

MARCAS DE ATAQUE ATRIBUIDAS A UN SELACIO EN UNA VÉRTEBRA DE MOSASAURIO DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE ÁLAVA (REGION VASCO-CANTÁBRICA)

*J. Carmelo CORRAL*¹, *Xabier PEREDA SUBERBIOLA*² y *Nathalie BARDET*³

¹ Museo de Ciencias Naturales de Álava/Arabako Natur Zientzien Museoa, Departamento de Geología, Siervas de Jesús 24, 01001 Vitoria-Gasteiz. CCorral@alava.net.

² Universidad del País Vasco/EHU, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Apdo. 644, 48080 Bilbao. gppesuf@lg.ehu.es.

³ UMR 5143 du CNRS, Département Histoire de la Terre, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8 rue Buffon, 75005 Paris. bardet@mnhn.fr

Corral, J.C., Pereda Suberbiola, X. y Bardet, N. 2004. Marcas de ataque atribuidas a un selacio en una vértebra de mosasaurio del Cretácico Superior de Álava (Región Vasco-Cantábrica). [Shark-bite marks in a mosasaur vertebra from the Late Cretaceous of Álava (Basque-Cantabrian Region).] *Revista Española de Paleontología*, **19** (1), 23-32. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

A caudal vertebra of mosasaur (Squamata) showing puncture marks, coming from the Late Cretaceous of the Basque-Cantabrian Region, is described. The specimen was recovered from marly beds of the Vitoria Formation in Jáuregui, Álava (late Campanian). The shape of the marks closely resembles those of typical shark bite marks with cutting-type dentition (or tending towards this model). The occurrence in the same formation of isolated lamniform shark teeth, such as *Squalicorax kaupi* (Agassiz, 1843) and *Cretolamna appendiculata* (Agassiz, 1843) suggests that the traces could be due to feeding activity of one of these selachians. This is one of the few evidences of shark predatory activity or scavenging on mosasaurs in the fossil record of Europe.

Keywords: Sharks, mosasaurs, bioerosion, Late Cretaceous, Iberian Peninsula.

RESUMEN

Se describe una vértebra caudal de mosasaurio (Squamata) con estructuras de bioerosión procedente del Cretácico Superior de la Región Vasco-Cantábrica. El espécimen proviene de niveles margosos de la Formación de Vitoria (Campaniense superior) de Jáuregui, Álava. La morfología de las estructuras observadas en el centro vertebral se asemeja mucho a las características incisiones de un selacio con una dentición de tipo cortante (o con una tendencia hacia ese modelo). La presencia en la misma formación de dientes aislados de tiburones lamniformes como *Squalicorax kaupi* (Agassiz, 1843) y *Cretolamna appendiculata* (Agassiz, 1843) permite suponer que son marcas causadas probablemente por uno de estos selacios. Se trata de una de las escasas evidencias de depredación o actividad carroñera de un tiburón sobre un mosasaurio en el registro fósil europeo.

Palabras clave: Tiburones, mosasaurios, bioerosión, Cretácico Superior, Península Ibérica.

INTRODUCCIÓN

Los selacios (condrictios elasmobranquios) poseen dientes compuestos de tejidos mineralizados en mayor o menor medida (vitrodentina, ortodentina y dentina trabecu-

lar) que fosilizan bien, por lo que se encuentran en cierta abundancia en depósitos cenozoicos y mesozoicos (Capetta, 1987). Los neoselacios, que incluyen todos los tiburones y rayas modernos, surgieron en el Triásico aumentando continuamente su diversidad principalmente durante

el Jurásico y Cretácico (Benton, 1990). En la actualidad cuentan con más de 600 especies de batoideos y casi 500 especies de tiburones típicos (Compagno, 2001).

La documentación disponible sobre la dinámica alimentaria de los tiburones actuales es relativamente abundante (véase bibliografía en Schwimmer *et al.*, 1997). Sin embargo, la literatura paleontológica contiene pocos ejemplos de estructuras de bioerosión provocadas por el ataque de selacios sobre otros organismos. Algunas de estas marcas de depredación (o actividad carroñera) han sido descritas por Neumann (2000) en osículos marginales de asteroideos goniastéridos cretácicos, atribuyendo su autoría a tiburones del género *Squalicorax*. Más numerosos, como se recoge más adelante, son los ejemplos registrados en vertebrados fósiles marinos.

En este trabajo se describen evidencias indirectas de depredación o actividad carroñera de un selacio sobre un mosasaurio (lagarto varanoideo marino), basadas en el estudio de una vértebra caudal descubierta en depósitos marinos del Cretácico Superior del País Vasco. Otros restos de reptiles marinos del Cretácico Superior de Álava y áreas adyacentes, incluyendo dientes y vértebras de mosasaurios, han sido descritos en trabajos anteriores (Bardet *et al.*, 1993, 1997, 1999).

CONTEXTO GEOLÓGICO Y GEOGRÁFICO

La vértebra de mosasaurio proviene de unos niveles marinos aflorantes en el flanco norte del sinclinal de Miranda-Treviño, una estructura geológica que se extiende en dirección E-O por el territorio de Álava. Su descubrimiento se produjo durante las labores de prospección en superficie de varios afloramientos del Cretácico Superior de la Cuenca de Vitoria (zona central del Dominio Navarro-Cántabro, Región Vasco-Cantábrica). El yacimiento se encuentra a unos 18 km al SE de Vitoria-Gasteiz, al pie de las estribaciones septentrionales de los Montes de Iturrieta, cerca de la pequeña localidad de Jáuregui (Fig. 1).

Este lugar, que ha sido objeto de amplio estudio por sus interesantes asociaciones de invertebrados marinos (López, 1993, 1996; Santamaría Zabala, 1996; Kűchler, 2000), registra una buena exposición de los últimos tramos de la Formación de Vitoria, caracterizados por una sucesión de margocalizas y margas grises con terrígenos y mica. Santamaría Zabala (1996) señaló la presencia en los mismos niveles del ammonoideo de zona *Bostrychoceras polyplacum* (Roemer, 1841). Un posterior estudio de estos ammonites permitió a Kűchler (2000)

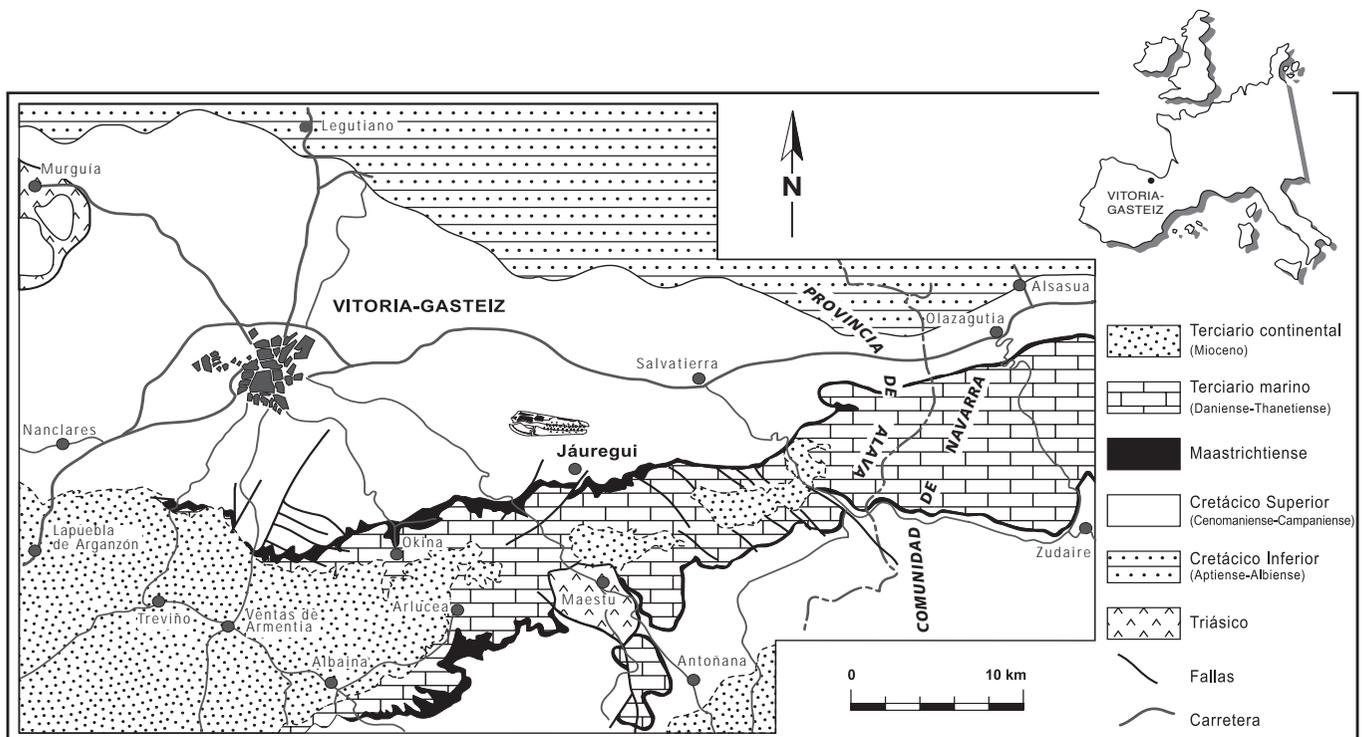


Figura 1. Localización geográfica del yacimiento y esquema geológico del área de estudio (Cuenca de Vitoria, Cuenca Vasco-Cantábrica).

Geographical setting and simplified geological map of the studied area (Vitoria Basin, Basque Cantabrian Region).

realizar una identificación más precisa, señalando la presencia de *Nostoceras (Euskadiceras) unituberculatum* (Błaskiewicz, 1980) y la subespecie *Nostoceras (Euskadiceras) euskadiense* II *sensu* K uchler, 2000. Ambos ammonites aparecen en los niveles distales equivalentes de la zona *Trachyscaphites pulcherrimus* Roemer, 1841, lo que ha permitido datar la secci3n de J uregui como del tramo superior del Campaniense superior (K uchler, 2000).

Aparte de la rica fauna de invertebrados, el lugar ha proporcionado tambi3n algunos dientes aislados de condri ctios y oste ctios, predominando principalmente los de tibur3n.

MATERIALES Y M3TODOS

El hallazgo accidental de este resto f3sil se produjo al trocear un bloque de roca procedente de un nuevo talud creado para la ampliaci3n de una balsa de riego en la citada localidad. Este material se conserva en el Museo de Ciencias Naturales de  lava/*Arabako Natur Zientzien Museoa* de Vitoria-Gasteiz con el n mero de colecci3n MCNA 5359.

Inicialmente se procedi3 a la eliminaci3n de la mayor parte de la roca encajante de la v3rtebra, que estaba rota en varios fragmentos (Fig. 2 a), por medios f3sicos, con la ayuda de un percutor neum tico. A continuaci3n, se elimin3 el resto de la matriz sumergiendo el espec3men en una soluci3n tamponada de  cido ac3tico (5 %), atendien-

do a las recomendaciones publicadas por Jeppsson *et al.* (1985). Despu3s de sucesivos lavados en agua desmineralizada para eliminar las sales, se dejaron secar los diferentes fragmentos, reensambl ndolos finalmente con adhesivo B72. Se utiliz3 masilla epox3dica para reforzar algunas partes del arco neural, debilitadas estructuralmente al eliminar la matriz soporte.

Durante la preparaci3n qu3mica de la v3rtebra aparecieron unas incisiones longitudinales que atravesaban las capas exteriores del hueso, llegando al tejido esponjoso, parcialmente relleno por pirita diagen3tica (Figs. 2 b, 3 a).

La utilizaci3n de soluciones bajas de  cidos org nicos es habitual en la preparaci3n qu3mica de restos 3seos. Es un m3todo que da muy buenos resultados al respetar la microestructura 3sea debido al ataque selectivo de este tipo de  cidos. Por esta raz3n, la aparici3n de estas marcas llevaron a los autores a plantear dos posibilidades: el impacto de objetos durante una posible reelaboraci3n del f3sil o una posible evidencia de depredaci3n. La abrasi3n mec nica producida durante la preparaci3n del material est  obviamente descartada. Con excepci3n de las fracturas provocadas durante la colecta del material y de las marcas observadas, el tejido 3seo superficial est  muy bien conservado. Adem s, otros f3siles encontrados en los mismos niveles (ammonites, bivalvos, gaster3podos, equ3nidos, etc) no muestran evidencias de resedimentaci3n ni de reelaboraci3n (*sensu* Fern ndez L3pez, 1998). Se concluye que las marcas debieron existir antes del enterramiento de la v3rtebra.

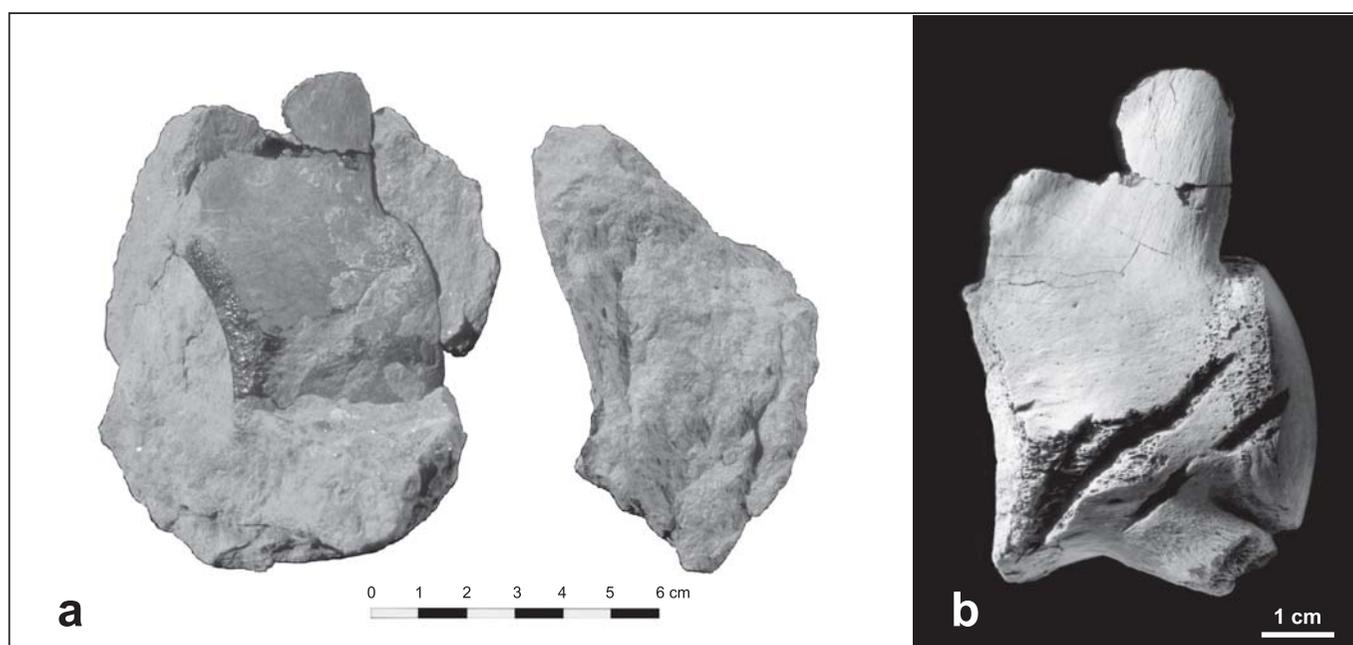


Figura 2. MCNA 5359. Mosasaurinae indet., Formaci3n de Vitoria (Campaniense superior), J uregui,  lava. **a**, estado del espec3men tras su hallazgo en el yacimiento. Se observa claramente el relleno de roca que recubre la zona de marcas. **b**, v3rtebra caudal en norma lateral.

MCNA 5359. Mosasaurinae indet., Vitoria Formation (Upper Campanian), J uregui,  lava. a, specimen condition after being uncovered. The marl filling in the area of the marks is clearly seen. b, caudal vertebra in lateral view.

DESCRIPCIÓN

VÉRTEBRA

Las superficies articulares del centro son procélicas, como es típico de las vértebras de mosasaurio (Fig. 2 b). El espécimen presenta el arco neural fusionado al centro, por lo que podría pertenecer a un individuo adulto o subadulto. Según el tamaño de la vértebra y tomando como base reconstrucciones esqueléticas de mosasaurios (Russell, 1967), se estima que perteneció a un individuo de unos 3 a 5 m de longitud.

La presencia de arcos hemales (*chevrones*) y la ausencia de procesos transversos indican que se trata de un vértebra caudal distal (Russell, 1967). La forma subtriangular de las superficies articulares y las dimensiones del centro (45 mm de longitud, 40 mm de anchura y 65 mm de altura) sugieren que se trata de una de las primeras vértebras caudales distales.

Esta vértebra ha sido descrita de modo preliminar y atribuida a un Mosasaurinae indet. por la presencia de *chevrones* fusionados al centro (Bardet *et al.*, 1997). En el Campaniense de Europa se conocen varias especies de mosasaurinos (*sensu* Bell, 1997): *Leiodon anceps* Owen, 1840-1845, *Mosasaurus compressidens* Gaudry, 1892, *Carinodens fraasi* (Dollo, 1913), *Globidens dakotaensis* Russell, 1975 y *Prognathodon giganteus* Dollo, 1904 (Bardet y Pereda Suberbiola, 1996). Desgraciadamente, ninguno de los ejemplares conocidos conserva las vértebras caudales distales, por lo que no es posible hacer una determinación sistemática más precisa de la vértebra de Jáuregui.

ESTRUCTURAS BIOEROSIVAS

El centro vertebral presenta en la mitad inferior del lado lateral izquierdo dos series de marcas, aproximadamente paralelas, dispuestas oblicuamente respecto al eje longitudinal (Fig. 3 a); sus dimensiones se recogen en la tabla 1. La serie supe-

Nº de marca	1	2	3	4	5	6
longitud	14	14	14	6	15	14
anchura	2,5	3	?3	2	2	3
profundidad	3	4,5	3	2	1,5	2,5

Tabla 1. Dimensiones de las marcas de bioerosión atribuidas a un selacio (en mm).

Measurements of the marks referred to shark bite punctures (in mm).

rior forma una incisión casi continua de 43 mm de longitud y aproximadamente 2 mm de profundidad, aunque es posible diferenciar cuatro cortes sucesivos alineados por parejas (n.ºs 1 a 4 en la Fig. 3 b), formando los dos situados cerca de la cara articular anterior del centro (n.ºs 3 y 4 en la Fig. 3 b) un desfase con respecto a la línea principal de corte.

La serie inferior presenta dos incisiones netas, perfectamente alineadas y bien conservadas (n.ºs 5 y 6 en la Fig. 3 b). Uno de los cortes de la serie inferior secciona ligeramente la superficie articular convexa del centro vertebral, mientras que el otro, en posición ventral, incide superficialmente en la base del arco hemal izquierdo (que está fusionado al centro). Una observación detallada de cada corte, especialmente los de la serie inferior, revela que sus extremos son bifidos (Fig. 3 a).

INTERPRETACIÓN

A primera vista, la morfología de las estructuras observadas en la vértebra de mosasaurio se asemeja mucho a las características punzadas producidas por un selacio

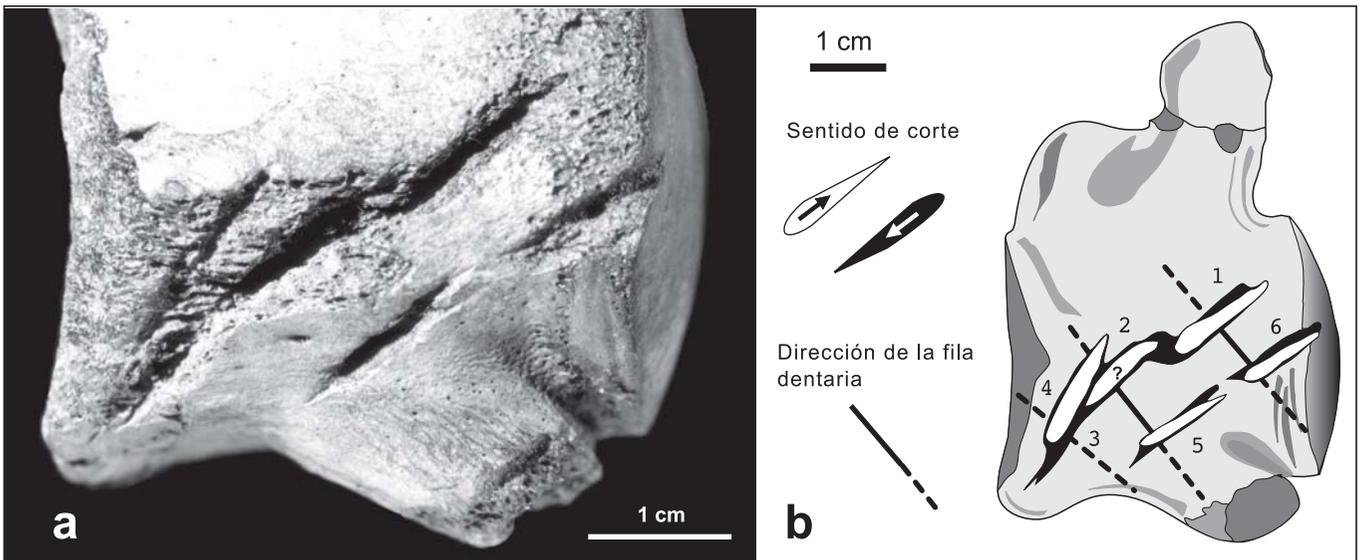


Figura 3. a, Detalle de las marcas sobre el centro vertebral. b, Esquema interpretativo de las estructuras de bioerosión observadas en la vértebra de mosasaurio. Se indican la posición de las filas dentarias durante el mordisco y el sentido de movimiento en los cortes. En negro, sentido relativo hacia la izquierda; en blanco hacia la derecha.

a, Close-up of the marks on the vertebral centrum. b, Interpretation of the shark bites on the mosasaur vertebra. Both the direction of the tooth row and the trend of the bites are indicated. Solid holes: relative bites towards the left. Open holes: relative bites towards the right.

con una dentición de tipo cortante, o con una tendencia hacia ese modelo, en su mecánica alimentaria. En los mares actuales, los galeomorfos (órdenes Lamniformes, Carcharhiniformes, Orectolobiformes y Heterodontiformes) son los principales tiburones depredadores (Compagno, 1988). La presencia en los depósitos de la Formación de Vitoria de abundantes dientes aislados de tiburones lamniformes apoya la hipótesis de que se trata de mordeduras de un selacio, aunque se hace difícil discernir si se trata de estructuras producidas durante un ataque depredador o durante la actividad carroñera sobre el cadáver (véase discusión).

La forma elongada de los cortes y la existencia de bordes netos descartan que las marcas hayan sido producidas por un plesiosaurio, un cocodrilo u otro mosasaurio, ya que éstos poseen dientes que, al morder, dejan marcas de forma redondeada u oval y relativamente espaciadas unas de otras (Kauffmann y Kesling, 1960; Hewitt y Westermann, 1989; Kauffmann, 1990; Clarke y Etches, 1991; Lingham-Soliar, 1991).

En los mismos niveles donde apareció la vértebra se han recogido algunos dientes aislados de selacios. En afloramientos próximos de la misma edad, los dientes de ti-

burón son abundantes. El anacorácido *Squalicorax kaupi* (Agassiz, 1843) (Fig. 4 a-b) y el cretoxirrínido *Cretolamna appendiculata* (Agassiz, 1843) (Fig. 4 f-g), pertenecientes ambos al orden Lamniformes, son los taxones más frecuentes y con dientes de mayor tamaño. Los dientes de *S. kaupi* son de tamaño medio (hasta 17-20 mm de anchura), aplanados labiolingualmente, con la corona triangular, ancha y bordes cortantes dentellados, que le dan un aspecto aserrado. Se trata de un buen ejemplo de tiburón con dentición de tipo cortante (*cutting* según Cappetta, 1987). Por su parte, los dientes de *C. appendiculata* se caracterizan por tener una cúspide principal triangular, ancha en su base (hasta 15-17 mm), con un ancho y bien desarrollado denticulo lateral, de pequeño tamaño, a cada lado de la cúspide principal. En ellos se aprecia una clara heterodoncia monognática (Cappetta, 1986): la cúspide de los dientes anteriores es recta y afilada, mientras que ésta se ensancha en los dientes laterales superiores.

Según Cappetta (1987), *C. appendiculata* presenta una dentición desgarrante (*tearing*), pero en los dientes laterales se puede apreciar una tendencia hacia el modelo cortante. La corona de estos dientes está formada por una ancha cúspide aplanada y, generalmente, dos anchos

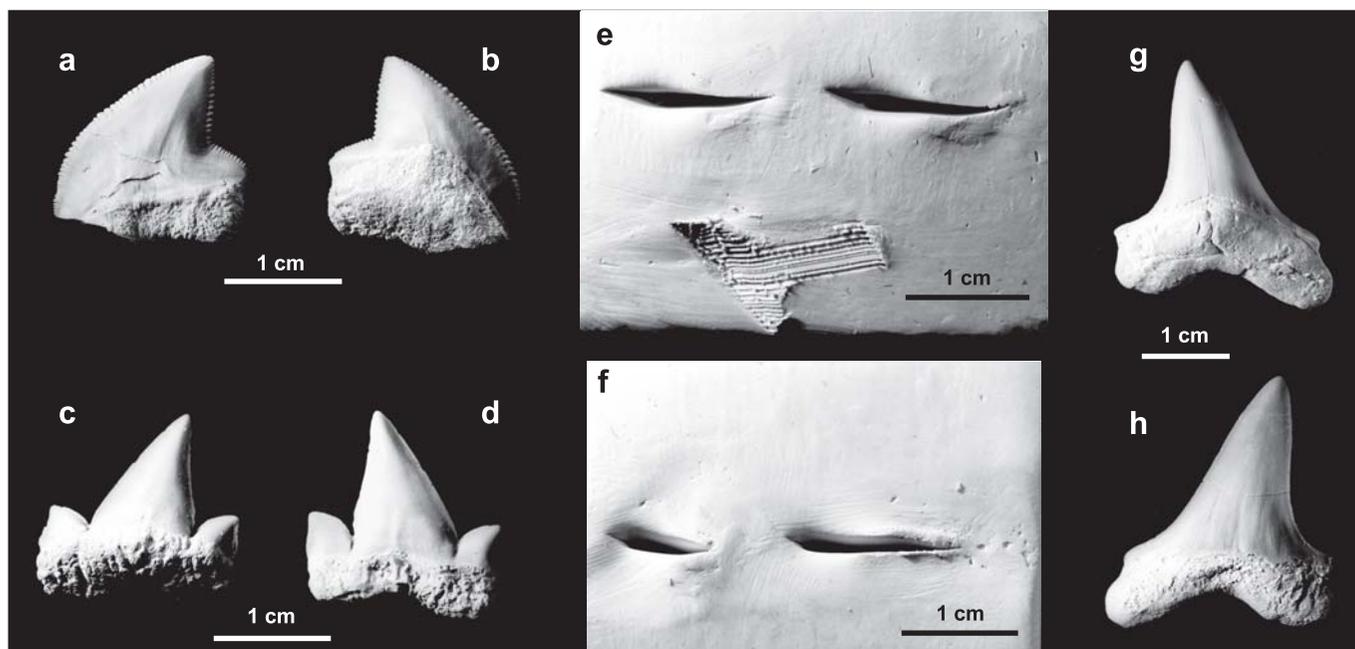


Figura 4. a-b, MCNA 3675, *Squalicorax kaupi* (Agassiz, 1843), Lasarte (Álava). Formación de Vitoria (Campaniense superior). Diente lateral en vistas labial y lingual. c-d, MCNA 3663, *Cretolamna appendiculata* (Agassiz, 1843), Lasarte (Álava). Formación de Vitoria (Campaniense superior). Diente lateral superior en vistas lingual y labial. e, Marcas en plastilina realizadas con un diente de *S. kaupi*. f, Marcas en plastilina realizadas con un diente de *C. appendiculata*. g-h, MCNA 10491, *Cretoxyrhina mantelli* (Agassiz, 1843), Gometxa (Álava), Formación de Vitoria (Campaniense inferior). Diente lateral en vistas lingual y labial.

a-b, MCNA 3675, *Squalicorax kaupi* (Agassiz, 1843), Lasarte (Álava). Vitoria Formación (Upper Campanian). Lateral tooth in labial and lingual views. c-d, MCNA 10491, *Cretoxyrhina mantelli* (Agassiz, 1843), Gometxa (Álava). Vitoria Formación (Lower Campanian). Lateral tooth in lingual and labial views. e, Plasticine marks made with a tooth of *S. kaupi*. f, Plasticine marks made with a tooth of *C. appendiculata*. g-h, MCNA 3663, *Cretolamna appendiculata* (Agassiz, 1843), Lasarte (Álava). Vitoria Formación (Upper Campanian). Upper lateral tooth in lingual and labial views.

denticulos laterales triangulares a cada lado. De este modo, la morfología de la corona en su conjunto se comporta como una estructura cortante, similar a una cizalla.

En ambos taxones, la sección de la cúspide principal es lenticular, comprimida lateralmente y con los vértices muy apuntados, aunque en *S. kaupi* dicha sección es más ancha.

A la hora de interpretar el origen de las marcas presentes en la vértebra del mosasaurio, es importante entender cómo influyen, la mecánica funcional del aparato alimentario y las diferencias dentales (forma del diente, tamaño, espaciado, heterodoncias) en el comportamiento de los selacios. Para determinar si las diferencias morfológicas entre los dientes de *Squalicorax kaupi* y *Cretolamna appendiculata* se reflejaban en la dinámica del mordisco, se hicieron diversas pruebas de corte sobre plastilina utilizando dientes aislados de estos taxones (Fig. 4 e y f). Aunque la plastilina y el tejido óseo son medios con comportamientos mecánicos muy diferentes, esta prueba nos ayuda a interpretar las diferencias existentes entre marcas producidas por los taxones citados. Deméré y Cerutti (1982) utilizaron parafina para los mismos fines.

Las principales conclusiones que se pueden extraer es que la denticulación de los bordes cortantes en *S. kaupi* produce unas características marcas paralelas cuando la dirección de corte es oblicua al plano mesial del diente. Cuando la dirección de movimiento de corte es paralela al plano mesial, las marcas dejadas por ambos taxones son bastante similares, es decir, se producen incisiones alargadas con los extremos apuntados. Sin embargo, resulta más fácil realizar cortes más limpios con dientes de *S. kaupi* por la presencia de los bordes denticulados.

Schwimmer *et al.* (1997) sostienen que las marcas de mordisco atribuidas a *Squalicorax* se caracterizan por presentar estrías paralelas producidas por los bordes denticulados de la corona del diente. Estas marcas aserradas se producen, como hemos indicado, cuando los dientes, tras impactar en un objeto sólido, se desplazan en sentido oblicuo al plano mesial del diente. Tanto los movimientos laterales de la cabeza como la disposición en arco de los dientes en las mandíbulas favorecen un movimiento con rotación y translación, dando lugar a la formación de marcas aserradas durante el mordisco (Cigala-Fulgosi, 1990).

Por el contrario, las punzadas o cortes limpios sin estrías son producto de los mordiscos de tanteo (*investigative bites*), en donde no hay un reiterado movimiento lateral de la cabeza. Esto es producto de una estrategia depredadora conocida como mordisco-retirada-espera (*bite, spit and wait*, Tricas y McCosker, 1984), por la cual el tiburón inflige una herida mortal en partes vulnerables o en zonas que causen la inmovilización de su presa, a la espera de que el *shock* hemorrágico reduzca la capacidad de lucha de la moribunda presa (Klimley *et al.*, 1996).

Si fue *Squalicorax* quien produjo las marcas, la presencia de profundas incisiones sin bordes aserrados en la vértebra de Jáuregui reflejaría bien un comportamiento

depredador como el anteriormente descrito, o bien mordiscos de desmembración y manipulación de la comida de una gran presa (actividad carroñera en este caso) según el comportamiento alimentario establecido por Motta *et al.* (1997) para condriictios. Marcas similares, descritas por Cigala-Fulgosi (1990, fig. 2 b) y provocadas por *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) en restos esqueléticos de un delfín del Plioceno, han sido interpretadas como resultado de una acción cortante (el movimiento del diente se produce a lo largo de su plano mesial).

Si suponemos que el modelo cortante de los dientes de *Squalicorax* implica una única serie funcional (observando la anatomía dentaria de los tiburones análogos actuales), la presencia de dos series de marcas en la vértebra (una superior y otra inferior, como se ve en la Fig. 3 a) representaría dos mordiscos sucesivos. *C. appendiculata* presentaría, por el contrario, varias series funcionales de dientes, por lo que, de ser el causante de las marcas, éstas podrían haber sido provocadas por un solo mordisco, en un ataque depredador o carroñero.

Por otro lado, la morfología de las marcas permitiría además inferir el sentido del movimiento durante el corte. Como la mayor fuerza se produce al morder, la marca del punto de impacto debería coincidir con la sección de la cúspide principal del diente del selacio. Cuando el diente se desplaza en un movimiento longitudinal de corte, las marcas dejadas tenderán a ser asimétricas: más romas en el extremo proximal y muy afiladas en su salida, debido principalmente a una disminución de la fuerza ejercida por el tiburón antes de soltar la presa. Una posible respuesta de la forma bífida de los cortes observados en la vértebra de Jáuregui es que en cada marca hubiesen quedado recogidos dos cortes sucesivos, uno en un sentido y el otro en sentido contrario. Según esta interpretación, después de un corte inicial en un sentido, el tiburón pudo invertir bruscamente el movimiento de las mandíbulas agitando lateralmente la cabeza. Este comportamiento es típico en los tiburones, y les permite seccionar o desgarrar trozos de del cuerpo de sus presas.

Marcas muy similares a las observadas en la vértebra de Jáuregui, fueron descritas por Budinoff (1991) en un húmero humano perteneciente a un indígena precolombino (Puerto Rico, 789-1033 a. C.), las cuales han sido recientemente interpretadas por Keegan (2003), después de consultar con ictiólogos, como el resultado del ataque de un tiburón. Algunas de estas marcas presentan asimismo bordes bífidos apuntados resultado de dos direcciones de corte.

En la vértebra de Jáuregui, el hecho de que los cortes alcancen en algunas zonas el tejido óseo esponjoso sugiere que el ataque debió ser de una gran violencia. Por otro lado, hay que hacer notar que las incisiones se observan únicamente en uno de los lados del centro. Esto significa que sólo los dientes del palatoc cuadrado o del cartílago de Meckel del selacio, sin poder precisar cuáles, incidieron en esta vértebra.

DISCUSIÓN

Cada vez son más los datos que se van adquiriendo sobre la depredación en el registro fósil. Bambach (en Kowalewski, 2002) define a los depredadores como organismos que cazan, atrapan, engullen o matan a un organismo que tiene una cierta capacidad de protección o escape. Sin embargo, en el estudio de restos paleontológicos no resulta fácil diferenciar este comportamiento depredador de la actividad carroñera o el parasitismo (Kowalewski, 2002). En opinión de este mismo autor existe un espectro continuo desde depredación letal, depredación parcial sin implicar la muerte de la presa, hasta actividad carroñera. En conclusión, excepto donde haya pruebas claras que diferencien el tipo de comportamiento, se inclina a utilizar depredador en sentido amplio, pudiendo significar respectivamente depredador o carroñera. Igual razonamiento aplica a los términos presa o carroña.

Estructuras bioerosivas (perforaciones, mordeduras, cicatrices, marcas de dientes o fracturas), coprolitos y moldes intestinales con restos identificables de la presa o eventos excepcionales preservados, como un pez enterrado mientras se comía a otro menor, son los principales indicadores directos de depredación, mientras que modelos tafonómicos como acumulaciones esqueléticas no explicables por procesos sedimentológicos o individuos con estructuras defensivas en su esqueleto o con estructuras diseñadas para cazar o triturar animales con esqueleto duro entrarían en el apartado de evidencias indirectas (Kowalewski, 2002).

A pesar de que como apunta Brett (1990) las evidencias son mayoritariamente destruidas, “literalmente ingeridas”, durante los primeros momentos de su formación, en el registro fósil, las huellas de depredación son habituales en organismos con esqueletos biomineralizados, desde protistas hasta vertebrados terrestres, incluidos los humanos. Ello es debido a que las huellas dejadas sobre los esqueletos tienen tan buen grado de preservación como los propios esqueletos de las presas (Kowalewski, 2002).

Sin embargo, alusiones al comportamiento depredador de vertebrados marinos son poco habituales debido a la escasez de especímenes con este tipo de evidencias en el registro fósil.

La presencia de cicatrices, tejidos óseos con síntomas de necrosis alrededor de cortes o marcas de mordedura, o bien regeneración ósea en una región aparentemente bioerosionada indican que la presa sobrevivió al ataque (Martin y Rothschild, 1989; Everhart *et al.*, 1995; Schwimmer *et al.*, 1997). Las estructuras de bioerosión sin evidencia de cicatrización, como es el caso de la vértebra de mosasaurio de Álava, pueden indicar que la presa sucumbió al ataque o, con mayor probabilidad, que era ya un cuerpo sin vida en el momento del ataque. La actividad carroñera puede ser deducida a partir de evidencias directas (por ejemplo, un diente que perfora un hueso con

síntomas de descomposición) o indirectas (diversos tipos de marcas de dientes o los mismos dientes asociados a la presa) (Schwimmer *et al.*, 1997). En el registro fósil mesozoico hay evidencias de actividad carroñera de tiburones sobre tetrápodos marinos como plesiosaurios (Williston y Moodie, 1917; Welles, 1943), mosasaurios (Welton y Farish, 1993; Schwimmer *et al.*, 1997; Bardet *et al.*, 1998), tortugas marinas (Lingham-Soliar, 1991), o sobre otros selacios (Shimada, 1997a).

La dentición de tipo cortante (*cutting*) de *Squalicorax* es comparable a la de los tiburones cenozoicos del género *Galeocerdo* (tiburones tigre). Esta similitud es superficial y debida a un fenómeno de convergencia, pero permite suponer que los hábitos alimentarios de *Squalicorax* no debieron ser muy diferentes de los de *Galeocerdo* (Schwimmer *et al.*, 1997; Shimada, 1997a). Los tiburones tigre actuales presentan diversas estrategias de alimentación, incluyendo la depredación activa (peces, tortugas, invertebrados, etc.) y la actividad carroñera (Compagno, 2001). Basándose en evidencias fósiles de la Llanura costera del Golfo (*Gulf Coastal Plain*) y el Mar interior occidental (*Western Interior Sea*) de Norteamérica, Schwimmer *et al.* (1997) sugieren que la actividad carroñera en cadáveres de vertebrados pudo ser una de las estrategias primarias de alimentación de *Squalicorax*. Por su parte, *Cretolamna appendiculata* presenta una dentición desgarrante (*tearing*), especialmente bien adaptada para un régimen de tipo piscívoro (Springer, 1961), pero desventajosa a la hora de cortar o atacar presas duras (Schwimmer *et al.*, 1997). Sin embargo, es probable que grandes individuos de esta especie con dientes anchos en las filas del palatoc cuadrado fuesen capaces de cortar y desmembrar grandes piezas de vertebrados, como análogamente hacen en la actualidad el cailón [*Lamna nasus* (Bonnaterre, 1788)], con dientes muy similares a los de *Cretolamna*, o grandes marrajos (*Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810), de más de tres metros, cuyos dientes superiores son más triangulares y aplanados que los de los individuos pequeños de la misma especie (Compagno, 2001).

Tanto *Squalicorax kaupi* como *Cretolamna appendiculata* eran tiburones de tamaño medio, cuya longitud total generalmente no sobrepasaba los 3 m (Schwimmer *et al.*, 1997). Desde un punto de vista estratégico, es bastante probable que estos tiburones no atacaran individualmente presas de un tamaño comparable o superior al suyo (como sería el caso del mosasaurio de Jáuregui). Se ha interpretado que el éxito evolutivo de *Squalicorax*, tiburón de amplia distribución temporal y repartición cosmopolita, está relacionada con sus hábitos alimentarios oportunistas (Schwimmer *et al.*, 1997; Shimada, 1997a). Por su parte, algunos lamniformes de gran tamaño como *Cretoxyrhina mantelli* (Agassiz, 1843) (normalmente 4,5-5 m de longitud, aunque algunos individuos pudieron alcanzar 6 m según Shimada, 1993, 1997b) pudieron ser activos depredadores, comparables ecológicamente a los marrajos

(*Isurus*) actuales (H. Cappetta, com. pers.). Su tipo de alimentación debió ser probablemente muy variado, incluyendo otros selacios, teleósteos, plesiosaurios, mosasaurios y tortugas, por lo que es posible pensar que ocuparon la cúspide de la red trófica de los mares cretácicos (Martin y Rothschild, 1989; Siverson, 1992; Schwimmer *et al.*, 1997). *C. mantelli* tuvo una amplia distribución mundial durante la mayor parte del Cretácico Superior. Hallazgos producidos en la última década han extendido su rango estratigráfico hasta el Campaniense. En Norteamérica se encuentran desde el Turoniense hasta los primeros tramos del Campaniense inferior (zona 18 de nannoplancton) (D. Schwimmer, com. pers.). En Europa, este taxón ha sido colectado también en rocas del final de Campaniense inferior y comienzo del Campaniense superior de la Cuenca de Kristianstad, Suecia (Siverson, 1992), y en rocas del Campaniense inferior de la Cuenca de Vitoria, Álava (J.C.C., obs. pers.) (Fig. 4 g-h). Sin embargo, esta especie queda descartada de la autoría de las marcas observadas en la vértebra de Jáuregui debido a que la distribución estratigráfica de sus últimos representantes no llega a alcanzar los tramos superiores del Campaniense superior.

Otro argumento que descartaría la autoría de este taxón podríamos obtenerlo midiendo la distancia entre los ápices de los dientes a lo largo de la serie dental, que lógicamente va a depender del tamaño de los propios dientes, especialmente de la anchura de la raíz. Como no se conocen series naturales, hay que recurrir a reconstruir series artificiales. La distancia mínima obtenida para *C. mantelli*, analizando la dimensión del diente presente en las colecciones del MCNA y de otros ejemplares descritos en la literatura (Siverson, 1992; Shimada, 1997c), se aproxima a 25-30 mm.

Midiendo la distancia entre dos puntos homólogos en las marcas sucesivas dejadas en la vértebra se obtienen valores de 15 a 16 mm. Estos datos se aproximan más a los que obtendríamos de taxones con dientes de menor tamaño como *S. kaupi* y *C. appendiculata*.

Bardet *et al.* (1998) describen una vértebra caudal del mosasaurio *Plioplatecarpus marshi* Dollo, 1882, procedente de la Formación Gulpen (Maastrichtiense superior) de Lieja (Bélgica), con marcas de mordedura de selacio. Los cortes son finos y elongados, observándose en la espina neural de la vértebra. Estos autores interpretan que tales estructuras han sido provocadas por la actividad carroñera de un tiburón de pequeño tamaño con dentición cortante y sugieren que el Squalidae *Centrophoroides appendiculatus* (Agassiz, 1843), uno de los componentes de la fauna de selacios de la Formación Gulpen, pudo ser el agente que las produjo (Bardet *et al.*, 1998).

También Dortangs *et al.* (2002) han encontrado evidencias directas e indirectas de actividad carroñera de selacios al estudiar los restos de *Prognathodon saturator*

Dortangs *et al.*, 2002, un mosasaurio descubierto en el Maastrichtiense de la región de Maastricht (Países Bajos). La existencia de marcas en algunas partes del esqueleto y una relativa alta concentración de dientes de *Squalicorax* y *Plicatoscyllium* asociados a los restos del mosasaurio indican que el cadáver fue consumido parcialmente por dichos selacios antes del enterramiento (Dortangs *et al.*, 2002). Estos autores descartan que los dientes de tiburón procedan del interior del estómago del mosasaurio, ya que no muestran signos de disolución por ácidos estomacales.

CONCLUSIÓN

A diferencia del registro fósil de la Llanura costera del Golfo (*Gulf Coastal Plain*) y el Mar interior occidental (*Western Interior Sea*) de Norteamérica, las estructuras de bioerosión atribuibles a selacios son escasas en la literatura paleontológica europea. Se interpreta que las marcas de mordedura observadas en una vértebra caudal de mosasaurio procedente de la Formación de Vitoria (Campaniense superior de Jáuregui, Álava) son una evidencia indirecta de actividad carroñera de un selacio sobre un mosasaurio, aunque la depredación no puede ser totalmente descartada.

La morfología de las marcas, así como el hallazgo en la misma formación geológica y en la misma área de dientes aislados de tiburones lamniformes como *Squalicorax kaupi* y *Cretolamna appendiculata*, permiten suponer que se trata de incisiones producidas por un tiburón con una dentición de tipo cortante o con una tendencia hacia ese modelo. El aspecto de las marcas sobre la vértebra concuerda más con los cortes producidos por dientes de *S. kaupi*, con secciones de las coronas más anchas, que con los de *C. appendiculata*. Al reproducir diversos tipos de corte sobre plastilina con dientes aislados de estas dos especies de tiburones, simulando la dinámica de un mordisco, se observó que una incisión provoca una marca lenticular. Esta marca puede tornarse asimétrica cuando la incisión es seguida de un movimiento de corte o desgarrado (i.e. más ancha en la parte del primer impacto de la corona que en la de salida, posiblemente al disminuir la fuerza del mordisco).

Algunas de las incisiones sobre la vértebra presentan superpuestas estas marcas asimétricas, por lo que son interpretadas como resultado del movimiento longitudinal de corte a lo largo del plano mesial del diente para cortar un pedazo de carne de la presa antes de su ingestión (manipulación de la comida).

Las estructuras de bioerosión descritas en la vértebra de Jáuregui permiten establecer hipótesis acerca del comportamiento alimentario de los tiburones fósiles y ponen de manifiesto, una vez más, el papel ecológico desempeñado por estos depredadores en las redes tróficas de los mares del Cretácico.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro agradecimiento a los Drs. Henri Cappetta (Université de Montpellier II), David R. Schwimmer (Columbus State University) y Humberto Astibia (Universidad del País Vasco/EHU) por sus comentarios sobre aspectos relacionados con el manuscrito, y al Dr. Thomas Kuchler (Naturkunde-Museum Bielefeld, Alemania) por suministrarlos algunas referencias bibliográficas. Nuestro reconocimiento también a Javier Sáenz, y Jesús Alonso por su ayuda en las labores de prospección en el yacimiento. Finalmente, agradecemos también a los Drs. Rodolfo Gozalo, Francisco Poyato y Rosa Domènech por la revisión crítica del manuscrito y sus valiosos comentarios. El segundo autor agradece al Ministerio de Ciencia y Tecnología la concesión de una ayuda del Programa Ramón y Cajal.

REFERENCIAS

- Agassiz, L. 1843. *Recherches sur les Poissons fossiles*. Imprimerie de Petitpierre, Neuchâtel et Soleure, vol. 3, 390 pp.
- Bardet, N. y Pereda Suberbiola, X. 1996. Las faunas de reptiles marinos del Cretácico final de Europa (margen norte del Tetis mediterráneo). *Revista Española de Paleontología*, **11**, 91-99.
- Bardet, N., Corral, J.C. y Pereda Suberbiola, X. 1993. Primeros restos de reptiles marinos en el Cretácico Superior de la Cuenca Vasco-Cantábrica. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, **8**, 15-27.
- Bardet, N., Corral, J.C. et Pereda Suberbiola, X. 1997. Les mosasaures (Squamata) du Crétacé supérieur du Bassin Basco-Cantabrique. *Géobios*, M.S. **20**, 19-26.
- Bardet, N., Corral, J.C. and Pereda Suberbiola, X. 1999. Marine reptiles from the uppermost Cretaceous of the Laño quarry (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, **14** (número especial, **1**), 373-380.
- Bardet, N., Jagt, J.W.M., Kuypers, M.M.M. and Dortangs, R.W. 1998. Shark tooth marks on a vertebra of the mosasaur *Plioplatecarpus marshi* from the Late Maastrichtian of Belgium. *Natuurhistorisch Genootschap in Limburg*, **41**, 52-55.
- Bell, G.L., Jr. 1997. A phylogenetic revision of North American and Adriatic Mosasauroida. In: *Ancient Marine Reptiles* (Eds. Callaway, J. M. and Nicholls E. L.). Academic Press, San Diego, 293-332.
- Benton, M.J. 1990. *Vertebrate palaeontology*. Harper Collins Academic, London, 377 pp.
- Blaszkiewicz, A. 1980. Campanian and Maastrichtian ammonites of the Middle Vistula Valley, Poland: a stratigraphic-paleontologic study. *Prace Instytutu Geologicznego*, **92**, 1-63.
- Bonnaterre, J. P. 1788. *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature. Ichthyologie*. Panckoucke, Paris, 215 pp.
- Brett, C. E. 1990. Predation. Marine. In: *Palaeobiology: A Synthesis* (Eds. Briggs, D. E. G. and P. R. Crowther). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 368-372.
- Budinoff, L. 1991. An osteological analysis of the human burials recovered from Maisabel: An Early Ceramic Site on the North Coast of Puerto Rico. In: *Proceedings of the 12th Congress of the International Association for Caribbean Archaeology* (Ed. L. S. Robinson). A.I.A.C., Martinique, 117-134.
- Cappetta, H. 1986. Types dentaires adaptatifs chez les sélaciens actuels et postpaléozoïques. *Palaeovertebrata*, **16**, 57-76.
- Cappetta, H. 1987. *Handbook of Paleichthyology, Chondrichthyes II: Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii*. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart, 193 pp.
- Cigala-Fulgosi, F. 1990. Predation (or possible scavenging) by a great white shark on an extinct species of bottlenosed dolphin in the Italian Pliocene. *Tertiary Research*, **12**, 17-36.
- Clarke, J. and Etches, S. 1991. Predation among Jurassic marine reptiles. *Proceedings of the Dorset Natural History Archaeological Society*, **113**, 202-205.
- Compagno, L.J.V. 1988. *Sharks of the order Carcharhiniformes*. Princeton University Press, Princeton, N.J., 486 pp.
- Compagno, L.J.V. 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes*, **1 (2)**, 1-269.
- Deméré T. A. and Cerutti, R. A. 1982. A Pliocene shark attack on a cethotheriid whale. *Journal of Paleontology*, **56**, 1480-1482.
- Dollo, L. 1882. Note sur l'ostéologie des Mosasauridae. *Bulletin du Musée d'Histoire Naturelle de Belgique*, **1**, 55-80.
- Dollo L. 1904. Les mosasauriens de la Belgique. *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrogéologie, Mémoire*, **18**, 207-216.
- Dollo L. 1913. *Globidens fraasi*, mosasaurien mylodonte nouveau du Maestrichtien (Crétacé supérieur) du Limbourg, et l'éthologie de la nutrition chez les mosasauriens. *Archives de Biologie*, **28**, 609-626.
- Dortangs, R.W., Schulp, A.S., Mulder, E.W.A., Jagt, J.W.M., Peeters, H.H.G. and de Graaf, D.Th. 2002. A large new mosasaur from the Upper Cretaceous of The Netherlands. *Netherlands Journal of Geosciences / Geologie en Mijnbouw*, **81**, 1-8.
- Everhart, M.J., Everhart, P.A. and Shimada, K. 1995. A new specimen of shark bitten mosasaur vertebrae from the Smoky Hill Clark (Upper Cretaceous) in western Kansas. *Abstracts of Papers 127th Annual Meeting of the Kansas Academy of Science*, **14**, 19.
- Fernández López, S. 1998. Tafonomía y fosilización (capítulo III). In: *Tratado de Paleontología*, tomo I (Ed. B. Meléndez). Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 3^a ed., 51-107.
- Gaudry A. (1892). Les Pythonomorphes de France. *Mémoire de la Société géologique de France*, **10**, 1-13.
- Hewitt, T.A. and Westermann, G.E.G. 1989. Mosasaur tooth on the ammonite *Placenticerus* from the Upper Cretaceous of Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **27**, 469-472.

- Jeppsson, J., Fredholm, D. and Mattiasson, B. 1985. Acetid acid and phosphatic fossil—a warning. *Journal of Paleontology*, **59**, 952-956.
- Kauffmann, E.G. 1990. Mosasaur predation on ammonites during the Cretaceous – an evolutionary history. In: *Evolutionary Palaeobiology of Behaviour and Coevolution* (Ed. A. J. Boucot). Elsevier, Amsterdam, 184-189.
- Kauffmann, E.G. and Kesling, R.V. 1960. An Upper Cretaceous ammonite bitten by a mosasaur. *University of Michigan Museum Paleontological Contribution*, **15**, 193-248.
- Keegan, W. F. 2003. The first documented shark attack in the Americas, cal AD 789-1033. *Caribbean Archaeology*. www.flmnh.ufl.edu/anthro/caribarch/sharks.htm. Consultada el 20/08/2003.
- Klimley, P. A., Pyle, P. and Anderson, S. D. 1996. The behavior of white sharks and their pinniped prey during predatory attacks. In: *Great White Sharks. The biology of Carcharodon carcharias* (Eds. A. P. Klimley and D. G. Ainley). Academic Press, San Diego. 175-191.
- Kowalewski, M. 2002. The fossil record of predation: an overview of analytical methods. In: *The fossil record of predation* (Eds. M. Kowalewski and P. H. Kelley). The Paleontological Society Papers, **8**, 3-42.
- Küchler, T. 2000. *Nostoceras (Euskadicerus) euskadiense*, a new ammonite subgenus and species from the higher Upper Campanian (Upper Cretaceous) of northern Spain. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe E*, **34**, 291-307.
- Lingham-Soliar, L. 1991. Predation in mosasaurs – a functional approach. In: *Natural structures. Principles, Strategies, and Models in Architecture and Nature*. Proceedings of the II International Symposium SFB 230, **6**, 169-177.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae*. Laurentii Salvii, Holmiae, 10 ed., 824 pp.
- López, G. 1993. Aportaciones al conocimiento de la fauna de bivalvos del Cretácico Superior de Álava y Navarra. Parte I. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, **8**, 5-26.
- López, G. 1996. Afinidades paleobiogeográficas de los inocerámidos (Bivalvia) del Campaniense y Maastrichtiense de Álava y Navarra. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, **10-11**, 27-43.
- Martin, L.D. and Rothschild, B.M. 1989. Paleopathology and diving mosasaurs. *American Scientist*, **77**, 460-467.
- Motta, P. J., Tricas, T. C., Hueter, R. E. and Summers, A. P. 1997. Feeding mechanism and functional morphology of the jaws of the lemon shark *Negaprion brevirostris* (Chondrichthyes, Carcharhinidae). *The Journal of Experimental Biology*, **200**, 2765-2780.
- Neumann, C. 2000. Evidence of predation on Cretaceous sea stars from north-west Germany. *Lethaia*, **33**, 65-70.
- Owen, R. 1840-1845. *Odontography*, Bailliere, London, 2 vol., 655 pp.
- Rafinesque, C. S. 1810. *Caratteri di alcuni nuovi generi e nuove spece di animali e piante della Sicilia con varie osservazioni sopra i medesimi*. Tip. Sanfilippo, Palermo, Part 2, 71-105.
- Roemer, F. A. 1841. *Die Versteinerungen des norddeutschen Kreidegebirges*. I-IV. Hahn'schen Hofbuchhandlung, Hannover, 145 pp.
- Russell, D.A. 1967. Systematics and morphology of the American mosasaurs. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History, Yale University*, **23**, 1-240.
- Russell D.A. 1975 - A new species of *Globidens* from South Dakota, and a review of Globidentine Mosasaurs. *Fieldiana Geology*, **33**, 235-256.
- Santamaría Zabala, R. 1996. Los ammonites del Campaniense de la provincia de Álava. Sistemática y biostratigrafía. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, **10-11**, 5-25.
- Schwimmer, D.R., Stewart, J.D. and Williams, G.D. 1997. Scavenging by sharks of the genus *Squalicorax* in the Late Cretaceous of North America. *Palaios*, **12**, 71-83.
- Shimada, K. 1993. Preliminary report on the Upper Cretaceous shark, *Cretoxyrhina mantelli*, from western Kansas. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **25** (6), A-58.
- Shimada, K. 1997a. Paleocological relationships of the Late Cretaceous lamniform shark *Cretoxyrhina mantelli* (Agassiz). *Journal of Paleontology*, **71**, 926-933.
- Shimada, K. 1997b. 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. 1997c. Dentition of the Late Cretaceous Lamniform shark, *Cretoxyrhina mantelli*, from the Niobrara chalk of Kansas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**, 269-279.
- Siverson, M. 1992. Biology, dental morphology and taxonomy of lamniform sharks from the Campanian of the Kristianstad Basin, Sweden. *Palaeontology*, **35**, 519-554.
- Springer, S. 1961. Dynamics of the feedings mechanism of large galeoid sharks. *American Zoologist*, **1**, 183-185.
- Tricas, T. C. and McCosker, J. E. 1984. Predatory behavior of the white shark (*Carcharodon carcharias*), with notes on its biology. *Proceedings of the California Academy of Science*, **43**, 221-238.
- Welles, S. P. 1943. Elasmosaurid plesiosaurs with description of new material from California and Colorado. *Memoirs of the University of California*, **13**, 125-254.
- Welton, B.J. and Farish, R.F. 1993. *The collector's guide to fossil sharks and rays from the Cretaceous of Texas*. Before Time, Lewisville, 204 pp.
- Williston, S.W. and Moodie, R.L. 1917. *Ogmodirus martinii*, a new plesiosaur from the Cretaceous of Kansas. *Kansas University Science Bulletin*, **10**, 61-73.