov, V.G., Li, B.-L., Chown, S.L., 2006. Size-and temperature-independence of minimum life-supporting metabolic rates. *Functional Ecology*, 20, 83–96.
- Martin, J.E., Tacail, T., Adnet, S., Girard, C., Balter, V., 2015. Calcium isotopes reveal the trophic position of extant and fossil elasmobranchs. *Chemical Geology*, 415, 118–125.
- Martin, R.A., Hammerschlag, N., 2012. Marine predator–prey contests: ambush and speed versus vigilance and agility. *Marine Biology Research*, 8, 90–94.
- Mayor, A., 2011. *The first fossil hunters: dinosaurs, mammoths, and myth in Greek and Roman times*. Princeton University Press, Princeton, 400 pp.
- McLennan, L., 2018. *Tooth Wear, Microwear and Diet in Elasmobranchs*. University of Leicester (UK), 199 pp.
- Moody, R.T., Duffin, C., Gardner-Thorpe, C., 2011. A History of Geology and Medicine. *The Geological Society*, London, 512 pp.
- Neumann, A.N., Clarke, C.A., Griffiths, M.L., Becker, M.A., Kim, S., Maisch, H.M., Eagle, R., Pedersen, D.T., Nixon, T.J.A., Mautz, C.F., Shimada, K., 2018. The extinction of iconic megatoothed shark *Otodus megalodon*: preliminary evidence from “cumlped” isotope thermometry. *AGU 100 Fall Meeting*, Washington D.C.
- O'Connor, P.M., Claessens, L.P., 2005. Basic avian pulmonary design and flow-through ventilation in non-avian theropod dinosaurs. *Nature*, 436, 253–256.
- Patterson, J.C., Sepulveda, C.A., Bernal, D., 2011. The vascular morphology and in vivo muscle temperatures of thresher sharks (Alopiidae). *Journal of morphology*, 272, 1353–1364.
- Pimiento, C., Balk, M.A., 2015. Body-size trends of the extinct giant shark *Carcharocles megalodon*: a deep-time perspective on marine apex predators. *Paleobiology*, 41, 479–490.
- Pimiento, C., Clements, C.F., 2014. When did *Carcharocles megalodon* become extinct? A new analysis of the fossil record. *PLOS ONE*, 9, e111086.
- Pimiento, C., Ehret, D.J., MacFadden, B.J., Hubbell, G., 2010. Ancient nursery area for the extinct giant shark *Megalodon* from the Miocene of Panama. *PLOS ONE*, 5, e10552.
- Pimiento, C., Griffin, J.N., Clements, C.F., Silvestro, D., Varela, S., Uhen, M.D., Jaramillo, C., 2017. The Pliocene marine megafauna extinction and its impact on functional diversity. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1100–1106.
- Pimiento, C., MacFadden, B.J., Clements, C.F., Varela, S., Jaramillo, C., Velez-Juarbe, J., Silliman, B.R., 2016. Geographical distribution patterns of *Carcharocles megalodon* over time reveal clues about extinction mechanisms. *Journal of Biogeography*, 43, 1645–1655.

- Pontzer, H., Allen, V., Hutchinson, J.R., 2009. Biomechanics of running indicates endothermy in bipedal dinosaurs. *PLOS ONE*, 4, e7783.
- Purdy, R.W., 1996. Paleocology of fossil white sharks, En *Great White Sharks: The Biology of Carcharodon carcharias*. Academic Press, San Diego, pp. 67–78.
- Randall, J.E., 1973. Size of the great white shark (*Carcharodon*). *Science*, 181, 169–170.
- Reif, W.-E., 1985. *Squamation and ecology of sharks*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main, 101 pp.
- Ruxton, G., 2014. Avian-style respiration allowed gigantism in pterosaurs. *Journal of Experimental Biology*, 217, 2627–2628.
- Sequeiros, L., Pelayo, F., 2005. Las raíces de la geología: el *Canis carchariae* de Nicolas Steno. *Llull: Revista de la Sociedad Española de Historia de las Ciencias y de las Técnicas*, 28, 209–243.
- Sereno, P.C., Larsson, H.C., Sidor, C.A., Gado, B., 2001. The giant crocodyliiform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. *Science*, 294, 1516–1519.
- Shimada, K., 1997a. Skeletal anatomy of the Late Cretaceous lamniform shark, *Cretoxyrhina mantelli* from the Niobrara Chalk in Kansas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17, 642–652.
- Shimada, K., 1997b. Paleocological relationships of the Late Cretaceous lamniform shark, *Cretoxyrhina mantelli* (Agassiz). *Journal of Paleontology*, 71, 926–933.
- Shimada, K., 2002. The relationship between the tooth size and total body length in the white shark. *Journal of Fossil Research*, 35, 28–33.
- Shimada, K., 2007. Skeletal and dental anatomy of lamniform shark, *Cretoxyrhina appendiculata*, from Upper Cretaceous Niobrara Chalk of Kansas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27, 584–602.
- Shimada, K., 2008. Ontogenetic parameters and life history strategies of the Late Cretaceous lamniform shark, *Cretoxyrhina mantelli*, based on vertebral growth increments. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28, 21–33.
- Shimada, K., Cumbaa, S.L., van Rooyen, D., 2006. Caudal fin skeleton of the Late Cretaceous lamniform shark, *Cretoxyrhina mantelli*, from the Niobrara Chalk of Kansas. En *Late Cretaceous Vertebrates from the Western Interior*. New Mexico Museum of Natural History, New Mexico, pp. 185–192.
- Uyeno, T., Sakamoto, O., Sekine, H., 1989. The description of an almost complete tooth set of *Carcharodon megalodon* from a Middle Miocene bed in Saitama Prefecture, Japan. *Bulletin of the Saitama Museum of Natural History*, 7, 73–85.
- Videler, J.J., 1993. *Fish swimming*. Chapman & Hall, London, 260 pp.
- Wardle, C.S., 1975. Limit of fish swimming speed. *Nature*, 255, 725–727.
- Watanabe, Y.Y., Goldman, K.J., Caselle, J.E., Chapman, D.D., Papastamatiou, Y.P., 2015. Comparative analyses of animal-tracking data reveal ecological significance of endothermy in fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 6104–6109.
- Witton, M.P., Naish, D., Conway, J., 2014. State of the Palaeoart. *Palaeontologia Electronica*, 17, 5E.
- Wroe, S., Huber, D.R., Lowry, M., McHenry, C., Moreno, K., Clausen, P., Ferrara, T.L., Cunningham, E., Dean, M.N., Summers, A.P., 2008. Three-dimensional computer analysis of white shark jaw mechanics: how hard can a great white bite? *Journal of Zoology*, 276, 336–342.

Créditos de las figuras

- **Figura 1.** (A) y (B) Tomado de Gottfried *et al.* (1996). (C) Tomado de Uyeno *et al.* (1989).
 - **Figura 2.** Tomado de Agassiz (1843).
 - **Figura 4.** Imagen disponible para su uso bajo licencia Creative Commons.
 - **Figura 5.** (A) Modificado de Gottfried *et al.* (1996). (B) Series dentales del gran tiburón blanco y de Megalodón modificadas de Shimada (2002) y Applegate y Espinosa-Arrubarrena (1996) respectivamente. Diagrama mostrando las rectas de regresión modificado de Shimada (2002).
 - **Figura 6.** Ilustraciones de los cretoxyrhínidos disponibles para su uso bajo licencia Creative Commons.
 - **Figura 7.** Modificado de Ehret (2010).
 - **Figura 8.** Modificado de Diedrich y Felker (2012).
 - **Figura 9.** Modificado de Collareta *et al.* (2017).
 - **Figura 10.** Cortesía de Hugo Salais.
 - **Figura 11.** Modificado de Ferrón *et al.* (2018).
 - **Figura 13.** Modificado de Ferrón (2017).
-
- **La imagen de Megalodón y los tiburones en el cine.**
Imágenes disponibles para su uso bajo licencia Creative Commons.
 - **¿Cómo encuentran los paleontólogos restos fósiles de tiburones?**
Imagen disponible para su uso bajo licencia Creative Commons.
 - **Los *glossopetrae* y otras curiosidades históricas de Megalodón.**
(A) Fotografías de los fósiles por cortesía del Dr. Michael J. Everhart (Fort Hays State University). Diagrama explicativo y reconstrucción anatómica tomados de Shimada (2008). (B) Imagen disponible para su uso bajo licencia Creative Commons. (C) y (D) Modificado de Shimada (2007).
 - **Estrategias de reproducción en tiburones.**
Imagen tomada de Ebert *et al.* (2013). Cortesía de Marc Dando.
 - **Tipos dentales en tiburones.**
(A) y (B) Imágenes tomadas de Ebert *et al.* (2013).
Cortesía de Marc Dando. (C) Imagen tomada de Dwyier y Visser (2011).
 - **La importancia del paleoarte.**
Cortesía de Hugo Salais.
 - **La hipótesis de la Reina Roja y las carreras armamentísticas.**
Imagen disponible para su uso bajo licencia Creative Commons.
 - **Algunos casos de gigantismo a lo largo de la historia de la vida y sus causas.**
Imágenes disponibles para su uso bajo licencia Creative Commons.
 - **Peces de “sangre caliente”.**
(A) Diagrama del tiburón modificado de Patterson *et al.* (2011).
(B) Imágenes disponibles para su uso bajo licencia Creative Commons.
 - **Las escamas de los tiburones y sus funciones.**
Esquemas de las escamas modificados de Compagno (2001).

Índice

Introducción	Página 9
Los orígenes de Megalodón y su relación con el gran tiburón blanco	Página 13
Algunos datos sobre su tamaño, desarrollo y reproducción	Página 17
Su alimentación y estrategia de caza	Página 23
¿Cómo llegó Megalodón a ser un depredador tan grande?	Página 29
<i>El camino hacia el gigantismo</i>	Página 29
<i>El factor que posibilitó su gigantismo: la endotermia</i>	Página 29
Pruebas de la endotermia regional en otodóntidos y cretoxyrhínidos: una aproximación multidisciplinar	Página 33
<i>Los isótopos de los dientes</i>	Página 33
<i>Las velocidades de nado</i>	Página 35
<i>La distribución potencial y la presencia en el registro fósil</i>	Página 36
¿Sigue vivo Megalodón?	Página 37
¿Por qué se extinguió?	Página 37
Perspectivas futuras	Página 40
Referencias bibliográficas	Página 41



¡FUNDAMENTAL!

¡Fundamental! es una serie de publicaciones de difusión paleontológica de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel–Dinópolis que consta de subseries temáticas para cuentos (*Fundacuentos paleontológicos*) o para versiones divulgativas de artículos científicos (*Paleonturología*). Dirigido a públicos de diferentes niveles en función de la complejidad.

Dirección de la serie: Luis Alcalá.

01

2ª EDICIÓN



El primer número, *El apasionante mundo de la Paleontología*, se editó en el marco del proyecto *La paleontología al alcance de todos*, desarrollado por la Fundación y financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología (DIF2003–10062–E).

02



El segundo número, *Dinosaurios de Teruel*, ha sido editado en el marco del III Seminario sobre Paleontología y Desarrollo de la Universidad de Verano de Teruel (Universidad de Zaragoza) y con la colaboración de ésta.

03



El tercer número, *Evolución humana en el valle del río Omo (Etiopía)*, se edita como consecuencia de la adjudicación del Primer Premio Internacional de Investigación en Paleontología **Paleonturología 03**.

04



Teoría del Homosaurus (Paleontología imaginaria de Dino y Saura) es un cuento del que es autor Elio Feliz de Vargas (Teruel, 1964), veterinario. En 1990 obtuvo la "Ayuda a la Creación Literaria" concedida por el Instituto de Estudios Turoleses y en 1991 el Premio "Teruel" de relatos.

05



El Gigante Europeo: excavando un dinosaurio. Documental y juego interactivo de la excavación del gran dinosaurio de Riodeva (Teruel), *Turiasaurus riodevensis*. Programa Nacional de Fomento de la Cultura Científica y Tecnológica del Ministerio de Educación y Ciencia (492839C1).

06



XVI Reunión Bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural contiene los trabajos de investigación presentados en dicha reunión, celebrada en Teruel (septiembre-octubre de 2005).

07



–3.200.000 + 2005 *Tejidos (óseos, arquitectónicos, pictóricos)* es el catálogo de la exposición artística presentada en el Museo de Teruel desde el 4 de noviembre al 11 de diciembre de 2005.

08



El octavo número, *Modalidades de ornamentación en bivalvos*, se edita como consecuencia de la adjudicación del Segundo Premio Internacional de Investigación en Paleontología **Paleonturología 04**.

09



El noveno número, *Los huesos gastrales de los terópodos: insuflando vida a los dinosaurios*, se edita como consecuencia de la adjudicación del Tercer Premio Internacional de Investigación en Paleontología **Paleonturología 05**.

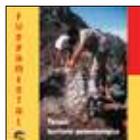
10



Laboratorios de Paleontología (IV Seminario sobre Paleontología y Desarrollo de la Universidad de Verano de Teruel), ha sido editado en el marco del Año de la Ciencia 2007 con una ayuda de la FECYT y del Ministerio de Educación y Ciencia (proyecto *Paleontología en Teruel: dos libros mejor que uno* CCT005–07–00629).

11

AGOTADO



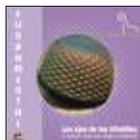
Teruel: territorio paleontológico (Seminario sobre Paleontología y Desarrollo de la Universidad de Verano de Teruel), ha sido editado en el marco del Año de la Ciencia 2007 con ayuda de la FECYT y del Ministerio de Educación y Ciencia (proyecto *Paleontología en Teruel: dos libros mejor que uno* CCT005–07–00629).

12

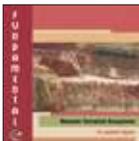


Aligerando a los gigantes: los huesos neumáticos de los dinosaurios saurópodos y sus implicaciones para la estimación de la masa corporal se edita durante el Año de la Ciencia 2007 como consecuencia de la adjudicación del Cuarto Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 06**.

13



Los ojos de los trilobites: el sistema visual más antiguo conservado se edita como consecuencia de la adjudicación del Quinto Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 07**.

14
AGOTADO

Mesozoic Terrestrial Ecosystems in Eastern Spain es una síntesis en inglés de ecosistemas mesozoicos continentales –Pirineos orientales y centrales, Teruel y Cuenca– preparada con motivo de su visita durante el 10th MTE Symposium, celebrado en Teruel (septiembre de 2009).

15



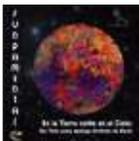
El dinosaurio que excavó su madriguera se edita como consecuencia de la adjudicación del Sexto Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 08**.

16



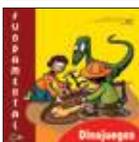
XVI Simposio sobre Enseñanza de la Geología incluye las 34 comunicaciones presentadas en la reunión conmemorativa del vigésimo aniversario de la Asociación Española para la Enseñanza de las Ciencias de la Tierra (Teruel, julio de 2010).

17



En la Tierra como en el Cielo: Río Tinto como análogo terrestre de Marte se edita como consecuencia de la adjudicación del Séptimo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 09**.

18



Dinojuegos (serie *Fundajuegos paleontológicos*, de nivel infantil) se ha realizado en colaboración con el Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC) y en el marco del proyecto **e-dino 10**, financiado por la Fundación Española para la Ciencia y la Tecnología – Ministerio de Ciencia e Innovación (FCT-10-980). Incluye un DVD.

19



Myotragus: la economía energética en la evolución se edita como consecuencia de la adjudicación del Octavo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 10**.

20



10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists incluye las comunicaciones presentadas en la reunión anual de la EAVP celebrada en Teruel (junio de 2012).

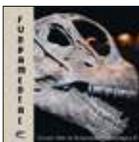
21

AGOTADO



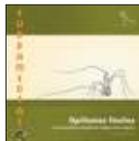
El Plateosaurus virtual se edita como consecuencia de la adjudicación del Noveno Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 11**.

22



Escuela Taller de Restauración Paleontológica IV describe trabajos de laboratorio y de campo promovidos para la recuperación de patrimonio y para la formación profesional.

23



Opiliones fósiles. Los arácnidos actuales de origen más remoto se edita como consecuencia de la adjudicación del Décimo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 12**.

24



XXX Jornadas de Paleontología incluye las ponencias y comunicaciones presentadas en la reunión anual de la Sociedad Española de Paleontología celebrada en Teruel (octubre de 2014).

25



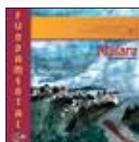
El ancestro bilateral de los equinodermos pentarradiados se edita como consecuencia de la adjudicación del Undécimo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 13**.

26



Wonders of ancient life. Fossils from European Geoparks es el resultado de un proyecto del Grupo de Trabajo Temático sobre Fósiles de la *European Geoparks Network*.

27



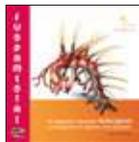
Malara es un relato de ficción, ambientado en geoparques y escrito por José Manuel Quero, que fue galardonado con el premio de novela científica de la Comisión de Jóvenes Geólogos del Ilustre Colegio Oficial de Geólogos (2014).

28



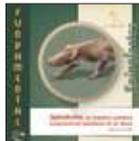
Reconstruyendo el esqueleto de un coral tabulado del Carbonífero se edita como consecuencia de la adjudicación del Duodécimo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 14**.

29



El enigmático lobopodio Hallucigenia y el origen de los gusanos aterciopelados se edita como consecuencia de la adjudicación del Decimotercer Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 15**.

30



Spinolestes, un mamífero primitivo excepcional del yacimiento de Las Hoyas se edita como consecuencia de la adjudicación del Decimocuarto Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 16**.

31



Una historia de muerte, melanina y azufre se edita como consecuencia de la adjudicación del Decimoquinto Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 17**.



FUNDACIÓN CONJUNTO
PALEONTOLÓGICO DE
TERUEL-DINÓPOLIS



CAJA RURAL
DE TERUEL

DINÓPOLIS
TERUEL



**GOBIERNO
DE ARAGON**

INFANTIL

GENERAL

AVANZADO