

TIBURONES DE AGUAS PROFUNDAS EN EL MIOCENO MEDIO DE ALICANTE: IMPLICACIONES PARA LA RECUPERACIÓN DE LOS ECOSISTEMAS ABISALES MEDITERRÁNEOS DESPUÉS DE LA CRISIS MESINIENSE

Carlos MARTÍNEZ-PÉREZ^{1,2*}
Jorge D. CARRILLO-BRICEÑO³
Humberto G. FERRÓN¹
Esther MANZANARES¹
José Luis HERRAIZ¹
Carlos HAMMANN
Héctor BOTELLA¹

¹Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva, C / Catedrático José Beltrán Martínez, nº 2,46980 Paterna - Valencia España;

²School of Earth Sciences, Universidad de Bristol, Edificio de Ciencias de la Vida, 24 Tyndall Avenue, BS8 1TQ, Bristol, Reino Unido

³Paleontological Institute and Museum, Universidad de Zurich, Karl-Schmid-Strasse 4, CH-8006, Suiza.

* Autor de correspondencia: Carlos.Martinez-Perez@uv.es

RESUMEN: El estudio de la localidad clásica de El Chorrillo del Mioceno Medio (Serravaliense) en la Provincia de Alicante, ha permitido la recuperación de una interesante asociación de microrestos de tiburones caracterizada por al menos siete taxones (*Deania calcea*, †*Isistius triangulus*, †*Squaliolus* cf. *schaubi*, †*Paraetmopterus* sp., *Pristiophorus* sp., *Scyliorhinus* sp. y un Squaliforme indeterminado) pertenecientes a tres órdenes diferentes (Squaliformes, Pristiophoriformes y Carcharhiniformes). Asociados a estos microrestos se han identificado también macrodientes pertenecientes a *Cosmopolitodus hastalis*, *Isurus* sp., *Hemipristis serra*, *Odontaspis* sp., *Carcharhinus* spp. y †*Otodus* (*Megaselachus*) *megalodon*. El conjunto contiene especies con preferencias ambientales dispares, que incluyen no sólo tiburones neríticos y epipelágicos (aguas someras o abiertas), sino también un número importante de representantes meso y batipelágicos (tiburones de profundidad). Esta asociación “mezclada” es interpretada no como consecuencia de factores tafonómicos, sino por aspectos biológicos intrínsecos a la fauna que los componen. En este sentido, la migración de taxones de aguas profundas a aguas más superficiales a través de cañones submarinos para alimentarse (como sucede en la actualidad), pudo ser la causa más plausible para explicar el origen de tal asociación. Por otro lado, es importante destacar que la composición de los taxones de aguas profundas aquí descritas contrasta con el conjunto de condricios del Plioceno, Pleistoceno y del de las comunidades mediterráneas actuales. Estos datos indican que la crisis de salinidad del Mesiniense afectó de forma importante a la evolución posterior de los ecosistemas abisales mediterráneos, pero que las diferencias detectadas con los faunas actuales debieron deberse además a otros factores, como la existencia de eventos anóxicos en los fondos abisales durante el Cuaternario.

ABSTRACT: The study of the classical locality of El Chorrillo, (Serravallian, Middle Miocene) from the Alicante Province has yielded a shark assemblage characterized by microremains of at least seven taxa (*Deania calcea*, †*Isistius triangulus*, †*Squaliolus* cf. *S. schaubi*, †*Paraetmopterus* sp., *Pristiophorus* sp., *Scyliorhinus* sp. and a cf. Squaliformes indet) of three different orders (Squaliformes, Pristiophoriformes and Carcharhiniformes). In addition, associated macroremains have also been found, including teeth of †*Cosmopolitodus hastalis*, *Isurus* sp., *Hemipristis serra*, *Odontaspis* sp., *Carcharhinus* spp. and †*Otodus* (*Megaselachus*) *megalodon*. The assemblage contains taxa with disparate environmental preferences including not only neritic and epipelagic sharks but also an important number of meso- and bathypelagic representatives. The migration of deep water taxa to shallower waters through submarine canyons is proposed as the most plausible cause for explaining the origin of such assemblage. Interestingly, the composition of the deep-water taxa here reported contrast with the chondrichthyans assemblages from the Pliocene and extant Mediterranean communities. This entails a complex biogeographic history, where the Messinian salinity crisis strongly affected the posterior evolution of the Mediterranean ecosystems but some other factors, such as the existence of anoxic events during the Quaternary, could have also played an important role.

Palabras clave: Mioceno, Alicante, Mediterráneo Occidental, Elasmobranquios, Fauna abisales.

Keywords: Miocene, Alicante Western Mediterranean, Elasmobranchii, Abyssal faunas

1. INTRODUCCIÓN

La historia reciente del Mar Mediterráneo se caracteriza por una serie de acontecimientos geológicos importantes con notables consecuencias para las faunas que lo habitaban. Durante el Mesiniense, al final del periodo Mioceno (7,24-5,33 Ma), el Mar Mediterráneo se fue aislando gradualmente del Océano Atlántico, culminando con su total desconexión y posterior desecación del Mediterráneo durante la conocida Crisis de Salinidad del Mesiniense, hace 5,59 Ma (Krijgsman *et al.*, 1999; Gibert *et al.*, 2013). Este cierre provocó cambios drásticos en el clima, la salinidad y en el nivel del mar (con una caída de más de 1500 metros) (García-Castellanos *et al.*, 2009, García-Castellanos y Villasen, 2011), que llevaron a eliminar completamente los ambientes de aguas profundas, reduciendo los ecosistemas disponibles y llevando a la extinción a la mayoría de las especies que allí vivían (Coll *et al.*, 2010). En la actualidad, el Mar Mediterráneo es una de las regiones más diversas del planeta (Coll *et al.*, 2010), cuya diversidad tiene su origen en la repoblación directa del Océano Atlántico a través del Estrecho de Gibraltar una vez que se reabrió hace 5,33 Ma durante la inundación Zancliense (Coll *et al.*, 2010; Gibert *et al.*, 2013). Es importante destacar que las faunas de aguas profundas del Mediterráneo parecen tener una menor diversidad que las del Atlántico de profundidad similar, hecho

destacable teniendo en cuenta que las primeras proceden directamente de estas últimas (Perés, 1985); siendo las faunas de elasmobranquios uno de los ejemplos más evidentes en este sentido. Aunque los elasmobranquios modernos mediterráneos muestran una alta diversidad, estando representados por 45 especies de tiburones, 34 especies de batoideos y una especie de quimera (Compagno *et al.*, 2005; Serena, 2005; Ebert *et al.*, 2013); la mayoría de estos taxones son especies epipelágicas o mesopelágicas que habitan ambientes neríticos (ambientes costeros) o pelágicos (aguas abiertas), mientras que las de aguas profundas muestran un claro empobrecimiento en el número de especies (Marsili, 2008). Por lo tanto, para poder dar explicación a estas diferencias es necesario un mejor conocimiento de las faunas de elasmobranquios pre y post-mesinienses de ambos lados del Estrecho de Gibraltar (en el Océano Atlántico y el Mar Mediterráneo) que nos permitan explicar el origen de la diversidad actual de este grupo de peces en el Mediterráneo.

Recientemente, un estudio sobre las faunas de condricios del Mioceno Medio de la Provincia de Alicante (Martínez-Pérez *et al.*, 2017), ha mostrado una importante abundancia de tiburones con preferencias a ambientes de aguas profundas. Tomando como referencia este trabajo, el objetivo de este artículo es dar a conocer en el ámbito nacional esta aportación, mostrando esta asociación de micro-

Especie Fósi	Representante actual	Mode de vida y habitat de los representantes actuales			
		Profundidad a la que viven (m)		Comentarios	Numero de especímenes
		Min	Max		
<i>Deania calcea</i>	<i>Deania calcea</i>	70	1470	Normalmente entre 400-900 m	17
† <i>Isistius triangulus</i>	<i>Isistius</i> spp.	0	3700	Normalmente entre 0-1000 m	4
† <i>Squaliolus</i> cf. <i>S. schaubi</i>	<i>Squaliolus</i> spp.	200	2000		13
† <i>Paraetmopterus</i> sp.	Sin representante actual	-	-	Especies fosiles asociadas a ambientes profundos	10
cf. <i>Squaliformes</i> fam. et gen. indet.		-	-		9
<i>Pristiophorus</i> sp.	<i>Pristiophorus</i> spp.	0	1000	Normalmente entre 100-300	1
<i>Scyliorhinus</i> sp.	<i>Scyliorhinus</i> spp.	1	780	La mayoría de las spp. habitan > 70 m	10
† <i>Cosmopolitodus hastalis</i>	Sin representante actual	-	-	Interpretado como un tiburón pelagico	13
<i>Isurus</i> sp.	<i>Isurus</i> spp.	0	750	Normalmente entre 100-150	5
† <i>Hemipristis serra</i>	<i>Hemipristis</i> spp.	1	132		1
<i>Odontaspis</i> sp.	<i>Odontaspis</i> spp.	10	2000	Normalmente entre 13-880	2
<i>Carcharhinus</i> spp.	<i>Carcharhinus</i> spp.	0	800	Normalmente < 200 m	1
† <i>Otodus (Megaselachus) megalodon</i>	Sin representante actual	-	-	Interpretado como un tiburón pelagico	2

Tabla 1: condricios hallados en el afloramiento de 'El Chorrillo' (Serravaliense, Mioceno Medio) incluyendo micro y macrorestos. Información ecológica obtenida de Ebert *et al.* (2013) y Froese y Pauly (2017). Rangos batimétricos: Nerítico/Epipelágico (0-200 m); Batial/Mesopelágico (200-2000m).

fósiles de tiburones descrita por primera vez en el margen occidental del Mar Mediterráneo por Martínez-Pérez *et al.* (2017) y comentar las principales conclusiones a las que llegan sobre la evolución de las faunas abisales de tiburones en el contexto de la crisis de salinidad del Mesiniense.

2. CONTEXTO GEOLÓGICO

Todo el material estudiado por Martínez-Pérez *et al.* (2017) procede de la Sección El Chorrillo de edad miocena en el centro de la provincia de Alicante (Sureste de España). Geológicamente, el área de estudio pertenece a la parte oriental de los Cordilleras Béticas. Esta cordillera se puede subdividir en una serie de zonas paleogeográficas, que difieren en su historia de deposición y en su evolución tectonometamórfica durante la Orogenia Alpina (Geel *et al.*, 1992). Éstas son de Norte a Sur: el Prebético y el Subbético, que juntos representan la Zona Externa, y por otro lado, la Zona Interna (Vera, 2004) (Figura 1A). Se cree que la Zona Externa representa el margen pasivo continental de la placa Ibérica, fuertemente tectonizado durante el Mioceno Inferior y Medio debido a

la colisión entre Iberia y África (García-Hernández *et al.*, 1980; Hermes, 1985, Geel *et al.*, 1992). Desde el Mioceno inferior, como consecuencia de esta colisión y de los continuos movimientos de placas, se crearon una serie de cuencas estrechas y alargadas, que derivaron en el Estrecho norbético o Corredor Bético, que comunicaban el Océano Atlántico y el Mar Mediterráneo (Soria *et al.*, 1999; Reolid *et al.*, 2012; Martín *et al.*, 2014). En este contexto, durante el Serravaliense, la Provincia de Alicante formaba parte de la región más oriental de este estrecho norbético, representando la conexión del Océano Atlántico con el Mediterráneo (Geel *et al.*, 1992). Durante el Mioceno tardío, el movimiento continuo de las placas entre Iberia y África provocó una desconexión progresiva del Mediterráneo con el Atlántico, que culminó con el cierre total, y la desecación parcial, del Mar Mediterráneo durante el Mesiniense (Gibert *et al.*, 2013).

3. MATERIAL Y MÉTODOS

El afloramiento de El Chorrillo se encuentra en la provincia de Alicante (Fig. 1B), 3 km al sur del municipio de Sax, siguiendo la carretera

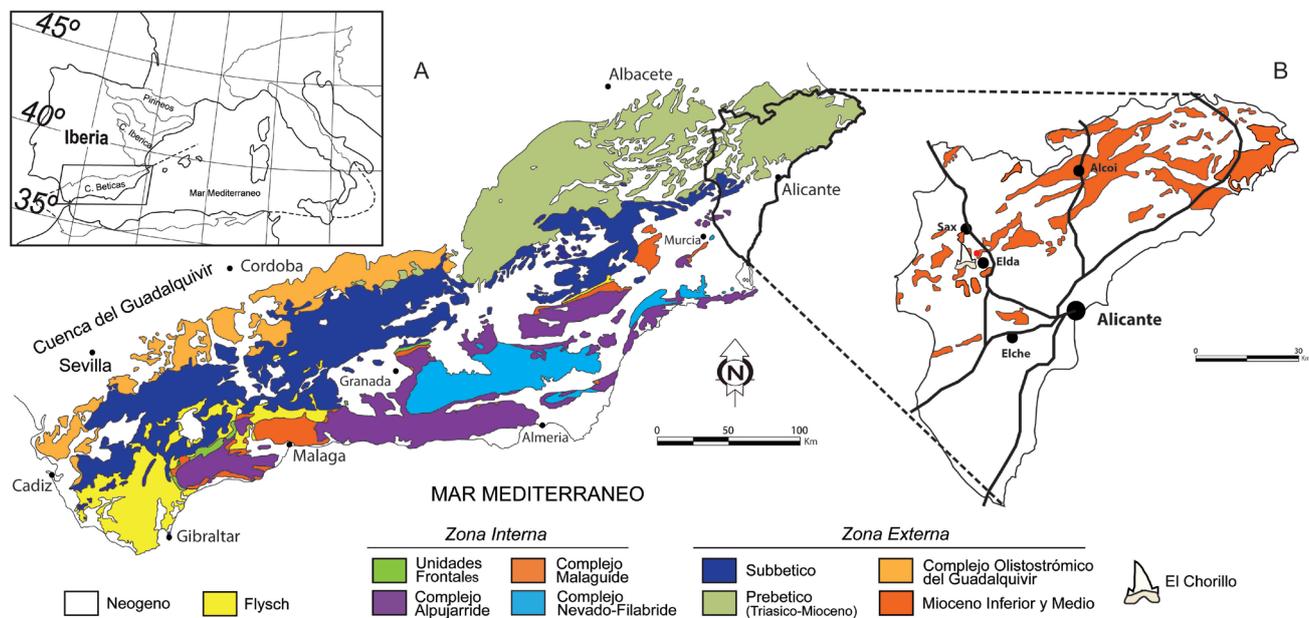


Fig. 1: (A) divisiones principales de la Cordillera Bética modificadas de Navas-Parejo (2012); basadas en Vera (2004); y Martín-Algarra (1987). (B) Localización del yacimiento fosilífero 'El Chorrillo' en el Mioceno Medio de la provincia de Alicante.

local CV-833 que conecta las localidades de Sax con Elda, en la orilla izquierda del río Vinalopó. El afloramiento se caracteriza por un paquete de unos 8 m de areniscas masivas y calcarenitas con abundantes restos de invertebrados y glauconita, datados como Serravaliense (13.5-11.5 Ma, Medio Mioceno) a partir de la asociación de foraminíferos (Martínez del Olmo *et al.*, 1978). Los elasmobranquios fósiles se recuperaron tras el procesado de 25 kg de muestra tomados de un microconglomerado calcarenítico en la base del paquete de 8 m. La muestra se disolvió con ácido acético (c. 5-7%), lavó y posteriormente tamizó con tamices de luz mallas de 2, 0,125 y 0,063 mm respectivamente. El levigado fue triado con ayuda de una lupa binocular, recuperándose microrestos de numerosos grupos, destacando: esponjas, bivalvos, corales, briozoos, equinodermos, foraminíferos, osteictios y restos de elasmobranquios, los cuales fueron el

objeto principal del estudio. Del mismo modo, en superficie fueron recolectados macrorestos de dientes de tiburón. Todos los ellos fueron depositados en el Museo de Geología de la Universidad de Valencia (MGUV). Algunos especímenes fueron seleccionados para su fotografiado, utilizando para ello el microscopio electrónico de barrido Hitachi S4800, del Servicio Central de Investigación Experimental de la Universidad de Valencia.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Descripción de la asociación fósil encontrada: entre los numerosos restos de tiburón recuperados se encontraron tanto dientes como dentículos dérmicos (escamas). En total se identificaron al menos 13 taxones entre restos de macro y micro, los cuales se resumen en la Tabla 1. Entre los taxones identificados a partir de los restos obtenidos en

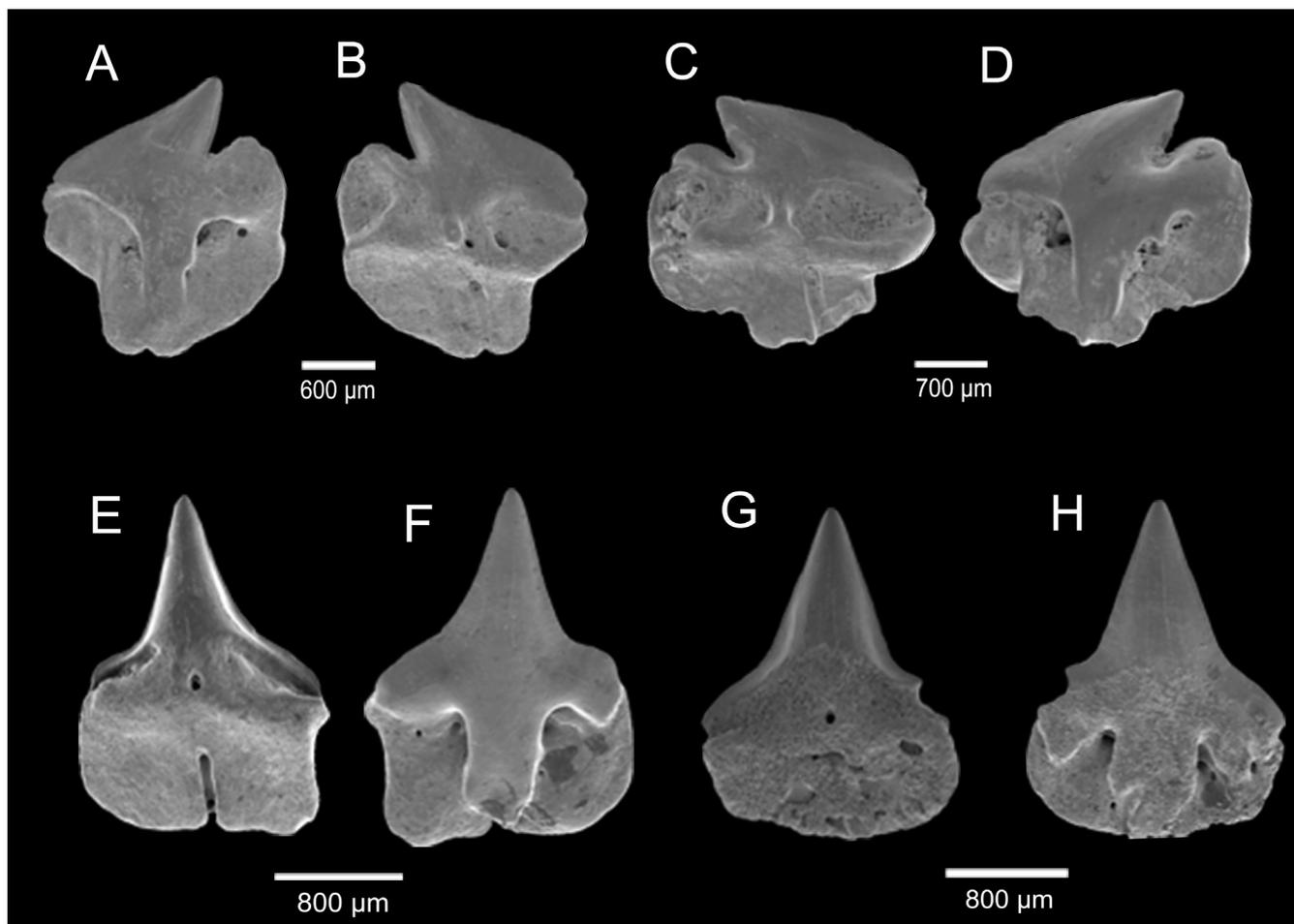


Fig. 2: elementos dentales de *Deania calcea* del afloramiento 'El Chorrillo'. (A)-(D): dientes inferiores, MGUV-35862 y MGUV-35866. (E)-(H): dientes superiores; MGUV-35863 y MGUV-35865 respectivamente.

el levigado, con tamaño inferiores al medio centímetro, están: *Deania calcea*, †*Isistius triangulus*, †*Squaliolus* cf. *S. schaubi*, †*Paraetmopterus* sp., *Pristiophorus* sp., *Scyliorhinus* sp., y un Squaliforme indeterminado (Figuras 2 a 4). Por otro lado, entre los macrorestos encontrados se han podido identificar los taxones: *Cosmopolitodus hastalis*, *Isurus* sp., *Hemipristis serra*, *Odontaspis* sp., *Carcharhinus* spp. y †*Otodus (Megaselachus) megalodon*. Es importante destacar que los restos de tiburones miocenos son relativamente bien conocidos en la parte atlántica de la Península Ibérica (Portugal), donde numerosas publicaciones han descrito restos de dientes tanto micro como macro, identificándose además numerosas especies (ver Antunes y Jonet 1970; Antunes *et al.*, 1999a, b, 2015; Antunes y Balbino, 2003, 2004, 2007; Balbino, 1995, 1996, entre otros). En contraste, el registro fósil del elasmobranquios miocenos de la parte mediterránea (España), es hasta la fecha escaso, con alguna publicación asilada en revistas científicas que hacen referencia principalmen-

te a dientes de grandes tiburones, como por ejemplo *Otodus (Megaselachus) megalodon* (Medina-Gavilán *et al.*, 2015, Reolid y Molina, 2015). Esta falta de datos representa un sesgo importante en el conocimiento de la diversidad de elasmobranquios del Mioceno en esta región del Mar Mediterráneo, por lo que el trabajo de Martínez-Pérez *et al* (2017), viene a llenar este vacío existente hasta el momento. Tanto es así que de los restos identificados en los levigados en la sección del Chorrillo: *Deania calcea*, †*Isistius triangulus*, †*Squaliolus* cf. *S. schaubi*, †*Paraetmopterus* sp., *Pristiophorus* sp. y *Scyliorhinus* sp., todos representan el primer registro de estos taxones en el Neógeno de España, mientras que las especies †*Squaliolus* cf. *S. schaubi* y †*Paraetmopterus* sp. se registran además por primera vez en la Península Ibérica (incluyendo Portugal). Aunque estas especies eran prácticamente desconocidas en el Neógeno Español, es importante mencionar que ya habían sido descritas en otras localidades del mediterráneo Europeo (ver por ejemplo, Antunes y Jonet,

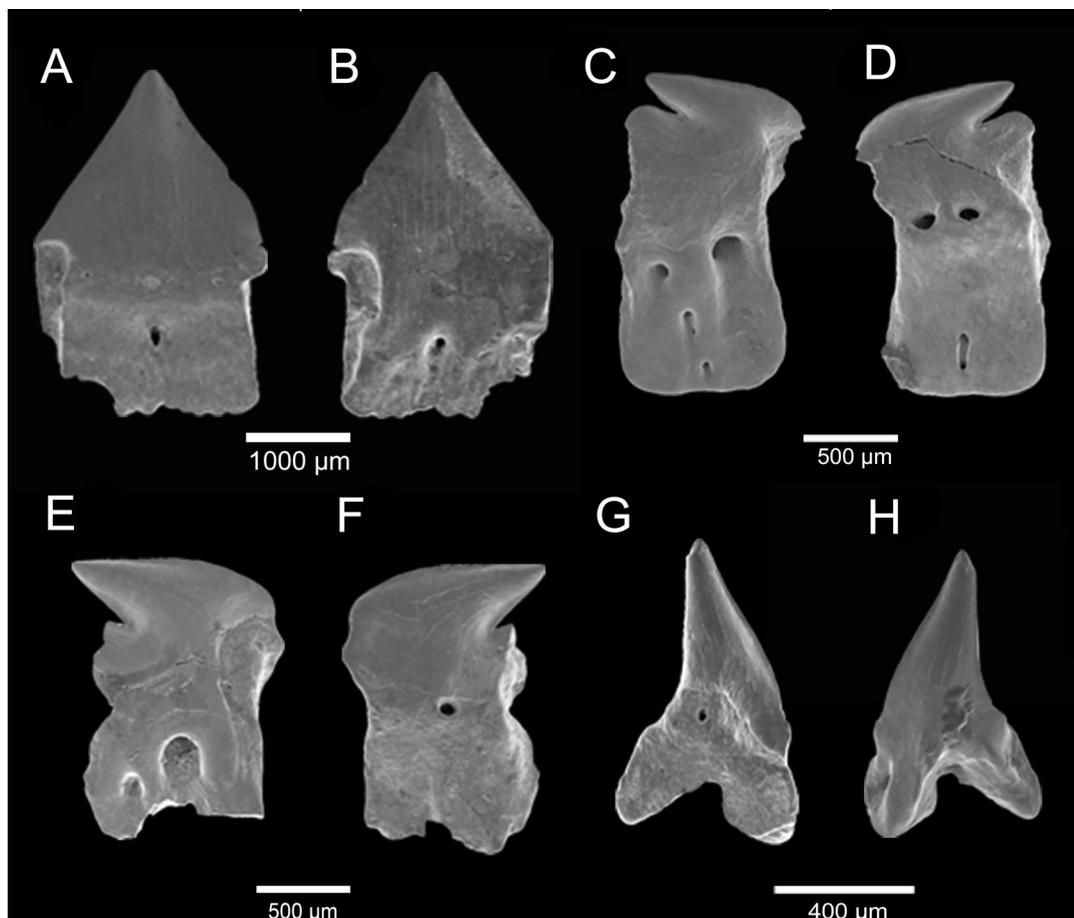


Fig. 3: dientes de Squaliformes de 'El Chorrillo'; (A)-(B): *Isistius triangulus*, MGUV-35868. (C)-(D): *Paraetmopterus* sp. (diente inferior, MGUV-35876). (E)-(H): *Squaliolus* cf. *S. schaubi* (E-F: diente inferior, MGUV-35870; G-H diente superior, MGUV-35873).

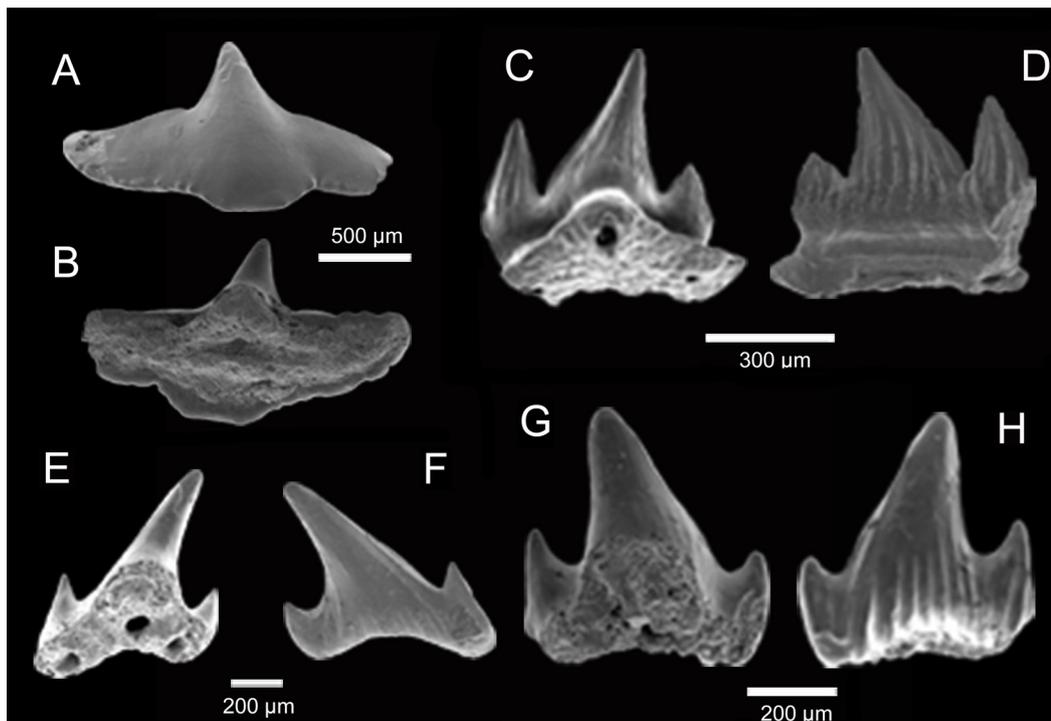


Fig. 4: Pristiophori-
formes y Carcarhi-
niformes del yaci-
miento 'El Chorrillo'.
(A)-(B). *Pristiophorus*
sp. (MGUV-35879).
(C)-(H): *Scyliorhi-
nus* sp.; (C)-(D):
MGUV-35882; (E)-
(F): MGUV-35881;
(G)-(H): MGUV-
35880).

1970; Brisswalter 2008; Cappetta 1970, 1973, 2012; Ledoux 1970, 1972; Holec *et al.*, 1995; Balbino 1995, 1996; Antunes *et al.*, 1999a, b; Antunes y Balbino, 2003, 2004; Kocsis 2007; Vialle *et al.*, 2011, Reinecke *et al.*, 2011; Bor *et al.*, 2012; Underwood y Schlögl, 2013, entre otros), por lo que su ausencia en nuestro país hasta el momento, se debía con casi total seguridad a una falta de muestreo exhaustivo de los sedimentos marinos de estas edades.

De los restos de tiburones estudiados, sólo *Scyliorhinus* habita hoy en día en el Mar Mediterráneo (Ebert *et al.*, 2013), estando representado por dos especies: *Scyliorhinus canicula* y *Scyliorhinus stellaris*. Por el contrario, las especies *Deania calcea*, *Isistius* (con las especies *Isistius brasiliensis* e *Isistius pluto-dus*), *Pristiophorus* (representado por *Pristiophorus schroederi*) y *Squaliolus* (con la especie *Squaliolus laticaudus*), actualmente habitan en el Océano Atlántico, pero no en el Mar Mediterráneo (Ebert *et al.*, 2013). Por otro lado, los restos de tiburones encontrados en la sección de El Chorrillo, contienen especies cuyos parientes actuales y/o extintos se caracterizan por habitar aguas profundas o ambientes abisales, como son las especies: *Deania calcea*, †*Squaliolus* cf. *S. schaubi*, †*Paraetmopterus* sp. y *Pristiophorus* sp. (Ta-

bla 1). Según Ebert *et al.* (2013), actualmente *Deania calcea* se puede encontrar en profundidades entre 70 y 1470 metros, aunque típicamente se encuentra entre 400 y 900 metros de profundidad. Las dos especies existentes de *Squaliolus* prefieren profundidades de entre 200 y 2000 metros (Froese y Pauly, 2017), y *Paraetmopterus*, aunque es un género extinto, ha sido relacionado exclusivamente con ambientes de aguas profundas (Adnet, 2006; Underwood y Schlögl, 2013). Aunque las especies actuales de *Pristiophorus* habitan aguas someras y profundas (Kiraly *et al.*, 2003, Compagno *et al.*, 2005; Froese y Pauly, 2017), muchas especies prefieren ambientes de plataforma continental externa (Kiraly *et al.*, 2003, Compagno *et al.*, 2005, Froese y Pauly, 2017). Por otro lado, las especies actuales de *Isistius* son habitantes típicos de la zona pelágica y batipelágica, encontrándose normalmente a profundidades de entre 0 hasta 3700 m (Compagno *et al.*, 2005, Froese y Pauly 2017). En América y Europa, *Isistius triangulus*, así como otras especies fósiles conocidas del género, se han encontrado tanto en ambientes superficiales como de aguas profundas (Antunes y Jonet, 1970, Holec *et al.*, 1995; Aguilera y Rodrigues de Aguilera, 2001; Kocsis, 2007; Cigala-Fulgosi y otros, 2009; Vialle *et al.* 2011;

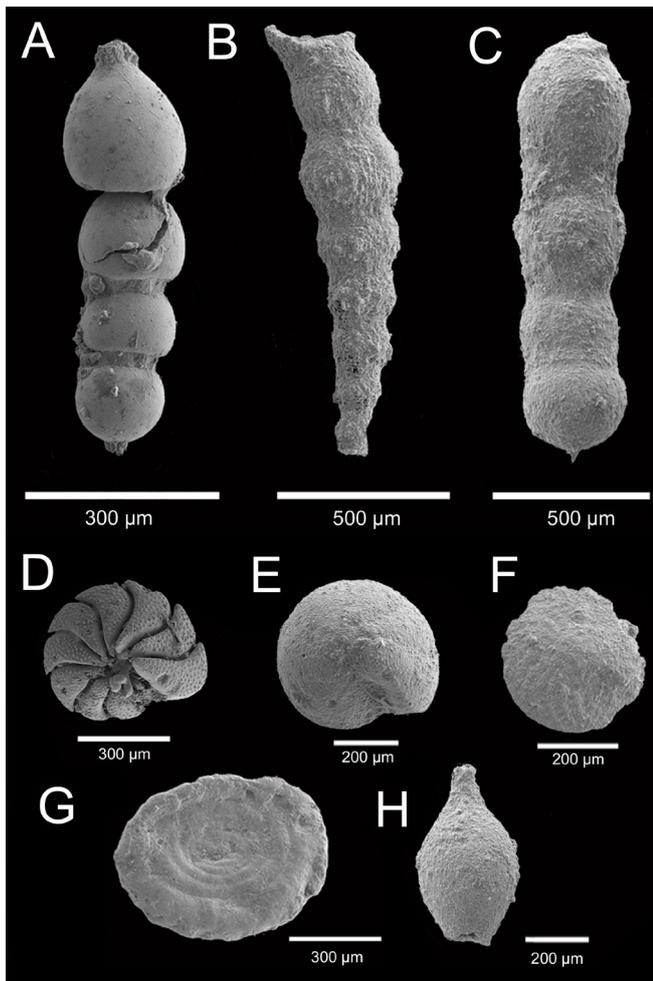


Fig. 5: asociación de foraminíferos recuperada en el afloramiento de 'El Chorrillo'. A) *Siphonodosaria laevigate*, MGUV-35886; (B) *S. lepidura*, MGUV-35888; (C) *S. vernuilli*, MGUV-35889; (D) *Cibicides floridanus*, MGUV-35887; (E) *Gyroidina neosoldanii*, MGUV-35890; (F) *Elphidium crispum*, MGUV-35891; (G) *Spirillina vivipara*, MGUV-35893; (H) *Nodosaria* cf. *N. ridicula*, MGUV-35892. Todos ellos indicando un ambiente de plataforma poco profundo.

Cappetta, 2012; Carrillo-Briceño *et al.*, 2014, 2015; Pollerspöck y Beaury, 2014). En referencia al *Scyliorhinus*, las 17 especies actuales tienen amplias preferencias ambientales, habitando tanto en aguas superficiales como profundas (Compagno *et al.*, 2005, Froese y Pauly, 2017). Sin embargo, la mayoría de estas especies muestran preferencias por ambientes profundos (ver Froese y Pauly, 2017). *Scyliorhinus canicula* y *S. stellaris*, los únicos representantes del Mediterráneo, muestran preferencias por profundidades entre 10-780 y 1-400 m respectivamente (Froese y Pauly, 2017). Por otro lado, el registro fósil (Paleógeno y Neógeno) de *Scyliorhinus* en Europa sugiere una amplia gama de ambientes (véase Cappetta 1970; Antunes *et al.*, 1999b; Adnet 2006; Reinecke *et al.*, 2008; Brisswalter, 2008; Bor *et al.*, 2012). Por lo tanto, teniendo en cuenta las preferencias de hábitats de las especies actuales de los géneros descritos en la asociación de tiburones por Martínez-Pérez

et al. (2017), la asociación muestra unas claras preferencias por los ambientes de aguas profundas

Origen de la asociación fósil. Como se ha comentado anteriormente, el conjunto de tiburones identificados en la localidad de Sax sugiere un medio ambiente de aguas profundas. Sin embargo, estos datos contrastan de forma importante con los datos sedimentológicos y la información aportada por la asociación de foraminíferos, que sugieren un ambiente costero. La localidad de Sax, está caracterizada por sedimentos de grano grueso, lo que unido a la presencia de cristales de glauconita (cristales de color verde que se depositan típicamente en ambientes sedimentarios marinos someros), sugiere un ambiente deposicional de plataforma costera. En referencia al conjunto de foraminíferos, la asociación contiene taxones como *Cibicides floridanus*, *Elphidium crispum*, *Gyroidina neosoldanii*, *Siphonodosaria laevi-*

gate, *Siphonodosaria lepidura*, *Siphonodosaria vernuilli*, *Spirillina vivipara* o *Nodosaria cf. N. ridicula* (Figura 5A-H). La composición de esta asociación de foraminíferos es típica de ambientes neríticos (costeros), lo que unido a la ausencia total de foraminíferos pelágicos, sugiere un entorno de plataforma marina interior de no más de 40 metros de profundidad. Esto contrasta con los datos obtenidos a partir de la ecología de los tiburones. Sin embargo, asociaciones de condrictios con una “mezcla” de taxones de aguas poco profundas y profundas han sido registradas previamente en sedimentos Neógenos de América (Carrillo-Briceño *et al.*, 2015) y Europa (Vialle *et al.*, 2011). En este sentido, estos autores proponen dos alternativas para explicar esta “incongruencia” ecológica: (1) la migración de las especies de aguas profundas a aguas poco profundas a través de cañones submarinos, o (2) el transporte de elementos de aguas poco profundas por corrientes de turbidez hacia ambientes más profundos produciendo una asociación mezclada con elementos de ambos ambientes. En nuestro caso, los datos sedimentológicos y la asociación de foraminíferos, unidos a los amplios rangos batimétricos esperados para los taxones de tiburones fósiles encontrados (como se ha comentado anteriormente), apoyarían la primera alternativa. De hecho, importantes migraciones verticales han sido registradas en tiburones de aguas profundas como *Isistius* (Laurito 1996; Carrillo-Briceño *et al.*, 2015), *Deania calcea* (Parker y Francis, 2012) y *Squaliolus* (Compagno, 1984; Froese y Pauly, 2017), típicamente relacionado con los hábitos alimenticios de estos grupos. De manera similar, algunas otras especies también migran a áreas menos profundas y más restringidas para el apareamiento y cría de sus descendientes, ya que los juveniles se benefician de un mayor suministro de alimentos y son menos vulnerables que en zonas abisales (Priede *et al.*, 2006). Aunque más datos son necesarios para confirmar esta hipótesis, incluyendo el estudio de las faunas de invertebrados y otros vertebrados marinos (peces óseos principalmente), este sigue siendo el escenario más plausible acorde con los datos

presentados.

Implicaciones para los ecosistemas mediterráneos de aguas profundas. Uno de los acontecimientos más importantes que ha condicionado la biodiversidad actual del Mar Mediterráneo, fue su casi completa desecación durante la llamada Crisis de la Salinidad de Mesiniense hace unos 5,59 Ma (Krijgsman *et al.*, 1999; Gibert *et al.*, 2013). Los cambios drásticos que se produjeron en el clima, el aumento de la salinidad, los fenómenos de anoxia (ausencia de oxígeno) y los cambios en el nivel del mar (Flores *et al.*, 2005; Cita, 2006; García-Castellanos *et al.*, 2009; García-Castellanos y Villasen, 2011; Goldhammer *et al.*, 2015), llegaron a eliminar por completo los ambientes de aguas profundas en el Mediterráneo, reduciendo los ecosistemas disponibles y llevando a la extinción a la mayoría de las especies que allí habitaban (Coll *et al.*, 2010). Como consecuencia, la diversidad actual del Mar Mediterráneo proviene directamente de la repoblación de las faunas del Océano Atlántico a través del estrecho de Gibraltar desde su reapertura en la inundación de Zancloense (Gibert *et al.*, 2013). Pero curiosamente, hoy en día los ecosistemas de aguas profundas en el Mar Mediterráneo son más pobres en diversidad que la que encontramos en el Océano Atlántico (Perés, 1985). En este sentido, la comunidad de condrictios de aguas profundas no es una excepción (Perés, 1985; Marsili 2008). Así, la actual diversidad de tiburones abisales del Mar Mediterráneo está compuesta por unos pocos taxones: *Hexanchus griseus*, *Galeus melastomus*, *Etmopterus spinax*, *Centroscymnus coelolepis* y *Centrophorus granulosus* (Sion *et al.*, 2004; Serena, 2005; Marsili, 2008). Esta comunidad de tiburones difiere sustancialmente de la composición taxonómica existente previa a la crisis del Mesiniense, acorde con las especies descritas en el trabajo de Martínez-Pérez *et al.* (2017), así como en otras localidades del Mioceno Medio (ver por ejemplo, Cappetta, 1967; Cappetta y Nolf, 1991; Cigala-Fulgosi, 1984, 1986, 1996; Adnet, 2006; Vialle *et al.*, 2011; Underwood y Schlögl, 2013). Estas im-

portantes diferencias se han relacionado con las peculiares condiciones de los ambientes de aguas profundas que caracterizan el actual Mar Mediterráneo como consecuencia de la Crisis de Salinidad (Coll *et al.*, 2010). En este sentido, diferentes factores se han propuesto para explicar estas diferencias, como por ejemplo: (1) aspectos de la circulación de las corrientes en el Mediterráneo tras la reapertura del estrecho, (2) la existencia de aguas profundas con temperaturas más cálidas, aproximadamente 10°C más altas que en el Océano Atlántico a la misma profundidad, (3) el agotamiento de nutrientes en los ecosistemas abisales mediterráneos, o (4) un alto geográfico en la zona de Gibraltar, siendo el estrecho de la única conexión natural con el océano Atlántico y actuando como una barrera biogeográfica debido a sus 320 m de profundidad y (Bouchet y Taviani, 1992; Krijgsman *et al.*, 1999; Galil, 2004; Sardà *et al.*, 2004; Marsili 2008; Coll *et al.*, 2010).

Por otra parte, en el Plioceno y Pleistoceno de la región mediterránea se han descrito asociaciones de tiburones con una diversidad mayor que la existente actualmente, incluyendo géneros como: *Mitsukurina*, *Centroscymnus*, *Scymnodon*, *Scymnodalatias*, *Centrophorus*, *Deania* y *Pristiophorus* (Marsili, 2006), la mayoría de los cuales actualmente sólo habitan en el lado Atlántico (Compagno, 1984; Marsili, 2008; Ebert *et al.*, 2013). Esta diversidad indica que la colonización de los ambientes abisales tras la crisis del Mesiniense, llevó a unas comunidades de aguas profundas relativamente diversas, comparables con las que existían (y existen hoy en día) en el lado Atlántico. Por lo tanto, estas diferencias entre la diversidad taxonómica de los tiburones de aguas profundas en el Mioceno, Plioceno, Pleistoceno y en las comunidades actuales, sugieren que otros eventos más recientes, posteriores a la Crisis de Salinidad del Mesiniense, debieron haber promovido el empobrecimiento de las actuales faunas abisales de tiburones. En este sentido, en la actualidad la columna de agua del Mar Mediterráneo se caracteriza por estar bien oxigenada (Stanley, 1985). Sin embargo, las secuencias alternas de sedimentos claros

y oscuros en perforaciones realizadas en el fondo oceánico en rocas de edad Pliocena y Cuaternaria, indican que las condiciones del fondo marino han variado en el pasado (Sardà *et al.*, 2004; Gallego-Torres *et al.*, 2010), destacando la presencia de sucesivos eventos de anoxia (falta de oxígeno en el fondo oceánico) (ver, por ejemplo, Rossignol-Strick *et al.*, 1982; Rohling, 1994; Rohling *et al.*, 2015). Por lo tanto, existe la posibilidad de que estos episodios de ausencia de oxígeno en los fondos marinos del Mediterráneo durante el cuaternario pudieran haber desempeñado un papel clave en el empobrecimiento taxonómico de las comunidades de tiburones de aguas profundas del Mediterráneo, de manera similar a la que afectaron a otros grupos como foraminíferos o crustáceos (Galil, 2004; Hayward *et al.*, 2015; Martínez-Ruiz *et al.*, 2009). En consecuencia, la historia biogeográfica de los tiburones mediterráneos de aguas profundas parece ser más compleja de lo que se había dicho hasta el momento, con varios acontecimientos de colonización después de la Crisis Mesiniense, estando estos controlados por diferentes factores abióticos que podrían haber promovido, o obstaculizando, el establecimiento de tales taxones en los ambientes abisales mediterráneos (Lasram *et al.*, 2008). Por lo tanto, el empobrecimiento de la actual comunidad de elasmobranquios de aguas profundas no puede interpretarse como una consecuencia directa de la Crisis de Salinidad del Mesiniense, sino que otros eventos más recientes, como los eventos anóxicos Plio-Cuaternarios, deberían estudiarse en el futuro para lograr una mejor comprensión del origen de la comunidad mediterránea actual de condriictios de aguas profundas.

5. CONCLUSIONES

El estudio de una nueva localidad de edad Serravaliense (Mioceno Medio) de la Provincia de Alicante, ha permitido recuperar una fauna de tiburones con claras preferencias por aguas profundas. En total se han podido identificar, a partir del estudio de los microrestos recuperados, un mínimo de siete especies (*Deania*

calcea, †*Isistius triangulus*, †*Squaliolus* cf. *S. schaubi*, †*Paraetmopterus* sp., *Pristiophorus* sp., *Scyliorhinus* y un Squaliforme indeterminado), las cuales se registran por primera vez en el Neógeno de España. Por otro lado, también se han podido identificar macrodientes pertenecientes a las especies: *Cosmopolitodus hastalis*, *Isurus* sp., *Hemipristis serra*, *Odontaspis* sp., *Carcharhinus* spp. y †*Otodus* (*Megaselachus*) *megalodon*. Esta asociación muestra fuertes afinidades faunísticas con otros conjuntos de elasmobranquios del Mioceno de Europa, lo que sugiere que la falta de datos en España podría deberse principalmente a un bajo esfuerzo de muestreo para este tipo de micro-restos. Por otro lado, esta fauna de tiburones descrita en Sax difiere considerablemente de las comunidades actuales de aguas profundas del Mar Mediterráneo, así como las descritas en el Plioceno y Pleistoceno de la región. Estas diferencias sugieren una historia biogeográfica más compleja a la simple desecación del Mar Mediterráneo durante la Crisis Salinidad del Mesiniense (Mioceno Superior), y que fenómenos posteriores durante la evolución de la cuenca tuvieron importantes consecuencia, al menos, en la diversidad de las faunas abisales de tiburones. En este sentido, aunque la Crisis de Salinidad de Mesiniense afectó considerablemente a la historia paleobiogeográfica del Mediterráneo, otros factores, como eventos anóxicos recientes en los fondos oceánicos, podrían haber condicionado la composición final de las comunidades de aguas profundas actuales.

6. AGRADECIMIENTOS

Quisiéramos agradecer a Cristina Esparza por su ayuda en el procesado y triado de las muestras y al Dr. Juan Usera Mata (Universidad de Valencia) su valiosa ayuda con la clasificación de los foraminíferos.

7. BIBLIOGRAFÍA

ADNET S. (2006). *Nouvelles faunes de sélaciens (Elasmobranchii, Neoselachii) de l'Eocène des Landes (Sud-Ouest, France). Implication dans les connaissances des communautés d'eaux profondes. [New faunas of Selacans (Elasmobranchii, Neoselachii) of the Eocene*

of the Landes (South-West, France). Implications for the knowledge of deepwater communities]. Palaeo Ichthyologica. 10:1-128. Portuguese.

AGUILERA O, RODRIGUES DE AGUILERA D. (2001). *An exceptional coastal upwelling fish assemblage in the Caribbean Neogene. J. Paleo. 75:732-742.*

ANTUNES MT, BALBINO AC, CAPPETTA, H. (1999a). *A new shark, Galeorhinus goncalvesi nov. sp. (Triakidae, Carcharhiniformes) from the latest Miocene of Portugal. Tertiary Research. 19:101-106.*

ANTUNES MT, BALBINO AC, CAPPETTA H. (1999b). *Selaciens du Miocene terminal du bassin d'Alvalade (Portugal) Essai de synthese. [Late Miocene Selachians from the Alvalade basin (Portugal) synthesis test]. Ciências da Terra. 13:115-129. Portuguese.*

ANTUNES MT, BALBINO AC. (2003). *Uppermost Miocene Lamniform Selachians (Pisces) from the Alvalade Basin (Portugal). Ciências da Terra. 15:141-154.*

ANTUNES MT, BALBINO AC. (2004). *Os Carcharhiniformes (Chondrichthyes, Neoselachii) da Bacia de Alvalade (Portugal). [The Carcharhiniformes (Chondrichthyes, Neoselachii) from the Alvalade Basin (Portugal)]. Rev Esp Palaeontol. 19:73-92. Portuguese*

ANTUNES MT, BALBINO AC. (2007). *Rajiformes (Neoselachii, Batomorphii) from the Alvalade basin, Portugal. Anns Paléont. 93:107-119.*

ANTUNES MT, JONET S. (1970). *Requins de l'Helvétien supérieur et du Tortonien de Lisbonne. [Sharks from the Upper Helvetian and Tortonian of Lisbon]. Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa. 16:119-280.*

ANTUNES MT, LEGOINHA P, BALBINO A. (2015). *Megalodon, mako shark and planktonic foraminifera from the continental shelf of Portugal and their age. Geol Acta. 13:181-190.*

BALBINO AC. (1995). *Seláceos (pisces) do Miocénico terminal da Bacia de Alvalade (Portugal). Sistemática, ecología, palaeoambientes, comparação com faunas actuais. [Selacheans (pisces) from the Late Miocénico of the Alvalade Basin o (Portugal). Systematics, ecology, palaeoenvironments, comparison with current faunas][dissertation], Evora (PT): Universidade de Evora.*

BALBINO AC. (1996). *Sharks from the Middle and early Upper Miocene from Lisbon, Portugal. A check-list. Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro. 82:141-144.*

BOR TJ, REINECKE T, VERSCHUEREN S. (2012). *Miocene Chondrichthyes from Winterswijk - Miste, the Netherlands. Palaeontol. 21:1-136.*

BOUCHET P, TAVIANI M. (1992). *The Mediterranean deep-sea fauna: Pseudopopulations of Atlantic species?. Deep-sea Res PT I. 39:169-184.*

BRISWALTER G. (2008). *Inventaire des Elasmobranches (requins, raies, chimères) des dépôts molassiques du Sud-Luberon (Miocène supérieur), à Cabrières d'Aigues (Vaucluse) France. [Inventory of Elasmobranchs (sharks, rays, chimeras) of the molassic deposits of the South Luberon (Upper Miocene), Cabrières d'Aigues (Vaucluse) France]. Courriers scientifiques du Parc Régional du Lubéron, Hors Série:1-100.*

CAPPETTA H. (1970). *Les Sélaciens du Miocène de la région de Montpellier. [Selachians of the Miocene of the Montpellier area]. Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire (1970):1-139.*

CAPPETTA H. (1973). *Les sélaciens du Burdigalien de Iespignan (Hérault). [Selachians from thr Burdigalian of Iespignan (Hérault)]. Geobios. 6:211-223.*

- CAPPETTA H. (2012). *Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth*. Munich: Germany. Verlag Dr Friedrich Pfeil, Handbook of Palaeoichthyology 3E.
- CAPPETTA H, GRANIER J, LEDOUX JC. (1967). *Deux faunes de sélaciens du Miocène méditerranéen de France et leur signification bathymétrique*. [Two selachians faunas of the Mediterranean Miocene of France and their significance bathymetric]. C R Palevol.7:292-293
- CAPPETTA H, NOLF D. (1991). *Les sélaciens du Pliocène inférieur de Le Puget-sur-Argens (Sud-Est de la France)*. [The Lower Pliocene Selaeans of Le Puget-sur-Argens (South-East of France)]. Palaeontogr Abt. A. 218:49-67.
- CARRILLO-BRICEÑO JD, AGUILERA OA, RODRÍGUEZ F. (2014). *Fossil Chondrichthyes from the central eastern Pacific Ocean and their paleoceanographic significance*. J South Am Earth Sci. 51:76-90.
- CARRILLO-BRICEÑO JD, DE GRACIA C, PIMIENTO C, AGUILERA OA, KINDLIMANN R, SANTAMARINA P, JARAMILLO C. (2015). *A new late Miocene chondrichthyan assemblage from the Chagres Formation, Panama*. J South Am Earth Sci. 60:56-60.
- CIGALA-FULGOSI F. (1984). *Contributo alla conoscenza della fauna ad elasmobranchi del Pliocene del Mediterraneo. Segnalazione di Notorynchus (Euselachii, Hexanchidae) nella «Collezione Lawley»*. [Contributions to the knowledge of the elasmobranch faunas from the Mediterranean Pliocene. Reporting Notorynchus (Euselachii, Hexanchidae) in "Lawley Collection"]. Acta naturalia de l'Ateneo parmense. 20:85-96.
- CIGALA-FULGOSI F. (1986). *A deep water elasmobranch fauna from a lower Pliocene outcropping (Northern Italy)*. In: Uyeno T, Arai R, Taniuchi T, Matsuura K, editors. Proceedings of the second international conference on Indo-Pacific fishes. Ichthyological Society of Japan, Tokyo:133-139
- CIGALA-FULGOSI F. (1996). *Rare oceanic deep water squaloid sharks from the Lower Pliocene of the Northern Apennines (Parma province, Italy)*. B Soc Paleontol Ital. 34:301-322.
- CIGALA-FULGOSI F, CASATI S, ORLANDINI A, PERSICO D. (2009). *A small fossil fish fauna, rich in Chlamydoselachus teeth, from the Late Pliocene of Tuscany (Siena, central Italy)*. Cretaceous Research. 6:3-23.
- CITA MB. (2006). *Exhumation of Messinian evaporites in the deep-sea and creation of deep anoxic brine-filled collapsed basins*. Sed. Geol. 188:357-378.
- COLL M, PIRODDI C, STEENBEEK J, KASCHNER K, BEN RAIS LASRAM F, AGUZZI J, BALLESTEROS E, BIANCHI CN, CORBERA J, DAILIANIS T, DANOVARO R, ESTRADA M, FROGLIA C, GALIL BS, GASOL JM, GERTWAGEN R, GIL J, GUILHAUMON F, KESNER-REYES K, KITSOS MS, KOUKOURAS A, LAMPADARIOU N, LAXAMANA E, LÓPEZ-FÉ DE LA CUADRA CM, LOTZE HK, MARTIN D, MOUILLOT D, ORO D, RAICEVICH S, RIUS-BARILE J, SAIZ-SALINAS JI, SAN VICENTE C, SOMOT S, TEMPLADO J, TURON X, VAFIDIS D, VILLANUEVA R, VOULTSIADOU E. (2010). *The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns and Threats*. PLoS One. 5(8):e11842.
- COMPAGNO LJ. (1984). *Sharks of the World: An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date*. Part 1: Hexanchiformes to Lamniformes. FAO Species Catalogue, 4. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma.
- COMPAGNO LJV, DANDO M, FOWLER S. (2005). *Sharks of the World*. Princeton: Princeton University Press.
- EBERT DA, FOWLER SL, COMPAGNO LJV. (2013). *Sharks of the world: a fully illustrated guide*. Wild Nature Press.
- FLORES JA, SIERRO FJ, FILIPPELLI GM, BÁRCENA MÁ, PÉREZ-FOLGADO M, VÁZQUEZ A, UTRILLA R. (2005). *Surface water dynamics and phytoplankton communities during deposition of cyclic late Messinian sapropel sequences in the western Mediterranean*. Mar Micropaleontol. 56:50-79.
- FROESE R, PAULY D. (2017). *FishBase. World Wide Web electronic publication*. www.fishbase.org. Version 2016.
- GALIL BS. (2004). *The limit of the sea: The bathyal fauna of the Levantine Sea*. Sci Mar. 68:63-72.
- GALLEGO-TORRES D, MARTINEZ-RUIZ F, DE LANGE GJ, JIMENEZ-ESPEJO FJ, ORTEGA-HUERTAS M. (2010). *Trace-elemental derived paleoceanographic and paleoclimatic conditions for Pleistocene Eastern Mediterranean sapropels*. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol. 293:76-89.
- GARCÍA-CASTELLANOS D, ESTRADA F, JIMÉNEZ-MUNT I, GORINI C, FERNÁNDEZ M. (2009). *Catastrophic flood of the Mediterranean after the Messinian salinity crisis*. Nature. 462:778-781.
- GARCÍA-CASTELLANOS D, VILLASEN A. (2011). *Messinian salinity crisis regulated by competing tectonics and erosion at the Gibraltar arc*. Nature. 480:359-363.
- GARCÍA-HERNÁNDEZ M, LÓPEZ-GARRIDO AC, RIVAS P, SANZ DE GALDEANO C, VERA JA. (1980). *Mesozoic paleogeographic evolution of the External zone of the Betic Cordilleras*. Geol Mijnbouw. 59:155-168.
- GEEL T, ROEP TB, TEN KATE W, SMIT J. (1992). *Early-Middle Miocene stratigraphic turning points in the Alicante region (SE Spain): reflections of Western Mediterranean plate-tectonic reorganizations*. Sediment Geol. 75:223-239.
- GIBERT L, SCOTT G, MONTOYA P, RUIZ-SÁNCHEZ FJ, MORALES J, LUQUE L, ABELLA J, LERÍA M. (2013). *Evidence for an Afro-Iberian mammal dispersal during the pre-evaporitic Messinian*. Geology. 41:691-694
- GOLDHAMMER T, SCHWÄRZLE A, AIELLO IW, ZABEL M. (2015). *Temporal stability and origin of chemoclines in the deep hypersaline anoxic Urania basin*. Geophys Res Lett. 42:4888-4895.
- HAYWARD BW, SABAA AT, KAWAGATA S, GRENFELL HR. (2009). *The Early Pliocene re-colonisation of the deep Mediterranean Sea by benthic foraminifera and their pulsed Late Pliocene-Middle Pleistocene decline*. Mar Micropaleontol. 71:97-112.
- HERMES J. (1985). *Algunos aspectos de la estructura de la Zona Subbética (Cordilleras Béticas, España meridional)*. [Some aspects of the structure of the Subbetic Zone (Betic Cordilleras, Southern Spain)]. Estud Geol. 41:157-176.
- HOLEC P, HORNÁČEK M, SYKORA M. (1995). *Lower Miocene Shark (Chondrichthys, Elasmobranchii) and Whale Faunas near Mučín, Southern Slovakia*. Geologické práce, Správy. 100:37-52.
- KIRALY SJ, MOORE JA, JASINSKI PH. (2003). *Deepwater and other sharks of the US Atlantic ocean exclusive economic zone*. Mar Fish Rev. 65:1-20.
- KOCSIS L. (2007). *Central Paratethyan shark fauna (Ipolytarnóc, Hungary)*. Geol Carpath. 58:27-40.
- KRIJGSMAN W, HILGEN FJ, RAFFI I, SIERRO FJ, WILSON DS. (1999). *Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis*. Nature. 400:652-655.
- LASRAM FBR, TOMASINI JA, ROMDHANE MS, DO CHI T, MOUILLOT D. (2008). *Historical colonization of the Mediterranean Sea by Atlantic fishes: do biological traits matter?*. Hydrobiologia. 607:51-62.

- LAURITO CA. (1996). *El género Isistius (Squalidae) en el Alto Guayacán. Formación Uscari (Mioceno Superior-Plioceno Inferior), provincia de Limón, Costa Rica. [The genus Isistius (Squalidae) in the Upper Guayacán. Uscari Formation (Upper Miocene-Lower Pliocene), Limón Province, Costa Rica]*. Rev Geol Amér Central. 19:87-92.
- LEDOUX J.-C. (1970). *Les dents des Squalidés de la Méditerranée occidentale et de l'Atlantique Nord-ouest africain. [The teeth of the Squalidae of the Western Mediterranean and Northwest Atlantic]*. Vie et Milieu. 21:309-362.
- LEDOUX JC. (1972). *Les Squalidae (Euselachii) miocènes des environs d'Avignon (Vaucluse). [The Miocene Squalidae (Euselachii) near Avignon (Vaucluse)]*. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, Notes et Mém. 52:133-175.
- MARSILI S. (2006). *Análisis sistemática, paleoecológica e paleobiogeográfica della selaciofauna plio-pleistocénica del Mediterraneo. [Systematic analysis, paleoecological and paleobiogeographic of selaciofauna Plio-Pleistocene Mediterranean]. [Dissertation]*. Pisa: University of Pisa.
- MARSILI S. (2008). *Systematic, palaeoecologic and palaeobiogeographic analysis of the Plio-Pleistocene Mediterranean elasmobranch fauna*. Atti Soc Tosc Sci nat, Mem Serie A 113:81-88.
- MARTÍN JM, PUGA-BERNABÉU A, AGUIRRE J, BRAGA JC. (2014). *Miocene Atlantic-Mediterranean seaways in the Betic Cordillera (southern Spain)*. Rev Soc Geol Esp. 27:175-186.
- MARTÍNEZ DEL OLMO W, COLODRÓN GÓMEZ I, NUÑEZ GALIANO A. (1978). *Mapa geológico de la Hoja nº 846 (Castalla)*. Mapa Geológico de España E. 1:50.000. Segunda Serie (MAGNA).
- MARTÍNEZ-PÉREZ C, CARRILLO-BRICEÑO J, ESPARZA C, FERRÓN H.G, MANZANARES E, HAMMANN C, BOTELLA H. (2017). *A Serravalian (Middle Miocene) shark fauna from Southeastern Spain and its palaeoenvironment significance*. Historical Biology. DOI: 10.1080/08912963.2017.1326111
- MARTINEZ-RUIZ F, KASTNER M, GALLEGO-TORRES D, RODRIGO-GÁMIZ M, NIETO-MORENO V, ORTEGA-HUERTAS M. (2015). *Paleoclimate and paleoceanography over the past 20,000 yr in the Mediterranean Sea Basins as indicated by sediment elemental proxies*. Quaternary Sci Rev. 107:25-46
- MEDINA GAVILÁN JL, TOSCANO GRANDE A, MUÑIZ GUINEA F, DELGADO F. (2015). *First description of a tooth of the extinct giant shark "Carcharocles megalodon" (Agassiz, 1835) found in the province of Seville (SW Iberian Peninsula) (Otodontidae)*. BV news Publicaciones Científicas. 4:107-114.
- PARKER SJ, FRANCIS MP. (2012). *Productivity of two species of deepwater sharks, Deania calcea and Centrophorus squamosus in New Zealand*. New Zealand Aquatic Environment and Biodiversity Report No 103:1-44. Ministry for Primary Industries, New Zealand.
- PERÉS JM. (1985). *History of the Mediterranean biota and the colonization of the depths*. In: Margalef R, editor. *Key Environments Western Mediterranean*. New York: Pergamon Press; 198-232.
- POLLERSPÖCK J, BEAURY B. (2014). *Eine Elasmobranchierfauna (Elasmobranchii, Neoselachii) aus der Oberen Meeresmolasse (Ottangium, Unteres Miozän) des Heigelsberger Grabens bei Teisendorf, Oberbayern. [An Elasmobranchian fauna (Elasmobranchii, Neoselachii) from the Oberen Meeresmolasse (Ottangium, Lower Miocene) of the Heigelsberger Grabens near Teisendorf, Oberbayern]* Zitteliana, A54: 23-37.
- PRIEDE IG, FROESE R, BAILEY DM, BERGSTAD OA, COLLINS MA, DYB JE, HENRIQUES C, JONES EG, KING N. (2006). *The absence of sharks from abyssal regions of the world's oceans*. Proc Roy Soc B. 273:1435-1441.
- REINECKE T, VON DER HOCHT F, GÜRS K. (2008). *Die Elasmobranchier des Vierlandiums, Unteres Miozän, im Nordwestdeutschen Becken aus Bohrungen und glaziofluviatilen Geröllen ("Holsteiner Gestein") der Vierlande-Feinsande (Holstein) und der Kakert-Schichten (Niederrhein). [The Elasmobranchians of the Vierlandium, Lower Miocene, in the Northwest German Basin from drillings and glaziofluviate gravels ("Holsteiner rock") of the Vierlande-Feinsande (Holstein) and the Kakert layers (Niederrhein)]*. Palaeontos, 14:1-54.
- REINECKE T, LOUWYE S, HAVEKOST U, MOTHS H. (2011). *The elasmobranch fauna of the late Burdigalian, Miocene, at Werder-Uesen, Lower Saxony, Germany, and its relationships with Early Miocene faunas in the North Atlantic, Central Paratethys and Mediterranean*. Palaeontos, 20:1-170.
- REOLID M, GARCÍA-GARCÍA F, TOMAŠOVÝCH A, SORIA JM. (2012). *Thick brachiopod shell concentrations from prodelta and siliciclastic ramp in a Tortonian Atlantic-Mediterranean strait (Miocene, Guadix Basin, southern Spain)*. Facies. 8:549-71.
- REOLID M, MOLINA JM. (2015). *Record of Carcharocles megalodon in the Eastern Guadalquivir Basin (Upper Miocene, South Spain)*. Estud Geol. 71:e032.
- ROHLING EJ. (1994). *Review and new aspects concerning the formation of eastern Mediterranean sapropels*. Mar Geol. 122:1-28.
- ROHLING EJ, MARINO G, GRANT KM. (2015). *Mediterranean climate and oceanography, and the periodic development of anoxic events (sapropels)*. Earth-Sci Rev. 143:62-97.
- ROSSIGNOL-STRICK M, NESTEROFF W, OLIVE P, VERGNAUD-GRAZZINI C. (1982). *After the deluge: Mediterranean stagnation and sapropel formation*. Nature. 295:105-110.
- SARDÀ F, CALAFAT A, MAMAR FLEXAS, TSELAPIDES A, CANALS M, ESPINO M, TURSI A. (2004). *An introduction to Mediterranean deep-sea biology*. Sci Mar. 68:7-38.
- SERENA F. (2005). *Field identification guide to the sharks and rays of the Mediterranean and Black Sea*. Roma: FAO species identification guide for fishery purposes:1-97.
- SION L, BOZZANO A, D'ONGHIA G, CAPEZZUTO F, PANZA M. (2004). *Chondrichthyes species in the deep-waters of the Mediterranean Sea*. Sci Mar. 68:153-162.
- SORIA JM, FERNÁNDEZ J, VISERAS C. (1999). *Late Miocene stratigraphy and palaeogeographic evolution of the intramontane Guadix Basin (Central Betic Cordillera, Spain): implications for an Atlantic-Mediterranean connection*. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol. 151:255-66.
- STANLEY DJ. (1985). *Mud depositional processes as a major influence on Mediterranean margin-basin sedimentation*. In: Stanley DJ and Wezel F-C, editors. *Geological evolution of the Mediterranean Basin*. New York: Springer-Verlag: 377-410
- UNDERWOOD CJ, SCHLÖGL J. (2013). *Deep-water chondrichthyans from the Early Miocene of the Vienna Basin (Central Paratethys, Slovakia)*. Acta Palaeontol Pol. 58:487-509.
- VERA JA, editor. (2004). *Geología de España. [Geology of Spain]*. SGE-IGME, Madrid.
- VIALLE N, ADNET S, CAPPETTA H. (2011). *A new shark and ray fauna from the Middle Miocene of Mazan, Vaucluse (southern France) and its importance in interpreting the paleoenvironment of marine deposits in the southern Rhodanian Basin*. Swiss J Palaeontol. 130:241-258.