Estimation de la longueur corporelle de requins lamniformes macrophages néogènes (*Carcharodon* et *Otodus*) dérivé de dentitions fossiles associées
Victor J.Perez, Ronny M.Leder et Teddy Badaut Mars 2021

palaeo-electronica.org/content/2021/3284-estimating-lamniform-body-size

Traduction faite par Jean-François LHOMME le 18 avril 2021

RESUME

Le requin mégatooth, ***Otodus megalodon***, est largement accepté comme le plus grand requin macrophage qui ait jamais vécu; et pourtant, malgré plus d'un siècle de recherche, sa taille est toujours débattu.

Le grand requin blanc, Carcharodon carcharias, est considéré comme le meilleur vivant analogue écologique au requin mégatooth éteint et a été la base de tous estimations de la longueur corporelle à ce jour. La méthode la plus largement acceptée et appliquée pour estimer la taille corporelle d'O. Megalodon était basée sur une relation linéaire entre la dent hauteur de la cime et longueur totale du corps chez C. carcharias.

Cependant, lors de l'application de cette méthode à une dentition associée d'O. megalodon (UF-VP-311000), les estimations pour cet individu unique variait de 11,4 à 41,1 m. Ces estimations très variables ont montré un modèle distinct, dans lequel les dents antérieures ont donné des estimations inférieures à celles des dents postérieures. Par conséquent, les analyses paléoécologiques antérieures basées sur les estimations de la taille corporelle d'O. Megalodon peuvent être sujettes à des interprétations erronées. Ici, nous décrivons un nouvelle méthode basée sur la somme de la largeur de la couronne des dentitions fossiles associées, qui atténue la variabilité associée aux différentes positions des dents. La méthode suppose proportionnalité directe entre le rapport de la largeur de la cime additionnée à la longueur du corps chez les espèces fossiles et modernes liées d'un point de vue écologique et taxonomique Les longueurs corporelles totales étaient estimé à partir de 11 individus, représentant cinq espèces lamniformes: Otodus megalodon, Otodus chubutensis, Carcharodon carcharias, Carcharodon hubbelli, et Carcharodon hastalis. La méthode a été extrapolée pour le plus grand dent supérieure de O. megalodon, ce qui donne une estimation de la longueur corporelle maximale de 20 m.

INTRODUCTION

L'ordre Lamniformes comprend deux des espèces de requins les plus emblématiques: le grand blanc existant, *Carcharodon carcharias*, et le requin mégatooth éteint, Otodus megalodon (Cappetta, 1987, 2012). *Carcharodon carcharias* est le plus grand requin macrophage vivant aujourd'hui, atteignant un maximum longueurs de corps de 6 à 7 m (Gottfried et al., 1996; Castro, 2012; McClain et al., 2015). *Otodus megalodon* représente le plus grand macrophage requin qui a jamais vécu, avec des estimations controversées d'adultes allant de 10 à plus de 30 m (Dean, 1909; Randall, 1973; Bendix-Almgreen, 1983; Gottfried et al., 1996; Pimiento et al., 2010; Pimiento et Balk, 2015; Reolid et Molina, 2015; Trif et al., 2016; Grant et al., 2017; Razak et Kocsis, 2018; Shimada, 2002a, 2019; Herraiz et coll.,2020).

Cet intérêt de longue date pour la taille du corps les plus grands macroprédateurs marins du monde ont été partagé par des paléontologues professionnels et le public aussi bien. Modèles hypothétiques d'Otodus megalodonare utilisé comme pièce maîtresse dans de nombreux musées d'histoire naturelle (par exemple, le Calvert Marine Museum, Florida Museum, Smithsonian National Museum of Natural History, Western Australian Museum). De même, la science populaire la fiction a présenté ces taxons, avec des tailles corporelles largement surestimées (par exemple, Jaws et The Meg). Il est impératif de contraindre les estimations de la taille corporelle si nous sont de représenter précisément ces taxons et de déchiffrer les mécanismes évolutifs qui ont produit ces énormes macroprédateurs.

Les archives fossiles chondrichtyennes sont en grande partie limité aux dents, en raison de la haute conservation potentiel d'hydroxyapatite et mauvaise conservation potentiel du cartilage et des tissus mous (Kent, 1994).

Par conséquent, l'interprétation de chondrichtyen l'histoire évolutive est largement restreinte à ce que nous peut déduire des données dentaires et des analogues modernes. À estimer la taille d'Otodus megalodon, un nombre des chercheurs ont tenté de relier la dent hauteur à la longueur totale du corps dans le grand blanc existant requin comme proxy (Gottfried et al., 1996; Pimiento et al., 2010; Pimiento et Balk, 2015; Reolid et Molina, 2015; Trif et al., 2016; Grant et al., 2017; Razak et Kocsis, 2018; Shimada, 2002a, 2019).

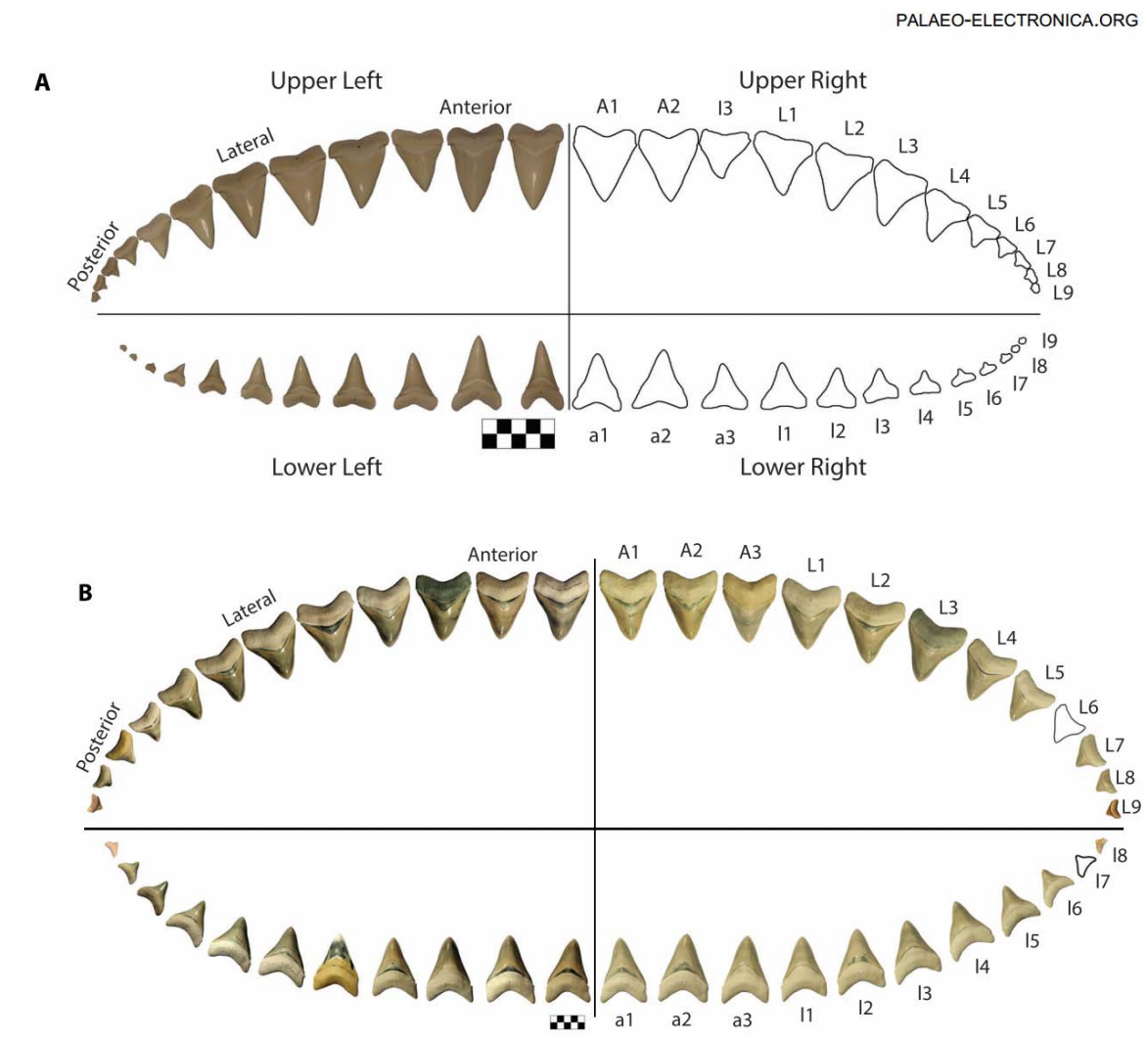
Gottfried et coll. (1996) taille corporelle estimée basée sur la relation entre la dent totale (racine et couronne) hauteur (TH) de la deuxième partie antérieure supérieure (A2; voir la figure 1A pour la terminologie de la dentition) et longueur totale du corps (TL), résultant en une taille adulte maximale de 15,9 m pour O. megalodon.

Gottfried et coll. (1996) ont spéculé sur la TL de O. megalodon à travers l'ontogénie en augmentant la TL et masse corporelle chez les individus existants de Carcharodon carcharias à différents stades ontogénétiques. Pimiento et coll. (2010) l'ont utilisé pour définir trois étapes de vie pour O. megalodon: nouveau-né (TL <4 m), juvénile (TL = 4 à 10,5 m) et adulte (TL> 10,5 m). Shimada (2002a, 2019) a suggéré que les taux de croissance de la couronne et de la racine ne sont pas isométriques et ont plutôt développé une méthode basée sur hauteur de la couronne (CH). Shimada (2002a) a utilisé une régression pour déterminer la relation entre CH et TL pour chaque position de dent chez C. carcharias.

Il a alors été proposé que ces équations puissent être un analogue approprié pour estimer la taille corporelle d'O.megalodon, étant donné que C. carcharias représente le plus grand requin macrophage existant. Toutes les études ultérieures (Pimiento et al., 2010; Pimiento et Balk, 2015; Reolid et Molina, 2015; Trif et coll., 2016; Grant et al., 2017; Razak et Kocsis, 2018; Herraiz et al., 2020) mentionnés ont depuis utilisé

les équations de Shimada (2002a) pour estimer le taille de O. megalodon. Cependant, les élèves de la maternelle à la 12e année appliqué les équations de Shimada (2002a) à une 3D modèle imprimé d'une dentition associée (c.-à-d. plusieurs dents d'un seul individu) d'O. megalodon (UF-VP-311000), résultant en une gamme de corps estimations de longueur de 12 à 45 m pour cette seule individu (Grant et al., 2017). Cela a incité le auteurs de cette étude pour réévaluer le Shimada (2002a) et pour développer la nouvelle méthode décrit ici.

Depuis, Shimada (2019) a également réévalué les équations linéaires originales proposées en 2002 et a examiné de plus près la relation entre CH et TL des positions des dents antérieures à Carcharodon carcharias. Dans cette étude, Shimada a déterminé que une fonction de puissance entraîne une plus grande corrélation entre CH et TL qu'une régression linéaire. De plus, Shimada a déterminé que les dents antérieures supérieures;



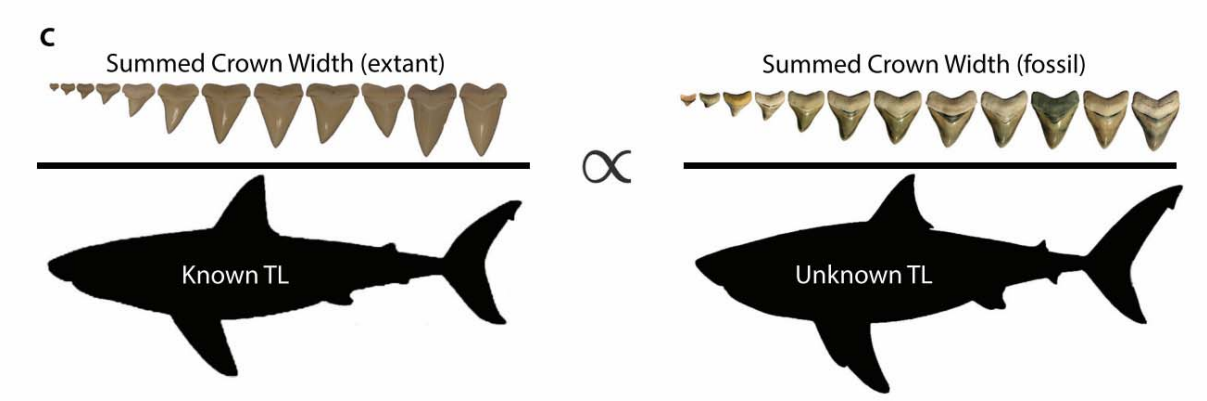


FIGURE 1. Prémisse de la méthode de la largeur de couronne additionnée. (A) Carcharodon carchariasdentition en vue linguale, avec la terminologie applicable. La moitié droite est une illustration de la formule dentaire typique de C. carcharias. La moitié gauche est d'un Femelle de 5,18 m avec une dent postérieure en moins dans la série des dents inférieures (figurée à l'origine dans Hubbell, 1996; figure 5).

La barre d'échelle est égale à 5 cm. (B) La dentition associée connue la plus complète d'Otodus megalodon (CH-31-46P) en vue linguale. La barre d'échelle est égale à 5 cm. (C) La longueur corporelle des taxons fossiles est calculée en supposant que le rapport de la somme de la largeur de la cime à la longueur totale du corps (TL) est proportionnelle aux espèces apparentées inécologiquement et taxonomiquement.

Les proportions de silhouette pour O. megalodon sont basées sur Cooper et al. (2020). A / a = antérieur, I = intermédiaire et L / l = latéral. Les lettres majuscules désignent les dents supérieures et les lettres minuscules désignent les dents inférieures.

ont abouti à des estimations plus fiables que des dents, et que la deuxième partie antérieure supérieure (A2) la position des dents fournit des estimations plus fiables
que la première position de la dent antérieure supérieure (A1). Shimada et coll. (2020) a analysé l'homologie dentaire en lamniformes macrophages basés sur les
"Motif de dent lamnoïde." Dans ce modèle dentaire, les dents antérieures sont toujours les plus hautes (Applegate, 1965; Shimada, 2020). Shimada (2019) a utilisé l'isolement O. megalodon dent avec le plus grand CH dans un collection du musée (NSM PV-19896; CH = 120 mm) pour estimer une taille corporelle maximale, en supposant qu'elle représente la position de la dent A1-A2, résultant en un TL de 14,2 à 15,3 m.

Ces résultats ont des implications claires que application de la méthode Shimada (2002a) à un échantillon des dents isolées pourraient être biaisées par les estimations dérivé de différentes positions de dent. Que ce soit tente d'appliquer le Shimada (2002a) ou Shimada (2019) méthode pour estimer la taille du corps, les deux nécessitent identification, ou au moins approximation, de la dent positions de dents fossiles isolées. Identification de la dent les postes exigent la connaissance des soins dentaires d’un taxon formule, qui définit le nombre total de dents et comment ils sont disposés dans une dentition. Deux des preuves ont été utilisées pour déduire la formule dentaire de la lignée des méga-dents, dont chacune a des avantages et des inconvénients. Requins macrophages existants offrent une source de preuves indirectes, dans lesquelles le la formule dentaire de la lignée mégatooth éteinte est supposé refléter celui des analogues vivants les plus proches (c'est-à-dire le modèle de dent lamnoïde). Les archives fossiles offre la seule preuve directe de la lignée des méga dents, mais se compose principalement de dents isolées (Cappetta, 2012). Rare désarticulé, associé les dentitions représentent la preuve directe la plus holistique disponible pour reconstruire la formule dentaire de la lignée mégatooth éteinte (Uyeno et al., 1989; Purdy et al., 2001; Pimiento et al., 2010; Perez et al., 2019). Par conséquent, toutes les

reconstructions de la la formule dentaire dans la lignée des méga dents représente modèles hypothétiques (Welton et Farish, 1993; Shimada, 2005). Les différents modèles dentaires proposés sont fondamentalement importants pour comprendre biais potentiels dans les estimations de la longueur corporelle lignée mégatooth. Modèles dentaires proposés pour le la lignée des méga dents est intrinsèquement liée à leur affectation taxonomique.

Taxonomie des requins mégatooth

La taxonomie d'Otodus megalodon a changé fréquemment et même maintenant, un consensus complet n'a pas été atteint. Otodus megalodon a été attribué à l'origine au genre Carcharodon, sous l'hypothèse qu'il était lié à Carcharodon carcharias, et a été placé dans le famille Lamnidae (Agassiz, 1833-1844; Applegate et Espinosa-Arrubarrena, 1996; Gottfried et coll., 1996; Purdy, 1996; Purdy et al., 2001). Autre les chercheurs ont proposé que O. megalodon a évolué comme une lignée distincte dérivée d'Otodus obliquus, en le plaçant dans la famille des Otodontidae (Casier, 1960; Glickman, 1964; Zhelezko et Kozlov, 1999; Ward et Bonavia, 2001; Nyberg et al., 2006; Cappetta, 2012; Ehret et al., 2012; Shimada et al., 2017; Perez et al., 2019).

Trois autres noms génériques avaient été proposés: Carcharocles (Jordan et Hannibal, 1923), Procarcharodon (Casier, 1960) et Megaselachus (Glickman, 1964). Par conséquent, de nombreux chercheurs ont commencé à utiliser le genre Carcharocles, étant donné qu'il avait préséance sur Procarcharodon et Megaselachus, pour décrire tous les taxons dentelés la lignée des méga dents (c.-à-d., C. auriculatus, C. angustidens, C. chubutensis et C. megalodon). La présence de dentelures représente un caractère pratique et facilement reconnaissable pour délimiter O. obliquus de ses descendants; cependant, Cappetta (2012) a soutenu que les dentelures étaient pas un caractère suffisant pour justifier une genre et a plutôt utilisé Otodus pour toute la lignée. Comme un peu un compromis, Cappetta (2012) ont proposé l'utilisation de Carcharocles et Megaselachus comme sous-genres pour décrire dentelé taxons au sein de la lignée des méga dents. Shimada et coll. (2017) ont également plaidé en faveur de l'utilisation d'Otodus pour la toute la lignée mégatooth pour atteindre la monophylie, sous l'hypothèse que Parotodus et Megalolamna étaient des taxons soeurs d'Otodus au sein de la famille Otodontidae. Cependant, Shimada et al. (2017) a reconnu que cela déplace la question de la paraphyie vers l'ancêtre de O. obliquus, Cretalamna, et que les taxons paraphylétiques sont inévitables lorsque tentant de placer des taxons linnéens sur un arbre phylogénétique. Kent (2018) a noté que le débat entre l'utilisation de Carcharoclesversus Otodushinges sur si la lignée a évolué par cladogenèse contre l'anagenèse et a fait valoir que le fossile l'enregistrement des requins méga dents n'est peut-être pas suffisant détaillé pour démontrer l'anagenèse. Si le la lignée des méga-dents a évolué à travers une série de événements de ramification rapide (c.-à-d. cladogenèse) ou grâce à la lente accumulation de mutations sur temps (c.-à-d. anagenèse) est quelque peu hors de propos cette étude. Pour l'instant, nous adopterons l'utilisation populaire d'Otodus pour décrire les requins méga dents comme un lignée chronospécifique. Au contraire, ce qui est pertinent est

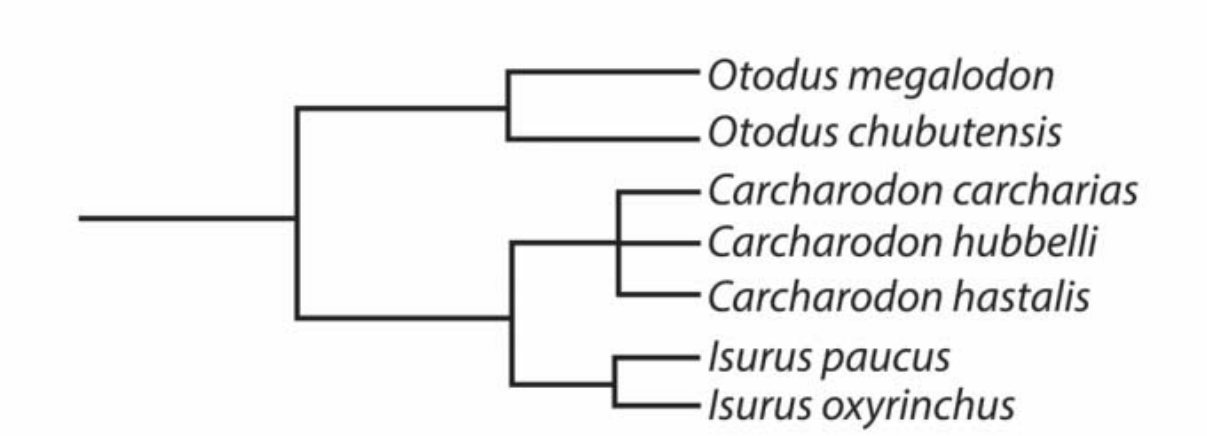


FIGURE 2. Phylogeny of macrophagous lamniforms included in this study, showing the relationship between the family Otodontidae (*O. megalodon* and *O. chubutensis*) and the family Lamnidae (*C. carcharias*, *C. hubbelli*, *C. hastalis*, *I. paucus*, and *I. oxyrinchus*).

que nous convenons que O. megalodon a évolué à partir de O. obliquus et représente une lignée distincte de celle de C. carcharias (figure 2).

La formule dentaire Megatooth

Les requins lamniformes présentent généralement une hétérodontie connue sous le nom de «motif de dent lamnoïde», qui comprend à la fois une hétérodontie monognathique et dignathique (Shimada, 2002b; Shimada et al., 2020).

Dans lamniformes macrophages, monognathiques supérieurs l'hétérodontie est généralement caractérisée par deux rangées des dents antérieures de chaque côté de la symphyse de la mâchoire, suivie d'une ou plusieurs dents intermédiaires rangées et une série de dents latérales. L'antérieur les dents sont verticalement dressées et représentent généralement les dents les plus hautes de la dentition.

L'intermédiaire les dents sont nettement plus petites, interrompant le schéma général des dents les plus hautes étant des positions mésiales et les plus petites dents étant des positions distales, par rapport à la symphyse de la mâchoire. Shimada (2002b) référé aux trois premières positions de dent (c'est-à-dire A1, A2 et I1) comme «rangées de dents d'index» pour identifier les homologies.

Cependant, il est possible qu'un requin modifier leur dentition en perdant ou en gagnant un rangée de dents. En outre, il existe une variabilité intraspécifique dans le modèle de dent lamnoïde (Hubbell, 1996). Applegate et Espinosa-Arrubarrena (1996; figure 1a) représentée C. carcharias avec 46 dents dans son série fonctionnelle.

Dans ce modèle, une moitié complète de la dentition a une série de dents supérieures avec deux antérieur, un intermédiaire, cinq latéraux et quatre dents postérieures et une série de dents inférieures avec trois dents antérieures, cinq latérales et trois postérieures.

Dans Shimada (2002a; figure 1), Carcharodon carcharias a une série fonctionnelle composée de 50 dents.

Dans ce modèle, une moitié complète de la dentition a une série de dents supérieures avec deux dents antérieures, une intermédiaire et 10 dents latéro-postérieures et une série de dents avec deux antérieures, une intermédiaire, et neuf dents latéro-postérieures. Basé sur dentitions observées par les auteurs de cette étude, nous supposons que la formule dentaire typique pour C. carcharias est entre les deux modèles, avec 48 dents dans la première série fonctionnelle (figure 1A).

Shimada (2005) a défini un spectre d'états de conservation pour les dents de requin fossiles, allant de dents isolées communes aux dentitions associées rares. Les ensembles de dents isolés (c'est-à-dire les dentitions composites ou artificielles) sont constitués de dents provenant de plusieurs individus du même taxon et représentent un modèle dentaire entièrement fabriqué. Ensembles de dents associés (c.-à-d. Dentitions associées) représentent plusieurs dents appartenant à un même individu, que l'on retrouve soit dans l'articulation, soit désarticulé. Les dentitions articulées offrent un véritable modèle dentaire.

Les dentitions désarticulées nécessitent inférences pour remonter le vrai modèle dentaire mais fournir un contexte pour faire ces inférences. Six dentitions désarticulées et associées d'O.chubutensis et O. megalodon ont été référencés dans la littérature évaluée par des pairs (Uyeno et al.,1989; Purdy et al., 2001; Pimiento et al., 2010; Grant et al., 2017; Perez et al., 2019). À ce jour, on a signalé une vérification articulée, associée dentition de O. chubutensis ou O. megalodon.

Applegate et Espinosa-Arrubarrena (1996) créé des dentitions artificielles d'Otodus / Carcharodon en utilisant des ensembles de dents isolés, dans lesquels ils ont proposé un formule dentaire pourO. mégalodon composé de 58 dents dans la série fonctionnelle. Dans ce modèle, une moitié complète de la dentition se composait d'une tige série fonctionnelle avec deux dents antérieures, une intermédiaire, sept latérales et quatre postérieures et une série fonctionnelle inférieure avec trois dents antérieures, huit latérales et quatre postérieures. Purdy et al. (2001) figuré des reconstructions partielles de deux désarticulés, dentitions associées d'Otodus chubutensis (USNM 411881 et USNM 299832) et une dentition associée désarticulée d'Otodus megalodon (NCSM 13073) de la mine Lee Creek à Aurora, Caroline du Nord.

Ces reconstructions toutes inclus un intermédiaire supérieur orienté médialement dent, basée sur une relation évolutive supposée avecCarcharodon carcharias. Pimiento et coll. (2010; figure S1) a fourni un modèle dentaire pour Otodus megalodon composé de 46 dents dans sa série fonctionnelle, avec un la moitié de la dentition comprend une série fonctionnelle supérieure avec trois dents antérieures et neuf dents latéro-postérieures et une série fonctionnelle inférieure avec trois dents antérieures et huit latéro-postérieures. Cette était le premier modèle dentaire pour Otodus megalodon qui manquait de positions de dent intermédiaires. Il est on ne sait pas si la position A3 de la dent dans O. megalodon doit être considérée comme une dent intermédiaire, mais les proportions ne sont certainement pas analogues à I1 inC. carcharias (figure 1). Pimiento et coll. (2010) a déclaré que ce modèle dentaire a été adapté de Gottfried et coll. (1996), qui fait vraisemblablement référence à la dentition artificielle composite d'O. Megalodon sur exposition au Calvert Marine Museum (voir Gottfried et al., 1996; figure 1B). Gottfried et coll. (1996) ont déclaré que la dentition O. megalodon figurée avait été moulée à partir de la dentition originale en composite Smithsonian «… avant la découverte de importants ensembles de dents naturelles à la mine Lee Creek, Caroline du Nord et en Floride qui aident à clarifier la disposition des dents chez C. megalodon. »

Le modèle dentaire d'Otodus megalodon en Pimiento et coll. (2010; figure S1) est à l'origine, au moins en partie, à partir de reconstructions dentaires basées sur le les dentitions associées aux fossiles que Gottfried et al. (1996) y avait fait allusion. Pimiento et coll. (2010; tableaux S1 et S2) désignent ces spécimens comme «ensemble dentaire juvénile associé au mégalodon de Carcharocles» et «mégalodon de Carcharocles adulte associé dent "et hauteur de couronne rapportée (CH) et mesures de la largeur de la couronne (CW) pour chaque dent positionner. L'individu juvénile a été récupéré par L. Martin et G. Hubbell en 1995 de l'os Région de la vallée en Floride (ci-après dénommée CH-31-46P, figure 1B), et l'individu adulte était récupéré par A. Felt en 1996 dans le ruisseau Lee Mine en Caroline du Nord (ci-après dénommée UFVP-311000). Les deux dentitions associées désarticulées ont été à l'origine reconstruites par G. Hubbell. Des images de CH-31-46P peuvent être trouvées sur www.elasmo.com (Bourdon, 2005; Razak et Kocsis, 2018), et un modèle 3D d'UF-VP-311000 est figuré dans Grant et al. (2017; figure 1). L'os La dentition de la vallée (CH-31-46P) a été référencée dans des expositions au Florida Museum, Smithsonian Musée national d'histoire naturelle et Western Musée australien. Pimiento et coll. Pimiento et coll. (2010; figure 4) a utilisé le Rapport CH: CW dans ces dentitions associées à positions approximatives des dents isolées de O. megalodon de la formation de Gatun. Quelques dents ont été assignés à une position de dent exacte, tandis que d'autres ont reçu une gamme de positions de dents potentielles.

Pimiento et coll. (2010) ont ensuite utilisé ces positions des dents pour estimer la taille corporelle avec les équations rapporté par Shimada (2002a) et a déterminé que
la Formation de Gatun représentait une paléo-pépinière pour O. megalodon. Pimiento et Balk (2015) a répété ce processus pour analyser les tendances macro-évolutives spatiales et temporelles de la taille corporelle chez O. megalodon. Cette méthode s'est depuis propagée dans de nombreuses études sur O. megalodon (Reolid et Molina, 2015; Trif et al., 2016; Grant et coll., 2017; Razak et Kocsis, 2018; Herraiz et coll., 2020).

Étant donné que les dentitions associées aux fossiles étaient influent dans la prédiction de la formule dentaire d'Otodus megalodon, il semble logique que nous devrions tester l'exactitude des estimations de la longueur du corps en utilisant ces dentitions associées comme modèles hypothétiques. De plus, les résultats préliminaires rapportés dans Grant et Al. (2017) ont indiqué que le Shimada (2002a).

La méthode aboutit à des estimations de la longueur du corps très variables. À ce titre, cette étude analyse la variabilité des estimations de la longueur du corps en appliquant les modèle proposé par Pimiento et al. (2010) à fossile dentitions associées. De plus, une nouvelle méthode pour estimer la TL est proposée sur la base de cette maquette.

Estimation de la longueur du corps en utilisant la largeur de la mâchoire Méthodes d'estimation de la longueur corporelle basée sur TH, CH et CW suivent tous une rationalisation similaire que les dents poussent proportionnellement avec tout le corps longueur. Reolid et Molina (2015; figure 4) ont comparé la relation linéaire entre différents mesures de la couronne dans la deuxième partie antérieure supérieure position de la dent (A2) et longueur totale du corps (TL) en Carcharodon carcharias, rapportant une plus grande corrélation pour CH que CW (r = 0,92 pour CH et r = 0,53 pour CW). Cependant, après avoir recalculé le Pearson coefficient de corrélation (r) du Reolid et Jeu de données Molina (2015), la corrélation doit être r = 0,77 pour CW (n = 58) et r = 0,93 pour CH (n = 85).

Bien que cela indique toujours que CH est un meilleur prédicteur de la longueur corporelle que CW, il ne prend pas en compte autres positions de dent ou largeur de couronne additionnée (SCW) des dents associées comme proxy pour le corps longueur. De plus, il y a eu des incohérences dans la littérature concernant la nomenclature de la position des dents. Hubbell (1996) a désigné les deux premières dents antérieures de C. carcharias comme A2 et A3, en raison d'un hypothèse d'Applegate et Espinosa-Arrubarrena (1996) selon laquelle

C. carcharias avait perdu un rangée de dents au cours de son évolution. Par conséquent, Reolid et Molina (2015) ont inclus des données de Hubbell (1996) qui se réfère en fait à la position de la dent A1 et combiné avec les données d'autres études sur la dent position A2.
Lowry et coll. (2009) ont étudié la relation entre la circonférence de la mâchoire et la longueur totale du corps chez 14 espèces de requins, comme moyen d'estimer le corps taille des marques de morsure de requin. Cette méthode médico-légale permet aux chercheurs d'estimer la taille corporelle de les individus impliqués dans des attaques de requins. Lowry et coll.

TABLE 1. Specimen data for fossil material included in this study.

Specimen ID	Location	Lithostratigraphy	Geologic Age	Nature of Specimen
Otodus megalodon				
UF-VP-311000	North Carolina, USA	Yorktown Fm	Pliocene	37 associated teeth
GHC 1	Atacama Desert, Chile	Bahía Inglesa Fm	Miocene	92 associated teeth
CH-31-46P	Florida, USA	Bone Valley Fm	Miocene	95 associated teeth
UF-VP-460000	Atacama Desert, Chile	Bahía Inglesa Fm	Miocene	43 associated teeth
GHC 6	South Carolina, USA	Hawthorn Group	Miocene	1 isolated tooth
Otodus chubutensis				
USNM 411881	North Carolina, USA	Pungo River Fm	Miocene	106 associated teeth
USNM 299832	North Carolina, USA	Pungo River Fm	Miocene	32 associated teeth
GHC 3	Ica, Peru	Caballos Fm	Miocene	65 associated teeth
UF-VP-312864	Ica, Peru	Caballos Fm	Miocene	53 associated teeth
Carcharodon carcharias				
GHC 4	Sacaco, Peru	Pisco Fm	Mio-Pliocene	65 associated teeth
Carcharodon hubbelli				
UF-VP-226255	Sacaco, Peru	Pisco Fm	Miocene	Articulated skeleton: 222 teeth, 45 centra
Carcharodon hastalis				
GHC 5	Sacaco, Peru	Pisco Fm	Mio-Pliocene	165 associated teeth

(2009) ont utilisé une métrique appelée l'interdental distance (IDD), qui est mesurée comme la distance entre le sommet de la couronne de deux dents voisines, comme un proxy pour la circonférence de la mâchoire. Une régression linéaire de l'IDD par rapport à la TL pour C. carcharias a abouti à un R2 = 0,98 pour la mâchoire supérieure et R2 = 0,97 pour le mâchoire inférieure. Siversson (2012) a d'abord souligné la potentiel d'application de cette méthode pour estimer le corps taille dans les taxons fossiles, en particulier le lamniforme du Crétacé éteint Cardabiodon ricki. Newbrey et coll. (2015) ont appliqué la méthode de la circonférence de la mâchoire à une dentition associée partiellement articulée de C. ricki, résultant en une estimation de la longueur du corps de 5,5 m. Cette la méthode a une solide prémisse fondamentale mais n'offre pas de moyen de tenir compte des dents manquantes dentitions fossiles et nécessite des hypothèses concernant l'espacement interdentaire.

Cette étude présente une nouvelle méthode d'estimation de la taille corporelle chez les requins lamniformes fossiles qui s'appuie sur le concept selon lequel la circonférence de la mâchoire est proportionnel à la longueur totale du corps. Telle que, le sommation de la largeur de couronne (SCW) dans la fonction la série est limitée par la taille de la mâchoire. Basé sur un concept mathématique simple appelé la règle de trois, cette méthode suppose une proportionnalité directe entre le rapport SCW / TL dans les et les taxons fossiles (figure 1C). Ici, nous appliquons ceci méthode aux dentitions associées aux fossiles à partir de cinq espèces lamniformes macrophages au sein des familles Otodontidae et Lamnidae: Otodus megalodon, Otodus chubutensis, Carcharodon carcharias, Carcharodon hubbelli et Carcharodon hastalis.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Dentitions modernes et fossiles Les données ont été collectées à partir de la première série dans 11 dentitions associées aux fossiles de requins lamniformes (tableau 1) et 19 lamniformes modernes dentitions (tableau 2). Ces spécimens sont déposés au Florida Museum (UF-VP), Gordon Hubbell Collection (GHC) et le National Museum of Histoire naturelle de la Smithsonian Institution (USNM). Les spécimens dans le GHC sont progressivement en cours d'acquisition dans la collection de paléontologie des vertébrés du Florida Museum et restera accessible pour la recherche tout au long du processus.

Les informations sur la provenance de ces spécimens étaient dérivé de la base de données des collections de chaque musée et / ou communication personnelle avec le musée responsable des collections respectives (c.-à-d., R. Hulbert, G. Hubbell et D. Bohaska).

Quatre dentitions associées et une seule dent isolée d'Otodus megalodon ont été incluses dans cette étude. UF-VP-311000 se compose de 37 dents (22 de la première série fonctionnelle) collectées par A. Felt en 1996 au sein de la mine de phosphate Nutrien Corp (communément appelée mine Lee Creek) à Aurora, Caroline du Nord (figure 3A). Fichiers 3D d'UF

TABLE 2. Specimen data for 19 modern dentitions. SCW = summed crown width. TL = total body length. Measurements are separated for the different regions preserved: upper left (UL), upper right (UR), lower left (LL), and lower right (LR).

Specimen ID	Location	Sex	SCW (mm)				TL (cm)
			UL	UR	LL	LR	
Carcharodon carcharias							
SOP020105018.011	Unknown	M	152.99	-	98.39	-	237
F7687	Albany, Australia	F	319.99	-	195.3	-	518
C41185	Ponce de Leon Inlet, FL	F	191.21	195.1	131.95	129.11	281
R92185	Pointe Vicente, CA	F	370.35	355.8	224.9	234.85	536
L11685	Anacapa Island, CA	F	361.34	363.78	231.5	231.46	563
SP1394	St. Petersburg, FL	M	337.47	344.3	223.96	226.9	474
F102281	Albany, Australia	F	152.48	170.82	107.27	109.77	244
Car206	Los Angeles, CA	M	84.66	79.94	55.99	55.27	124
RC112885	Los Angeles, CA	F	115.04	113.89	82.23	79.68	170
H5384	Ledge Point, Australia	F	323.76	320.52	193.48	197.19	594
H10886	Key Largo, FL	M	274.32	277.66	186.02	183.56	503
Hubbell (1996, fig. 2)	Unknown	M	-	291.72	-	190.45	440
Hubbell (1996, fig. 4)	Unknown	?	-	218.35	-	136.67	366
Hubbell (1996, fig. 5)	Unknown	F	-	316.509	-	191.89	518
Hubbell (1996, fig. 6)	Unknown	M	-	298.15	-	182.83	488
H8993	Bunbury, Australia	M	-	311.73	-	189.36	518
GHC 7	Unknown	M	-	314.78	-	195.92	520
Isurus oxyrinchus							
GHC 8	San Nicol's Island, CA	F	187.24	182.11	155.15	157.7	320
Isurus paucus							
GHC 9	Pompano Beach, FL	F	238.48	249.82	215.9	207.32	488

VP-311000 sont disponibles gratuitement sur MorphoSource.org. GHC 1 se compose de 92 dents (36 de la première série fonctionnelle) trouvée par M. Marinelarena en 2003 dans la région minière de phosphate de le désert d'Atacama au nord du Chili (figure 3B). CH-31-46P se compose de 95 dents (44 dents du première série fonctionnelle) trouvée par L. Martin et G. Hubbell en 1995 au sein des Four Corners phosphate mine dans le comté de Polk, en Floride (figures 1B et 3C).

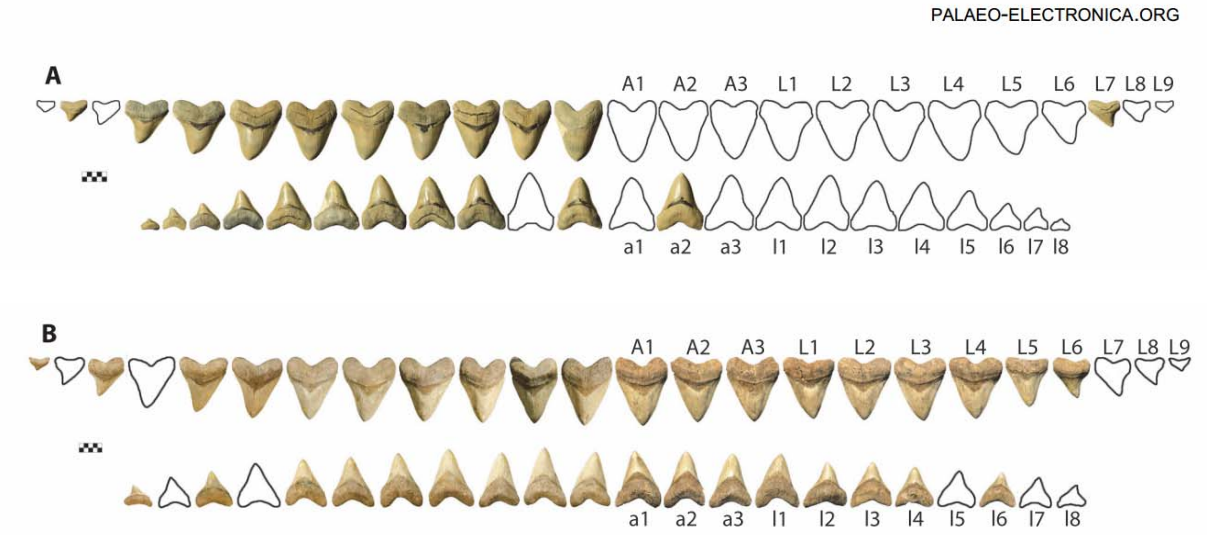
L'échantillon physique réside dans le GHC; bien que des reproductions puissent être achetées auprès de Clones osseux sous le code CH-31-46P (nous utilisons ceci comme identifiant temporaire jusqu'à ce que l'échantillon soit attribué un identifiant globalement unique). UF-VP-460000 se compose de 43 dents (30 de la première série fonctionnelle) trouvées par J. Arias en 2003 dans le région minière de phosphate du désert d'Atacama en nord du Chili (Figure 3D). GHC 6 représente le plus grande dent isolée d'O. megalodon connue les auteurs de cette étude (TH = 165 mm, CH = 122 mm, CW = 133 mm). Ce spécimen a été trouvé par V. Bertucci en plongée dans la rivière Morgan au sud Caroline.

Quatre dentitions associées d'Otodus chubutensis ont été inclus dans cette étude. USNM 411881 se compose de 106 dents (38 de la première série fonctionnelle) trouvées par P. Harmatuk en 1986 dans la mine de phosphate Nutrien Corp à Aurora, Nord Carolina (figure 4A). USNM 299832 se compose de 32 dents (20 de la première série fonctionnelle) trouvées par P. Harmatuk en 1981 dans la mine de phosphate Nutrien Corp à Aurora, Caroline du Nord (figure 4B).

GHC 3 se compose de 65 dents (31 de la première série fonctionnelle) trouvées par G.Hubbell en 1993 sur le rive ouest de la rivière Ica au Pérou (figure 4C).

UF-VP-312864 se compose de 53 dents (35 de la première série fonctionnelle) collectées en 2002 auprès de Rivière Ica au Pérou (Figure 4D).

Trois dentitions associées de Carcharodon spp. ont été inclus dans cette étude, tous de Sacaco, Pérou. GHC 4 est une dentition de C. carcharias composée de 65 dents associées (32 à partir de la première série) collectées par C. Martin en 1988 (figure 5A).



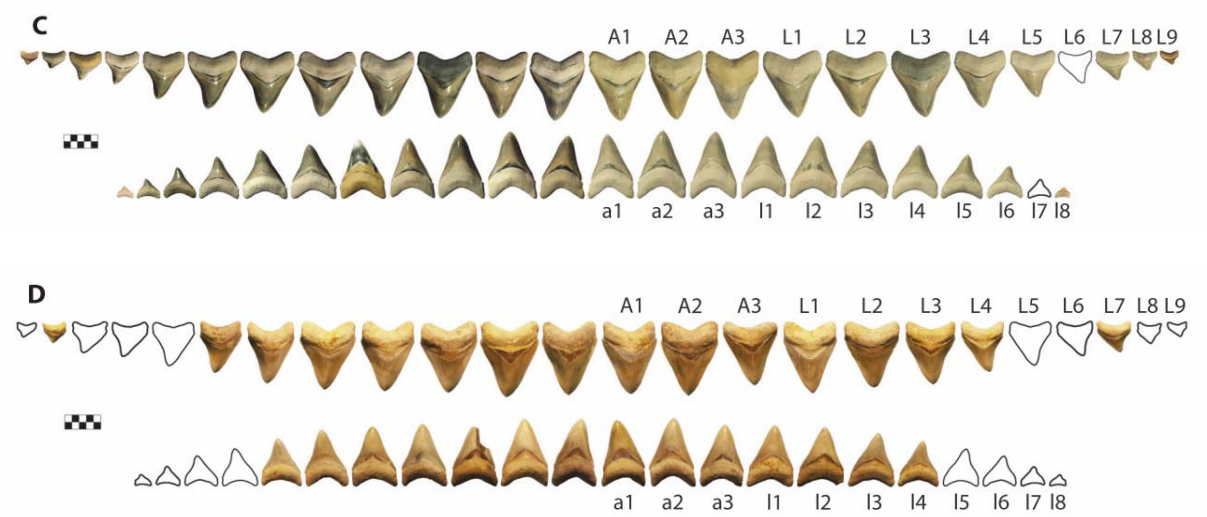


FIGURE 3: Dentitions associées d'Otodus megalodon en vue linguale. (A) UF-VP-311000; (B) GHC 1; (C) CH-31-46P; et (D) UF-VP-460000. Les barres d'échelle sont égales à 5 cm.

GHC 5 est une dentition de C. hastalis composée de 165 dents (40 de la première série fonctionnelle) collectées par C. Martin en 1988 (figure 5B). UF-VP-226255 est un squelette partiellement articulé de C. hubbelliconsisting de 222 dents, 45 centra, et des parties de la arc mandibulaire cartilagineux et neurocrâne (voir Ehret et al., 2009, 2012).

À ce jour, pas de dentitions complètement articulées O. megalodon ni O. chubutensis ont été signalé. Par conséquent, les reconstructions des dentitions fossiles représentent des modèles hypothétiques qui ne peut être vérifiée que par la découverte de dentitions entièrement articulées de chaque espèce analysée. Comme tel, les modèles dentaires utilisés reflètent un hypothèse fondamentale pour la longueur du corps méthode décrite dans cette étude.

Parmi les 19 dentitions lamniformes modernes, les mesures ont été enregistrées à partir de 17 individus de Carcharodon carcharias, un Isurus oxyrinchus individu et un individu Isurus paucus. Tout les spécimens modernes proviennent de la collection GHC. Spécimens physiquement disponibles ont été mesurés à l'aide d'un pied à coulisse, alors que les spécimens figurant dans Hubbell (1996) ont été mesuré numériquement en utilisant ImageJ. Voir le tableau 2 pour informations supplémentaires sur les échantillons. Mesures dentaires Largeur de couronne (CW) et hauteur de couronne (CH) ont été mesurés pour chaque position de dent dans le 19 dentitions modernes (annexes 1 et 2) et 11 dentitions fossiles (annexes 3 et 4).

CW est défini comme un segment de ligne entre la racine de la couronne contact sur les arêtes de coupe mésiale et distale. CH est défini comme un segment de ligne perpendiculaire à partir du sommet de la couronne au segment de ligne CW. Pour neuf des 19 analogues modernes, les auteurs VJP et RML ont mesuré indépendamment CH et CW. Ces mesures ont été utilisés pour déterminer le degré de variation l'estimation finale de la longueur du corps pourrait être attribuée à erreur de mesure humaine.

Les dentitions ont été segmentées en quatre régions (en haut à gauche, en haut à droite, en bas à gauche et en bas à droite).

La largeur totale de la couronne a été mesurée pour chaque région des dentitions. La largeur de couronne additionnée de toutes les dents présentes dans la dentition est appelée SCWms. Pour tenir compte des dents manquantes dans le fossile dentitions, les facteurs de

correction (CF) ont été déterminés en calculant le pourcentage du total additionné largeur attribuable à chaque position de dent dans les dentitions modernes et fossiles (Figure 6 et Annexe 5).

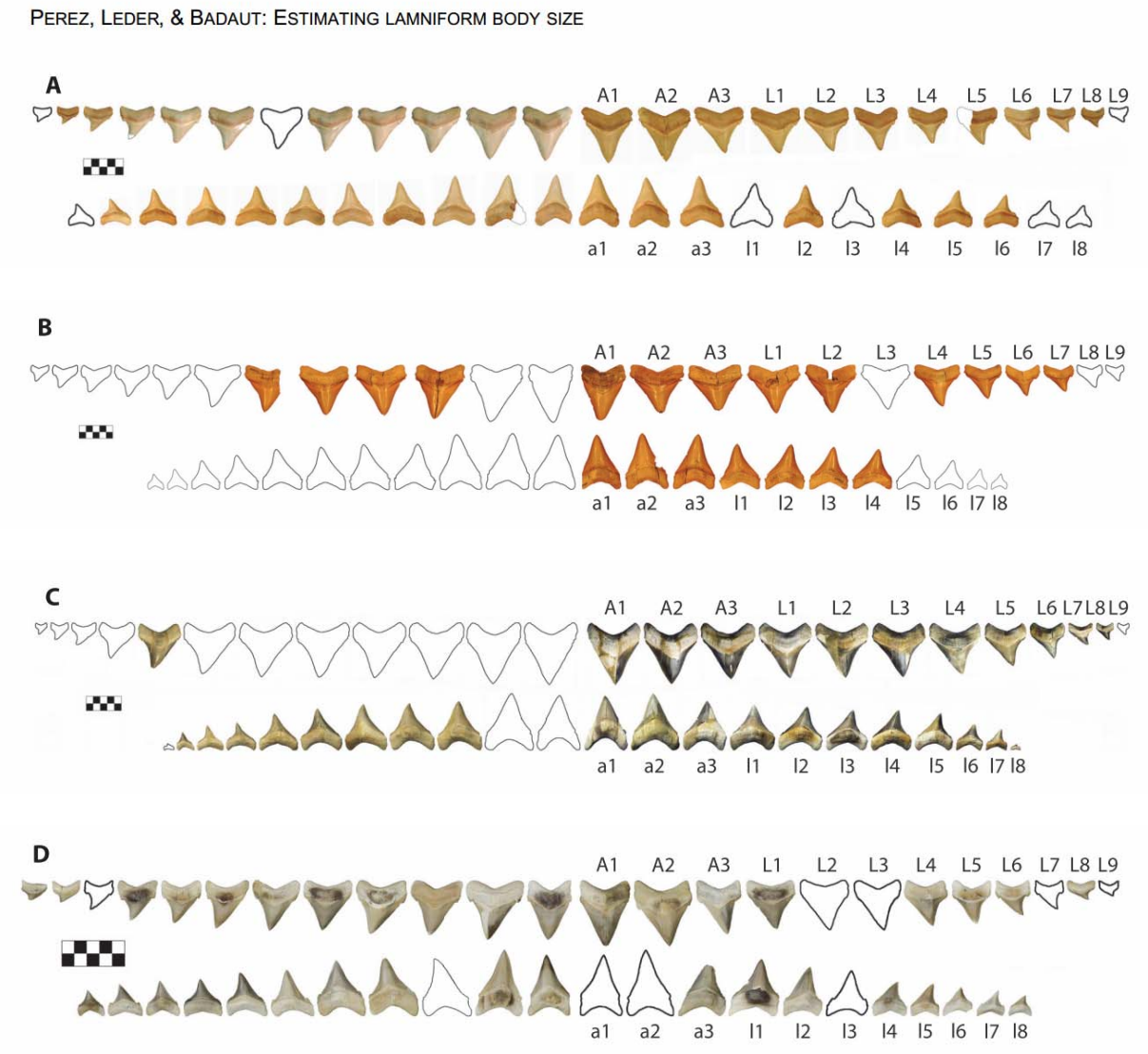


FIGURE 4: Dentitions associées d'Otodus chubutensis en vue linguale. (A) USNM 411881 (adapté de Perez et al., 2019; figue. 5); (B) USNM 299832; (C) GHC 3; et (D) UF-VP-312864. Les barres d'échelle sont égales à 5 cm.

Le pourcentage moyen pour chaque position de dent de Carcharodon carcharias moderne a été appliqué comme facteur de correction pour estimer la largeur des manquants dents dans les dentitions fossiles de Carcharodon spp.

Dents manquantes chez Otodus spp. les dentitions étaient corrigés en utilisant les pourcentages de la dentition fossile Otodus la plus complète et comparable (annexe 5). Largeur de couronne additionnée corrigée (SCWc) est calculé pour tenir compte des dents manquantes en divisant la largeur de couronne additionnée mesurée (SCW ms) par un moins la somme de tous les facteurs de correction (équation 1).

Largeur de couronne sommée, mesurée et corrigée, sont fournis dans le tableau 3 pour toutes les dentitions fossiles.

$$SCW_c = \frac{SCW_{ms}}{[1 - \sum(CF)]} \qquad \textbf{Eq. 1}$$

Estimation de la longueur du corps Les estimations de la longueur corporelle ont été calculées sous une hypothèse de base selon laquelle les ratios de la somme des

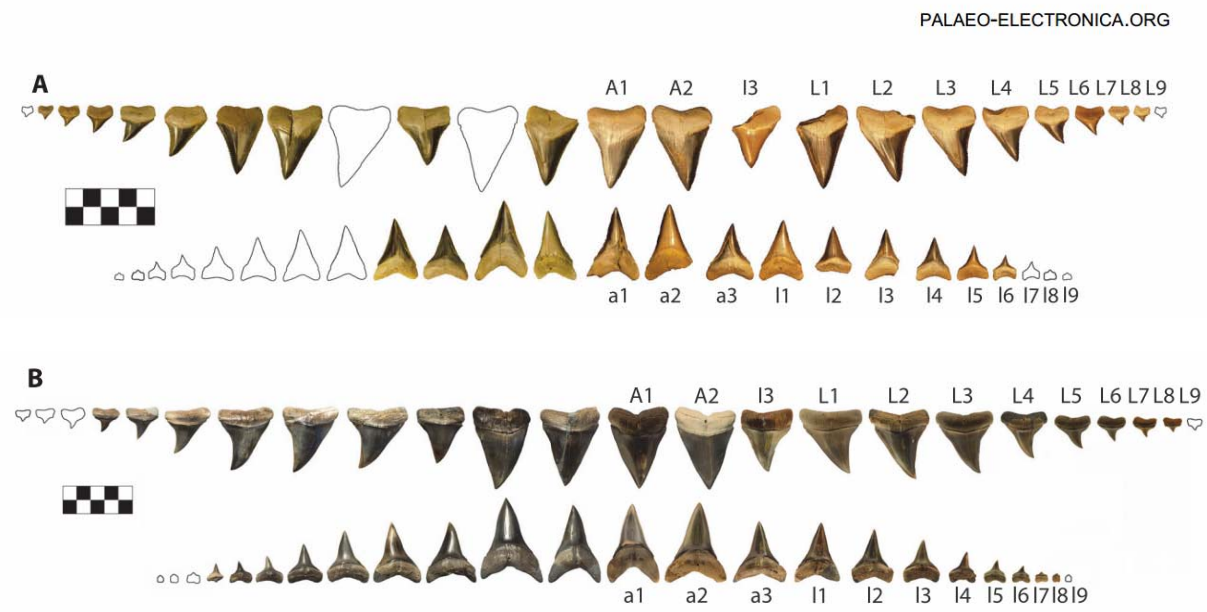


FIGURE 5. Dentitions associées de Carcharodon spp. en vue linguale. (A) Carcharodon carcharias, GHC 4. (B) Carcharodon hastalis, GHC 5. Les barres d'échelle sont égales à 5 cm. Voir Ehret et al. (2009) pour des images du Carcharodon hubbelli dentition, UF-VP-226255.

la largeur de la couronne (SCW) à la longueur du corps (TL) sont proportionnelles en termes de taxonomie et d'écologie espèces (Eq 2). La règle des trois méthodes suppose proportionnalité directe entre le rapport de la somme largeur de la couronne (a = SCWm) à la longueur du corps (b = TLm) dans les taxons modernes (par exemple, C. carcharias, I. oxyrinchus, et I. paucus) et le rapport de la couronne sommée largeur (c = SCWf) à la longueur du corps (x = TLf) en fossile taxons (par exemple, O. megalodon, O. chubutensis, C. carcharias, C. hubbelli et C. hastalis). Tel que,

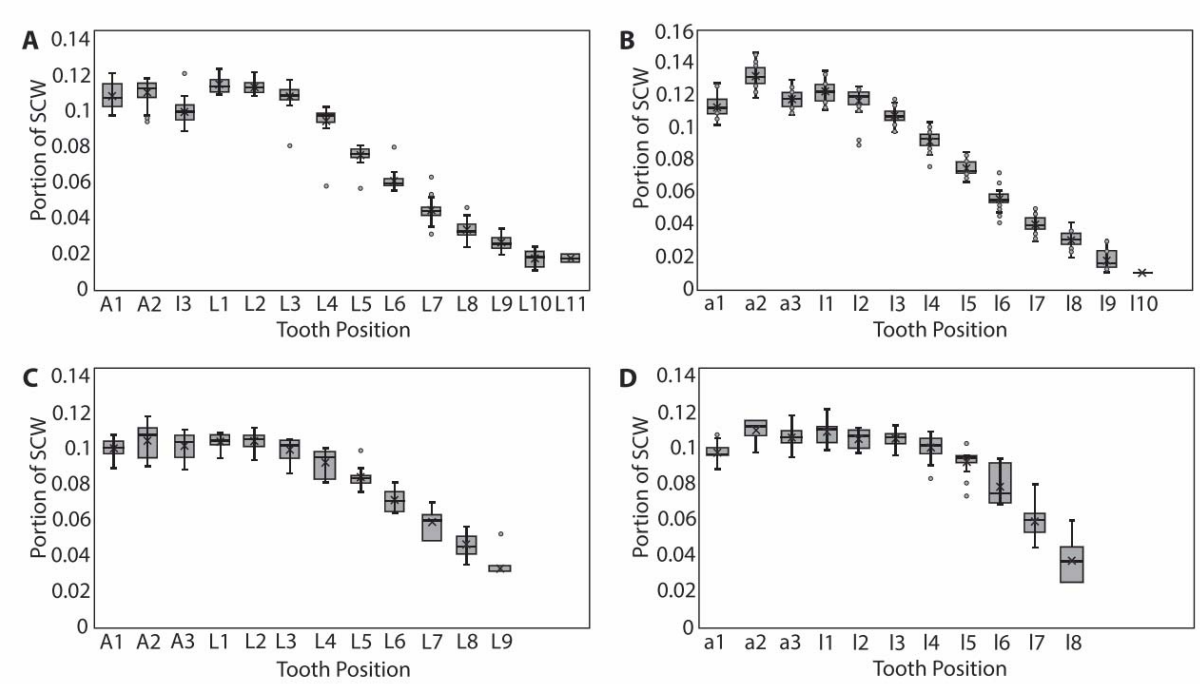


FIGURE 6. Portion de la largeur de couronne additionnée (SCW) pour chaque position de dent. (A-B) Proportions de 10 modernes Carcharodon carchariasdentitions. (C-D) Proportions des huit dentitions fossiles associées à Otodus, après application des facteurs de correction. (A, C) supérieur et (B, D) inférieur. Les facteurs de correction ont été dérivés de ces proportions (voir Annexe 5).

TABLEAU 3: Estimations de la longueur du corps à partir de 11 dentitions fossiles d'Otodus et de Carcharodon. Largeur de couronne sommée mesurée (SCWms) et corrigée (SCWc), et la longueur totale du corps (TL). * indique la meilleure estimation. UL = supérieur gauche, UR = supérieur à droite, LL = en bas à gauche et LR = en bas à droite.

Catalog #	Position	SCW_{ms} (mm)	SCW_c (mm)	TL Range (m)	TL Mean (m)
Otodus megalodon					
GHC 6	L1-L2	133	1266.7 – 1303.9	17.4 – 24.2	***20.3**
UF-VP-311000	UL	1055.5	1093.7	15.1 – 20.3	***17.3**
	LL	852.4	852.4	17.6 – 26.2	20.8
GHC 1	UL	951.5	1095.0	15.1 – 20.3	***17.3**
	UR	947.3	1122.4	15.5 – 20.8	17.7
	LL	689.0	811.5	16.8 – 24.9	19.8
	LR	550.4	781.8	16.2 – 24.0	19.1
CH-31-46P	UL	783.5	783.5	10.8 – 14.5	***12.4**
	UR	739.5	790.9	10.9 – 14.7	12.5
	LL	612.2	612.2	12.7 – 18.8	15.0
	LR	579.2	611.6	12.6 – 18.8	14.9
UF-VP-460000	UL	519.6	681.9	9.4 – 12.6	10.8
	UR	533.5	685.7	9.4 – 12.7	***10.9**
	LL	400.7	540.8	11.2 – 16.6	13.2
	LR	404.8	546.3	11.3 – 16.8	13.3
Otodus chubutensis					
USNM 299832	UL	215.4	679.5	9.4 – 12.6	10.7
	UR	576.3	696.9	9.6 – 12.9	***11.0**
	LR	400.4	530.3	11.0 – 16.3	13.0
GHC 3	UL	60.1	707.1	9.7 – 13.1	11.2
	UR	668.6	690.7	9.5 – 12.8	***10.9**
	LL	379.2	497.0	10.3 – 15.3	12.1
	LR	542.7	542.7	11.2 – 16.7	13.3
USNM 411881	UL	491.5	569.5	7.8 – 10.6	***9.0**
	UR	482.7	546.7	7.5 – 10.1	8.6
	LL	389.3	453.2	9.4 – 13.9	11.1
	LR	300.4	429.1	8.9 – 13.2	10.5

$$\frac{a}{b} = \frac{c}{x} \Rightarrow \frac{SCW_m}{TL_m} = \frac{SCW_f}{TL_f} \qquad \textbf{Eq. 2}$$

il y a quatre variables, dont trois peuvent être mesuré (a, b et c) et le quatrième résolu pour (X): Les estimations de la longueur corporelle ont été calculées en utilisant trois espèces lamniformes existantes comme analogues: C. carcharias (n = 17), Isurus oxyrinchus (n = 1), et Isurus paucus (n = 1). Estimations de la longueur du corps dérivé de différents faits saillants analogues modernes

TABLE 3 (continued).

Catalog #	Position	SCW_{ms} (mm)	SCW_c (mm)	TL Range (m)	TL Mean (m)
UF-VP-312864	UL	357.9	376.3	5.2 – 7.0	***5.9**
	UR	269.1	379.5	5.2 – 7.0	6.0
	LL	299.0	336.0	6.9 – 10.3	8.2
	LR	174.3	305.3	6.3 – 9.4	7.5
Carcharodon hastalis					
GHC 5	UL	301.2	336.5	4.6 – 6.2	5.3
	UR	322.9	331.5	4.6 – 6.1	***5.2**
	LL	232.1	253.9	5.2 – 7.8	6.2
	LR	219.2	223.0	4.5 – 6.9	5.4
Carcharodon hubbelli					
UF-VP-226255	UL	291.4	299.2	4.1 – 5.5	4.7
	UR	313.0	313.0	4.3 – 5.8	***4.9**
	LL	225.4	229.3	4.7 – 7.0	5.6
	LR	189.2	220.3	4.5 – 6.8	5.4
Carcharodon carcharias					
GHC 4	UL	191.6	256.1	3.5 – 4.8	4.0
	UR	249.7	256.4	3.5 – 4.8	***4.0**
	LL	88.4	187.3	3.9 – 5.8	4.6
	LR	178.5	195.3	4.0 – 6.0	4.8

variation interspécifique et intraspécifique de la relation entre SCW et TL. La règle de trois méthode a été appliquée pour chaque région du fossile dentitions conservées (en haut à gauche, en haut à droite, en bas gauche et / ou en bas à droite) avec les 19 analogues modernes.

Parmi les 19 analogues modernes, huit n'en avaient que la moitié de la dentition préservée (gauche ou droite). Ainsi, pour un dentition fossile unique avec les quatre quadrants préservés, il y avait un total de 120 corps différents estimations de longueur. La portée et la longueur moyenne du corps des estimations de chaque région de la mâchoire ont été calculées (équation 3).

Cette équation est similaire à un linéaire régression, où la moyenne calculée se rapproche de la ligne de tendance linéaire et la plage capture l'ampleur de la variance autour de la moyenne.

L'avantage de calculer TL avec cette équation est la capacité pour comparer rapidement des estimations dérivées de données spécifiques, analogues modernes individuels et mieux expliquer le source de variance autour de la moyenne.

$$TL = mean(x_1 = \frac{b_1 * c_1}{a_1}, x_2 = \frac{b_2 * c_2}{a_2}, \ldots, x_n = \frac{b_n * c_n}{a_n}) \quad \textbf{Eq. 3}$$

Extrapolation pour les dents isolées Les facteurs de correction qui ont été calculés en utilisant les dentitions modernes de Carcharodon carcharias et les dentitions associées aux fossiles les plus complètes d'Otodus spp. ont été utilisés pour estimer le corps taille des dents isolées.

Pour extrapoler le SCW méthode de cette manière, il faut d'abord déterminer quelle dentition associée utiliser comme analogue à approximer la position de la dent appropriée.

Pour exemple, si vous souhaitez estimer la taille à partir d'un dent isolée O. megalodon, alors vous pouvez utiliser soit l'individu adulte (UF-VP-311000) ou le individu juvénile (CH-31-46P) comme votre analogue faites-le.

Si vous ne savez pas quel est le meilleur analogique, alors la longueur du corps doit être calculée en utilisant les deux modèles et une estimation moyenne devrait être signalé. Si une dent ne peut pas être identifiée à un position de la dent, puis une gamme de positions potentielles et les longueurs de corps correspondantes doivent être signalé. Cette version extrapolée de la méthode SCW offre la possibilité de réévaluer l'estimation de la taille du corps partenaires dans des études paléoécologiques antérieures (c.-à-d. Pimiento et al., 2010; Pimiento et Balk, 2015; Herraiz et al., 2020) et comparez-les avec les estimations dérivées du Shimada (2002a, 2019) méthode CH isolée.

Les estimations de la longueur corporelle étaient recalculé en utilisant un sous-ensemble du Pimiento et Échantillon de Balk (2015). La méthode SCW a été appliquée en utilisant séparément les proportions de CH-31-46P et UF-VP-311000. La moyenne de ces deux estimations a été comparée à celles rapportées par Pimiento et Balk (2015) pour déterminer s'il y a eu une variation prévisible des estimations de la longueur corporelle en fonction de la position de la dent attribuée.

La méthode SCW a également été extrapolée à estimer la taille corporelle maximale d'Otodus megalodon, en utilisant la dent isolée avec la plus large largeur de couronne connue (GHC 6; CW = 133 mm). le la position de la dent a été attribuée sur la base d'une comparaison des rapports CH: CW dans le plus grand dentition d'O. megalodon, UF-VP-311000. le SCW corrigé a été calculé sur la base de la CW
proportions en UF-VP-311000.

RÉSULTATS

Segmentation des dentitions en quatre régions (en haut à gauche, en haut à droite, en bas à gauche et en bas à droite) permettait l'inclusion de dentitions partielles associées, la comparaison d'estimations dérivées de la dentitions inférieures et supérieures, et comparaison des estimations dérivées des côtés gauche et droit de
les dentitions.

Cependant, cela exigeait également de déterminer laquelle des quatre régions fournissait le estimation la plus fiable de la longueur du corps.

Dans tous les taxons, une symétrie bilatérale est généralement observée; cependant, ce la symétrie est souvent imparfaite.

Estimations de la longueur du corps dérivée des côtés gauche et droit d'un seul individu variait de 0 à 0,4 m (tableau 3).

En terme de en sélectionnant gauche ou droite, le côté le plus complet des dentitions fossiles est considérée comme l'estimation la plus fiable.

Pour tous les individus, les estimations de la longueur corporelle moyenne dérivées de la dentition inférieure étaient supérieur aux estimations dérivées de la dentition supérieure (tableau 3 et figure 7).

Pour la dentition supérieure, estimations en utilisant Isurus comme analogue moderne étaient supérieurs aux estimations dérivées de Carcharodon.

Pour la dentition inférieure, les estimations utilisant Isurus comme l'analogue moderne étaient dans le gamme d'estimations tirées de Carcharodon.

Ces différences entre le haut et le bas des dentitions et différents analogues modernes peuvent être expliquée par différentes morphologies dentaires attribuées

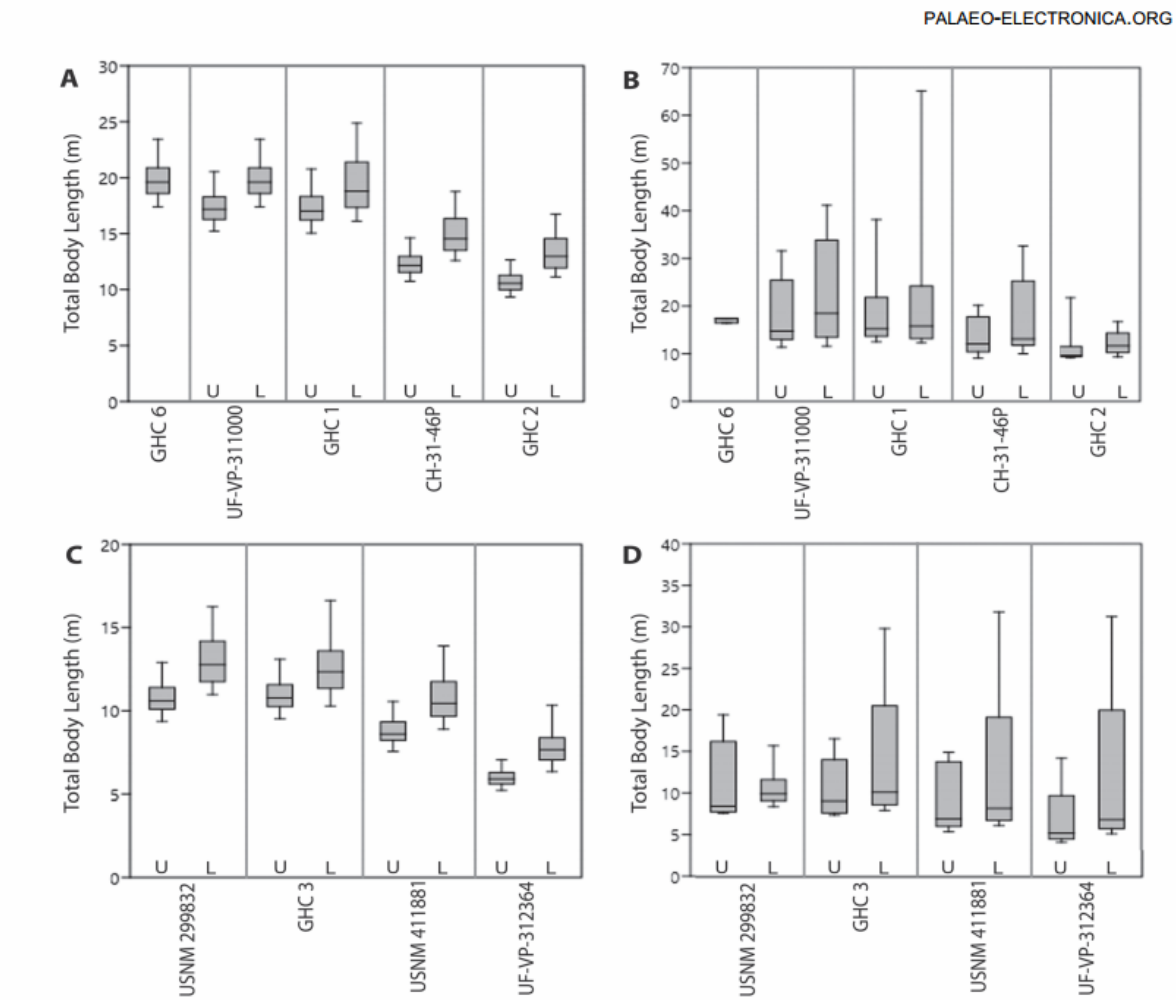
aux différents rôles fonctionnels et aux écologies d'alimentation (voir la discussion ci-dessous). Ainsi, la TL moyenne de la moitié supérieure la plus complète de la dentition, avec C. carcharias comme l'analogue moderne, est considéré l'estimation la plus fiable (tableau 3).

Pour les quatre individus d'O. Megalodon, les estimations de la longueur corporelle moyenne étaient de 10,9, 12,4, 17,3 et 17,3 m, respectivement. En utilisant le même
ensemble de données comparatives modernes, les estimations de la longueur corporelle pour les quatre individus d'O. chubutensis étaient de 5,9, 9,0, 10,9 et 11,0 m, respectivement. Seul un seul individu de C. carcharias, C. hubbelli et C. hastalis ont été utilisés dans cette étude, qui a abouti à dans des estimations de longueur corporelle de 4,0, 4,9 et 5,1 m, respectivement.

Le seul individu de Carcharodon hubbelli, UF-VP-226255, était le seul spécimen fossile trouvé comme un squelette articulé, composé de 222 dents et 45 centre vertébraux. Ehret et coll. (2009) appliqué équations de longueur corporelle basées sur des régressions de diamètre vertébral et rayon vertébral, proposés par Cailliet et al. (1985), Gottfried et al. (1996), Wintner et Cliff (1999) et Natanson (2001).

Celles-ci les estimations de la longueur du corps basées sur des mesures vertébrales variaient de 4,7 à 5,2 m, avec une moyenne estimation de 4,9 m. Ehret et coll. (2009) ont également appliqué la méthode Shimada (2002a), aboutissant à une plage d'estimations de 3,0 à 7,0 m, avec une estimation moyenne de 5,1 m. La méthode SCW a abouti à un plage d'estimations de 4,1 à 5,8 m, avec une moyenne estimation de 4,9 m. Les méthodes Shimada (2002a, 2019) étaient appliqué aux 11 dentitions fossiles à des fins de comparaison (Figure 7 et tableau 4). Estimations de la longueur du corps basé sur la méthode Shimada (2002a) a abouti à une gamme d'estimations plus large que la méthode SCW décrit ici. Pour les individus Otodus, le corps estimations de longueur basées sur le Shimada (2019) méthode étaient inférieurs à la méthode SCW appliquée ici. Pour les individus Carcharodon, la longueur du corps estimations basées sur la méthode Shimada (2019) étaient à moins de 0,5 m des estimations basées sur le SCW.

Extrapolation de la méthode SCW pour les plus dent isolée connue d'O. megalodon (GHC 6) a donné une largeur de couronne additionnée corrigée allant de 1266,7 à 1303,9 mm. Basé sur un SCW de 1266,7 mm, la méthode SCW donne un TL de 17,4 à 23,5 m, avec une estimation moyenne de 20,0 m. Basé sur un SCW de 1303,9 mm, la méthode SCW donne un TL de 18,0 à 24,2 m, avec une estimation moyenne de 20,6 m.



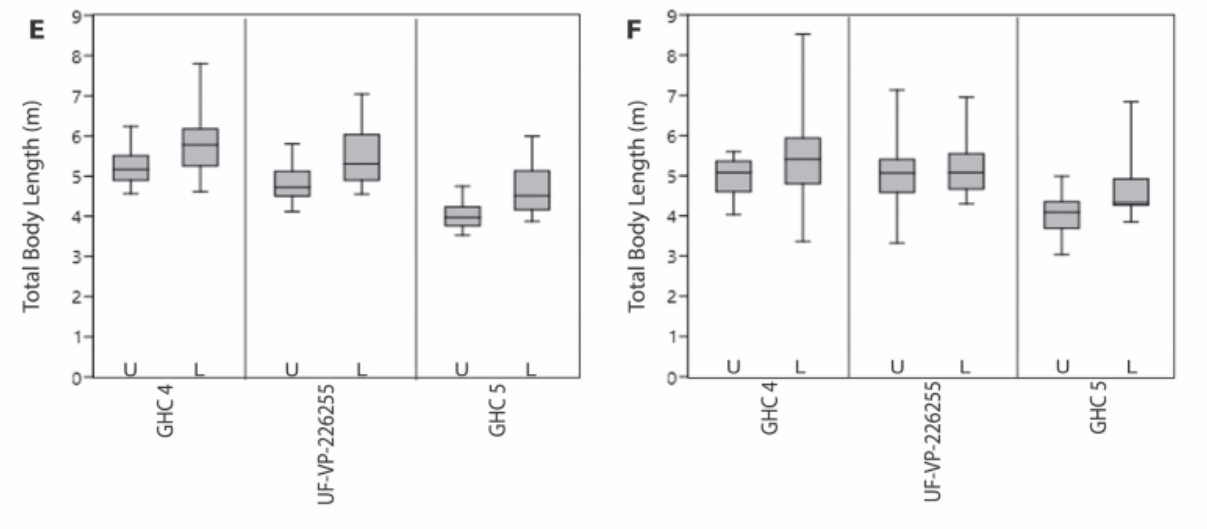


FIGURE 7: Comparaison des estimations de la longueur corporelle basées sur les proportions directes SCW et Shimada (2002a) CH linéaire régression. (A – B) Otodus megalodon; (C – D) Otodus chubutensis; et (E – F) Carcharodonspp. (A, C, E) SCW direct proportions. (B, D, F) Shimada (2002a) Régression linéaire CH. U = supérieur et L = inférieur

TABLEAU 4. Comparaison de différentes méthodes d'estimation de la longueur corporelle: Shimada (2002a), Shimada (2019), et ce étude. Toutes les estimations sont en mètres. * indique la meilleure estimation. UL = en haut à gauche, UR = en haut à droite, LL = en bas à gauche, et LR = en bas à droite.

Catalog #	Tooth Position	Shimada (2002a)	Shimada (2019)	SCW (Range)	SCW (Mean)	SCW (Linear Fn)	SCW (Power Fn)
Otodus megalodon							
GHC 6	L1-L2	16.4 – 17.4	-	17.4 – 24.2	***20.3**	***20.1**	21.6
UF-VP-311000	UL	11.4 – 31.6	12.0	15.1 – 20.3	***17.3**	***17.3**	18.5
	LL	11.6 – 41.1	10.3	17.6 – 26.2	20.8	21.6	24.8
GHC 1	UL	12.5 – 38.1	12.3	15.1 – 20.3	***17.3**	***17.4**	18.5
	UR	13.1 – 30.0	12.8	15.5 – 20.8	17.7	17.8	19.0
	LL	13.1 – 65.1	10.7	16.8 – 24.9	19.8	20.6	23.5
	LR	12.3 – 29.1	10.5	16.2 – 24.0	19.1	19.8	22.5
CH-31-46P	UL	9.3 – 19.8	9.3	10.8 – 14.5	***12.4**	***12.4**	13.0
	UR	9.1 – 20.2	9.3	10.9 – 14.7	12.5	12.5	13.1
	LL	9.8 – 31.8	8.7	12.7 – 18.8	15.5	15.5	17.2
	LR	10.0 – 32.6	8.7	12.6 – 18.8	15.5	15.5	17.1
UF-VP-460000	UL	9.3 – 19.4	9.7	9.4 – 12.6	10.8	10.8	11.2
	UR	9.2 – 21.8	9.3	9.4 – 12.7	***10.9**	***10.9**	11.3
	LL	9.3 – 16.7	8.3	11.2 – 16.6	13.7	13.7	14.9
	LR	9.8 – 16.6	8.6	11.3 – 16.8	13.8	13.8	15.1

Otodus chubutensis							
USNM 299832	UL	7.7 – 10.0	-	9.4 – 12.6	10.7	10.8	11.2
	UR	7.5 – 19.4	-	9.6 – 12.9	***11.0**	***11.0**	11.5
	LR	8.4 – 15.7	7.6	11.0 – 16.3	13.0	13.4	14.6
GHC 3	UL	-	-	9.7 – 13.1	11.2	11.2	11.7
	UR	7.3 – 16.5	7.5	9.5 – 12.8	***10.9**	***10.9**	11.3
	LL	8.1 – 23.7	-	10.3 – 15.3	12.1	12.5	13.6
	LR	7.9 – 29.8	7.3	11.2 – 16.7	13.3	13.7	15.0
USNM 411881	UL	5.5 – 13.9	5.9	7.8 – 10.6	***9.0**	***9.0**	9.3
	UR	5.3 – 14.9	6.0	7.5 – 10.1	8.6	8.6	8.9
	LL	6.3 – 31.8	6.1	9.4 – 13.9	11.1	11.4	12.3
	LR	6.1 – 26.5	5.9	8.9 – 13.2	10.5	10.8	11.6
UF-VP-312864	UL	4.1 – 14.2	4.3	5.2 – 7.0	***5.9**	***5.9**	6.0
	UR	4.4 – 10.8	4.5	5.2 – 7.0	6.0	6.0	6.0
	LL	5.1 – 31.3	5.2	6.9 – 10.3	8.2	8.4	8.8
	LR	5.6 – 24.1	-	6.3 – 9.4	7.5	7.6	7.9
Carcharodon hastalis							
GHC 5	UL	4.5 – 5.6	5.6	4.6 – 6.2	5.3	5.3	5.3
	UR	4.0 – 5.5	5.5	4.6 – 6.1	***5.2**	***5.2**	5.2
	LL	4.6 – 8.5	5.9	5.2 – 7.8	6.2	6.3	6.4
	LR	3.4 – 6.1	5.5	4.5 – 6.9	5.4	5.5	5.6

TABLE 4 (continued).

Catalog #	Tooth Position	Shimada (2002a)	Shimada (2019)	SCW (Range)	SCW (Mean)	SCW (Linear Fn)	SCW (Power Fn)
Carcharodon hubbelli							
UF-VP-226255	UL	4.4 – 7.1	4.4	4.1 – 5.5	4.7	4.7	4.7
	UR	3.3 – 6.1	4.4	4.3 – 5.8	***4.9**	***4.9**	4.9
	LL	4.3 – 7.0	4.3	4.7 – 7.0	5.6	5.7	5.8
	LR	4.3 – 5.8	4.3	4.5 – 6.8	5.4	5.5	5.5
Carcharodon carcharias							
GHC 4	UL	3.0 – 4.8	4.1	3.5 – 4.8	4.0	4.0	4.0
	UR	3.1 – 5.0	4.3	3.5 – 4.8	***4.0**	***4.0**	4.0
	LL	4.0 – 4.6	4.4	3.9 – 5.8	4.6	4.6	4.6
	LR	3.9 – 6.8	4.4	4.0 – 6.0	4.8	4.8	4.8

DISCUSSION

Comptabilisation de l'erreur Il existe plusieurs sources potentielles de erreur qui pourrait avoir une incidence sur les estimations de la longueur corporelle la méthode de proportionnalité directe SCW.

Celles-ci les sources peuvent être globalement regroupées en trois catégories: variation naturelle, erreur de l'observateur humain et hypothèses mathématiques. Variation naturelle de les proportions dentaires se produisent chez les individus, dans espèces, et entre espèces, ce qui pourrait introduire une erreur dans nos estimations de la longueur corporelle.

Humain une erreur pourrait être introduite lors de la mesure des dents ou par des hypothèses liées au décompte dentaire et motif des dentitions fossiles. Hypothèses concernant l'équation mathématique optimale introduisent encore une autre voie d'erreur.

Comptabilisation chaque source d'erreur offre des contraintes sur le l'exactitude potentielle des estimations de la longueur corporelle proposées dans cette étude et dans des études antérieures.

Variation naturelle. La variation au sein des individus était pris en compte en comparant les estimations entre les quatre quadrants dans la dentition. Étant donné que tous les individus présentent une symétrie bilatérale, il y a un minimum de variation entre les côtés gauche et droit du dentition (c.-à-d. différence <0,5 m dans les estimations de TL).

Cela a été pris en compte en sélectionnant simplement le côté de la dentition fossile qui a été la plus complètement préservée comme estimation supérieure.

Une plus grande variabilité a été observée dans les estimations dérivé de la dentition supérieure par rapport à la dentition inférieure,
dans laquelle la dentition inférieure entraînait toujours des estimations de TL plus grandes que la dentition supérieure (figure 7). Cette différence constante dans la longueur du corps estimations dérivées des dentitions supérieures et inférieures s'explique par deux facteurs: la fonction et la phylogénie. Il y a une différence de forme et de correfonctionnalité de liaison entre le bas et le dentition supérieure (Kent, 1994; Cappetta, 2012).

Les dents inférieures ont tendance à être plus étroites et à racine robuste par rapport aux dents supérieures, ce qui aide à proie pénétrante et saisissante. Après les dents inférieures ont ancré la proie, les dents supérieures se déchirent et coupez la chair. Alors que les dents supérieures et inférieures sont principalement conçus pour la coupe, il y a plus grande fonctionnalité de préhension dans les dents inférieures que dans dents du haut. En outre, cette fonctionnalité de saisie de les dents inférieures sont plus apparentes chez les représentants du genre Carcharodont que ceux du genre Otodus. Carcharodon spp. ont tendance à avoir des dents inférieures plus symétriques et verticalement dressées qu'Otodus spp. Dans l'ensemble de données comparatives existantes de C. carcharias, SCW versus TL a été tracé pour le les dentitions supérieure et inférieure séparément (Figure 8).

Les deux ont montré une forte corrélation; Cependant, le coefficient de détermination entre SCW supérieur et TL était plus fort que celui du SCW inférieur et TL (supérieur: $R2 = 0,9326$ et inférieur: $R2 = 0,8977$). Ainsi, nous avons conclu que l'organisme le plus fiable les estimations de longueur proviennent de la partie supérieure la plus complète la moitié de la dentition. La détermination que le la dentition supérieure est plus fiable que la dentition inférieure est en accord avec la méthode TH employé par Gottfried et al. (1996) et le CH méthode proposée par Shimada (2019). Il semble plausible que la compensation dans les estimations de TL par rapport aux les mâchoires supérieure et inférieure peuvent être prévisibles et, ainsi, un facteur de correction pourrait être calculé.

Cependant, déterminer si tel est le cas est une tâche pour un effort de recherche futur et au-delà portée prévue de ce manuscrit.

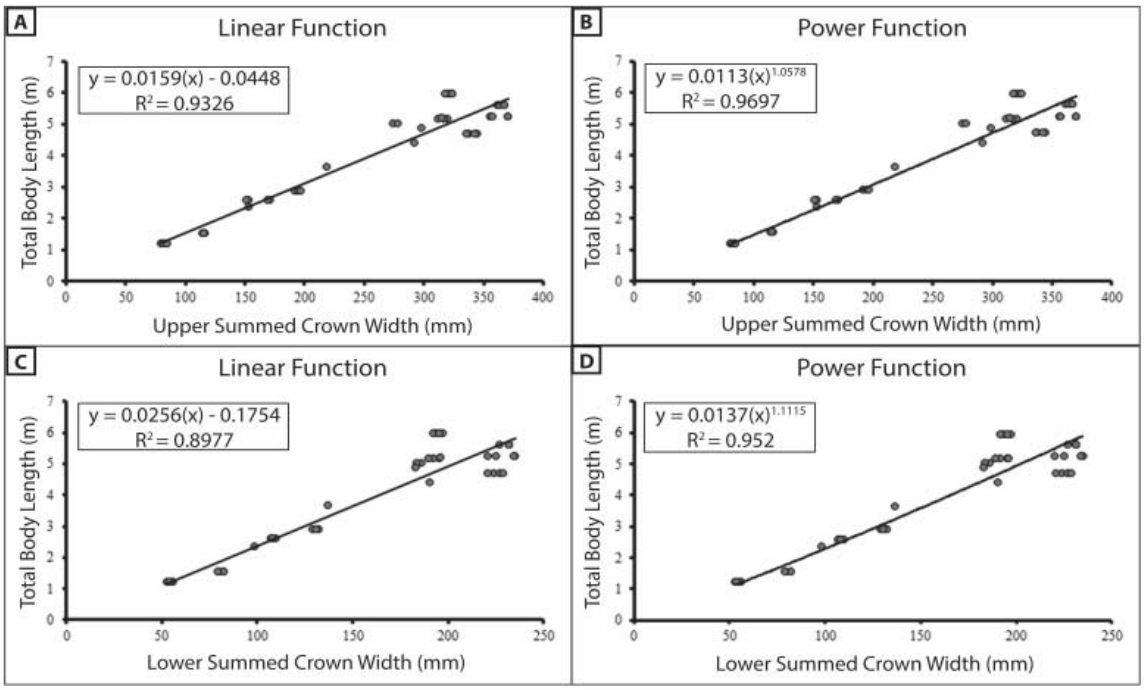
En plus de segmenter la mâchoire, trois analogues modernes au sein de la famille des Lamnidae étaient sont considérés: C. carcharias, Isurus oxyrinchus, et Isurus paucus. Estimations de la longueur corporelle dérivées de la mâchoire supérieure d'Isurusspp. résultant en un corps plus grand des estimations de longueur que celles dérivées de C. carcharias. Pour la dentition inférieure, les estimations en utilisant Isurus spp. comme l'analogue moderne était dans le gamme d'estimations dérivées de C. carcharias.

Alors que tous les trois sont lamniformes macrophages requins, ils expriment des types de dentition très différents qui correspondent à différentes écologies alimentaires. Isurus spp. ont des dents plus étroites et non dentelées servir à se nourrir de poissons nageant rapidement, par opposition aux dents dentelées plus largement triangulaires de C. carcharias mieux adaptées pour se nourrir mammifères marins plus charnus (Kent, 1994; Cappetta, 2012). Similaire à l'argument fonctionnel qui explique les différences entre supérieur et inférieur Selon les estimations, les dents plus étroites d'Isurus spp. également aboutissent à des estimations de la longueur corporelle relativement plus importantes.
Tout les taxons fossiles analysés dans cette étude ont plus dents largement triangulaires fonctionnellement plus similaire à C. carcharias qu'à Isurus spp. Ces différences d'estimation de la longueur corporelle entre différentes parties de la mâchoire et différentes les analogues modernes soulignent l'importance de sélectionner un analogue moderne écologiquement similaire pour estimer la taille du corps. Ceci est particulièrement important lorsque tenter d'estimer la taille des taxons qui encore plus lointain (par exemple, Otodus obliquus). Cooper et coll. (2020) ont déclaré que «Lamna nasus est considéré comme le meilleur analogue dentaire pour Cretalamna et Megalolamna, les requins mako (Isurus spp.) ont une morphologie dentaire similaire à celle d'Otodus, et C. carcharias a une dentition similaire à Otodus (Carcharocles) et Otodus (Megaselachus). » Cependant, nous pensons que la morphologie typique à trois cuspides des dents dans O. obliquus est plus proche des dents de le Lamna nasus existant. Des recherches futures qui visent pour étendre cette méthode à d'autres taxons devrait prendre ceci en considération lors de la sélection de leur moderne analogues.

Outre l'hétérodontie, l'ontogénie est souvent citée comme la plus grande source de variation intraspécifique naturelle des dentitions lamniformes (Hubbell,1996; Tomita et al., 2017). Chez C. carcharias, les dents ont tendance à être plus étroits chez les juvéniles et à devenir progressivement plus larges dans l'ontogénie (Hubbell, 1996; Tomita et al., 2017).

FIGURE 8. Corrélation entre la largeur totale de la couronne et la longueur totale du corps dans 17 Carcharodon carcharias modernes individus, en comparant la dentition supérieure et inférieure. (A) fonction linéaire (dentition supérieure: R2 = 0,93); (B) puissance fonction (dentition supérieure: R 2 = 0,97); (C) fonction linéaire (dentition inférieure: R2 = 0,90); et (D) fonction de puissance (inférieure dentition: R2 = 0,95)
embryons à terme et que le modèle de dent lamnoïde est atteint dans les embryons à moyen et à terme. Par conséquent, les proportions CH et CW varient tout au long de l'ontogénie. Cette variation ontogénétique potentielle est difficile à expliquer dans la méga dent éteinte lignée, en particulier avec le petit échantillon de dentitions associées disponibles.

Fait intéressant, Tomita et Al. (2017) ont noté que la position de la dent intermédiaire est proportionnellement similaire aux dents adjacentes au début



Parmi les quatre dentitions associées d'Otodus megalodon, elles peuvent être regroupés en deux classes de taille: juvénile (CH-31-46P et UF-VP46000) et adulte (UF-VP-311000 et GHC 1). Par conséquent, les facteurs de correction pour O.
megalodon ont été séparés en deux catégories (juvénile et adulte) basé sur le plus complet dentitions associées disponibles.

Alors que les requins lamniformes se conforment généralement à le modèle de dent lamnoïde, il y a sans aucun doute variation intra- et inter-spécifique du nombre dentaire et motif. La formule dentaire générale utilisée dans cette étude pour Carcharodon carcharias avait 48 dents dans sa série de dents fonctionnelles. Cependant, l'existant les individus mesurés dans cette étude avaient un séries allant de 46 à 50 dents (voir annexes 1 et 2). Estimations TL pour le plus grand dentition de O. megalodon, UF-VP-311000, utilisant les 17 individus modernes de C. carcharias en tant qu'analogues variaient de 15,1 à 20,3 m, avec une estimation moyenne de 17,3 m. Estimations TL pour le plus petit dentition associée de O. megalodon, UF-VP-460000, utilisant les mêmes analogues modernes, variait de 9,4 à 12,7 m, avec une estimation moyenne de 10,9 m. La fourchette des estimations reflète en grande partie la variation intraspécifique naturelle présentée dans le Carcharodon carcharias utilisé comme analogues. Ainsi, il existe une plage d'erreur inévitable d'environ ± 1 à 3 m qui s'explique simplement par en prenant la valeur moyenne. Cette plage d'erreur est positivement corrélée avec TL, ce qui signifie qu'il y aura toujours une plus grande plage d'estimations pour une plus grande personnes.

Erreur de l'observateur humain.La variabilité naturelle d'un le dénombrement dentaire d'espèces est difficile à prendre en compte dans les dentitions associées désarticulées de taxons éteints et est, par conséquent, une source potentielle de Erreur. Le décompte dentaire pour toutes les dentitions Otodus était basée sur la dentition associée la plus complète connue (CH-31-46P), sous l'hypothèse que la série fonctionnelle dans la moitié gauche de la dentition était complètement présente (figure 1B). Ainsi, il a été supposé qu'une série fonctionnelle complète en Otodus chubutensis et Otodus megalodon comprenait 46

dents (24 supérieures et 22 inférieures), qui signifiait que chaque dentition associée d'Otodus manquait au moins une dent postérieure.

Il est facile d'imaginer comment les dents postérieures pourraient être absent de ces dentitions fossiles. Comme le les plus petites dents de la dentition, ce sont les plus susceptible d'être transporté à travers processus taphonomiques et serait le plus facile à tout simplement pas voir lors de la collecte des autres dents. Cependant, il est également possible que certains des ces personnes avaient un dénombrement dentaire légèrement différent de celui du CH-31-46P, ce qui changerait le SCW corrigé et les estimations de TL résultantes. Pour exemple, dans la plus grande dentition associée d'O. megalodon, UF-VP-311000, le SCW corrigé a été calculé en supposant que la dent la position L9 n'a pas été trouvée mais aurait été présent (figure 3A). Si la position de dent L9 n'était pas manquantes et les dents récupérées représentent le moitié supérieure complète de la dentition, le SCW serait de 1055,5 mm et l'estimation TL serait 16,7 m (0,6 m plus petit que l'estimation actuelle).

De même, nous ne pouvons pas être certains que cette dentition n'avait pas de numération dentaire supérieure à celle du CH-31-46P.

Chaque méthode qui tente d'estimer le corps la taille des dents nécessite d'identifier les positions des dents, qu'il s'agisse de travailler avec des dents isolées ou des dentitions associées. Lors de l'application du Shimada (2002a) méthode aux échantillons de dents isolées, les chercheurs expliquent souvent cela en identifiant dents à une gamme de positions de dents potentielles et rapporter l'estimation moyenne.

Par example, Pimiento et coll. (2010) ont identifié une dent isolée de O. megalodon (UF 246002) comme appartenant à la dent position L7-L9, avec un CH = 24,5 mm. Appliquer le La méthode Shimada (2002a) donne une plage de TL estimations de 16,5 à 34,2 m, avec une moyenne estimation de 25,2 m. Cependant, Pimiento et al. (2010) a rapporté un TL de 11,5 m pour ce spécimen.

En dessous de une inspection plus approfondie, Pimiento et al. (2010; figure S8) rapporté à tort que l'équation TL pour la dent position L9 de Shimada (2002a) comme TL = -10,765 + 17,616 (CH). C'est en fait l'équation pour position de dent i1 dans Shimada (2002a; tableau 1). le équation correcte pour la position de dent L9 dans Shimada (2002a) était TL = -62,050 + 142,142 (CH). Cette a évidemment un effet drastique sur la longueur du corps estimation et implications potentiellement majeures pour le conclusion que la formation de Gatun représentait un paléonurerie pour O. megalodon. De plus, même avec les équations correctes du Shimada (2002a) étude, la plage d'erreur sur l'estimation de la longueur du corps est d'environ ± 9 m pour ce spécimen, ce qui est beaucoup plus grand que n'importe quel potentiel sources d'erreur discutées jusqu'à présent.

Pour développer la méthode SCW, nous avons dû déduire les positions des dents présentes dans les dentitions associées désarticulées. D'une manière générale, il devrait être relativement facile de distinguer la partie antérieure de la dents latérales et dents supérieures vs inférieures, en fonction de tendances communes observées dans le lamnoïde typique modèle de dent, mais il est extrêmement difficile d'identifier un une seule dent à une position de dent exacte sans contexte. Cependant, lorsque vous avez plusieurs dents préservées ensemble, il y a un contexte pour que cela détermination. Avec une collection de dents, on peut supposer que les dents plus hautes et plus symétriques seront positionnées plus en avant et les dents plus petites et asymétriques seront positionné plus en arrière. Même si plusieurs dents ont été égarés, tant qu'ils sont identifiés comme le bon quadrant, leur CW sera toujours inclus dans le SCW. Cependant, cela pourrait entraîner des facteurs de correction inexacts utilisés pour estimer CW de positions de dents manquantes.

À l'heure actuelle, nous considérons ces reconstructions comme modèle hypothétique et acceptez cela comme une source d'erreur qui ne peut pas encore être pleinement pris en compte.

Encore une autre source potentielle de une erreur d'observateur est introduite lors de la mesure des échantillons. Les mesures linéaires (CH et CW) étaient enregistré pour les dents de 19 dentitions modernes, 11 dentitions associées aux fossiles et un fossile isolé dent.

Bien que ces mesures soient clairement défini, il y aura toujours un certain degré d'incohérence entre les individus. Cette source d'erreur est souvent ignorée, mais elle est présente. Par example, Shimada (2019) a noté qu'Applegate et Espinosa-Arrubarrena (1996) ont signalé à tort la TH pour le plus grand spécimen connu d'O. Megalodon comme 168 mm et a déclaré que le TH correct est 162 mm. Cela modifie l'estimation de TL maximale rapporté par Gottfried et al. (1996) de 15,9 à 15,3 m.

Par conséquent, en utilisant la régression linéaire TH, l'erreur de mesure peut représenter plus de 0,5 m différence de TL.

Pour tenir compte de cette source d'erreur potentielle, auteurs VJP et RML mesurés indépendamment CH et CW dans neuf des 19 analogues modernes. Les longueurs corporelles ont été calculées à l'aide de mesures des deux sous-échantillons séparément. Estimations TL en utilisant la méthode SCW a varié de moins de 0,2 m pour tous les individus. Certes, cette mesure une erreur existe probablement également dans la longueur totale du corps rapporté par les individus comparatifs existants; cependant, nous ne pouvons pas rendre compte de cette variabilité, car les mesures n'ont pas été prises par les auteurs de cette étude.

Equations mathématiques.

Méthodes d'estimation la longueur du corps basée sur TH, CH et SCW suit tous une logique similaire selon laquelle les dents poussent proportionnellement avec longueur totale du corps. Contrairement aux résultats de Reolid et Molina (2015), sur la base de l'échantillon de C. carcharias moderne de cette étude, pour l'A2 position de la dent, il existe une corrélation comparable pour CH et TL (r = 0,99) par rapport à CW et TL (r = 0,97).

De même, la corrélation entre SCW supérieur et TL (r = 0,97) est comparable (figure 8A). Shimada (2019) a déterminé qu'une puissance la fonction a un plus grand coefficient de détermination (R2) qu'une fonction linéaire lors de l'analyse de la relation entre CH et TL. La même chose est vraie lors de l'analyse de la relation entre SCW et TL (figure 8).

Cela peut probablement être attribué à la une plus grande variabilité des proportions des dents tout au long ontogénie (Hubbell, 1996; Tomita et al., 2017). Cependant, R2 les valeurs peuvent ne pas convenir pour déterminer quel modèle est supérieur (Cornell et Berger, 1987). R2 les valeurs sont calculées différemment pour les fonctions linéaires et non linéaires, elles ne sont donc pas nécessairement directement comparables.

En outre, R2 valeurs sont influencés par des facteurs tels que la taille de l'échantillon et distribution d'échantillons. En segmentant la dentition dans plusieurs régions pour analyser les variations au sein particuliers, nous avons effectivement augmenté notre échantillon taille, qui a un effet inverse sur R2 valeurs. Ainsi, le R2 supérieur produit par le Shimada (2019) les fonctions de puissance n'indiquent pas nécessairement que le modèle est meilleur que la fonction d'alimentation SCW dans cette étude.

Pour illustrer la variabilité associée à différentes hypothèses mathématiques, nous avons estimé TL en utilisant l'équation des proportions directes SCW, SCW équation de régression linéaire et puissance SCW équation de régression (tableau 4). Comme cela doit-être attendue, les proportions directes SCW et linéaires la régression aboutit à des estimations de TL presque identiques.

Parmi les Otodus spp., Dans la dentition supérieure, TL les estimations varient d'au plus 0,1 m; cependant, pour le dentition inférieure, les estimations de TL varient jusqu'à 0,8 m.

Cela confirme en outre qu'il y a une plus grande variance dans la dentition inférieure. Pour les Otodus spp.,

La fonction d'alimentation SCW entraîne toujours un TL plus grand estimer que les proportions directes SCW ou linéaires méthodes de régression. Encore une fois, comme on pouvait s'y attendre, la différence dans les estimations de TL augmente avec une personnes; cependant, toutes les estimations se situent toujours dans la fourchette des estimations produites par le SCW direct méthode des proportions. Parmi les Carcharodon spp., il y a moins de 0,1 m de différence dans les estimations dérivée des proportions directes SCW, linéaire méthodes de régression et de régression de puissance pour les deux

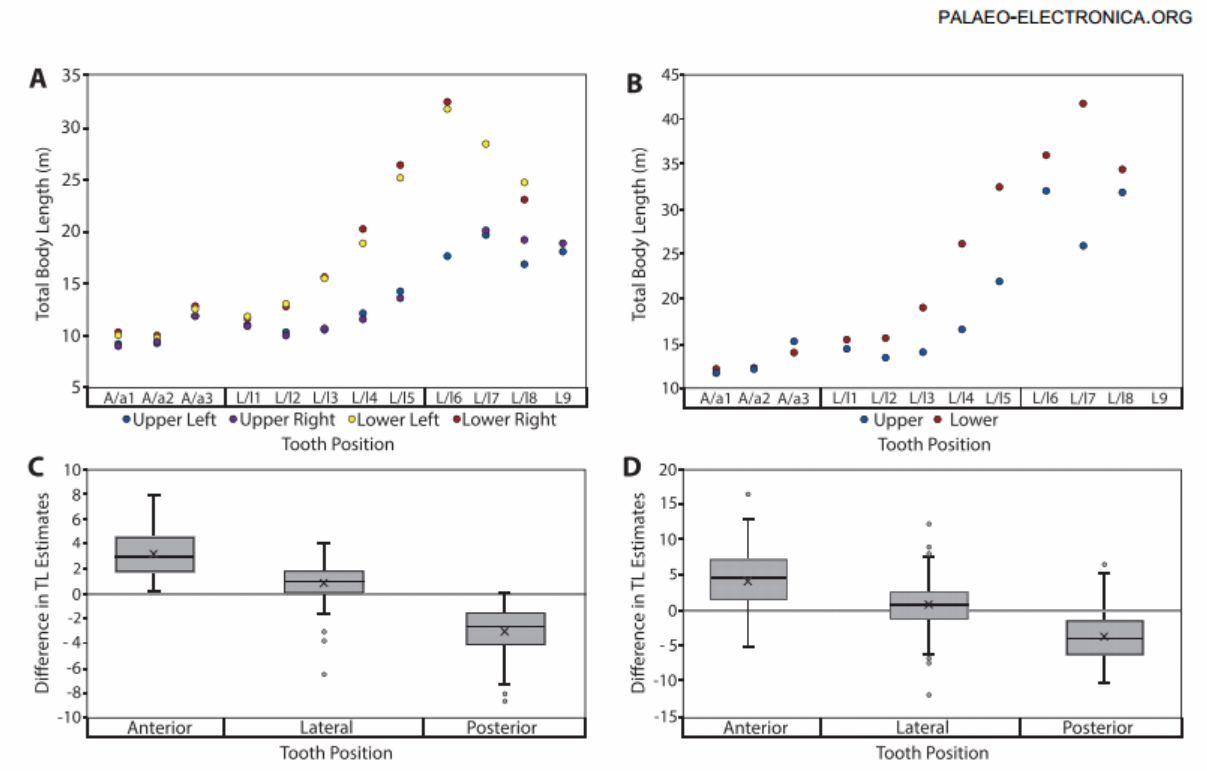


FIGURE 9. Variation des estimations de la longueur du corps selon la position de la dent. (A-B) Estimations de la longueur du corps à partir de chaque position de dent dans la dentition d'Otodus megalodon, en utilisant la méthode Shimada (2002a). (A) CH-31-46P. (B) UF-VP-311000. (CD) Comparaison des estimations de la longueur du corps basées sur la méthode SCW vs Shimada (2002a) CH, en utilisant l'échantillon de dents rapportées dans Pimiento et Balk (2015). (C) SCW calculé en utilisant les proportions des dents dans CH-31-46P. (D) SCW calculé en utilisant les proportions des dents dans UF-VP-311000. Les valeurs positives indiquent que la méthode SCW entraîne un TL plus grand estimations que la méthode CH. Des valeurs négatives indiquent que la méthode SCW aboutit à des estimations de TL plus petites que la méthode CH. Les dents sont subdivisées en fonction

des positions des dents attribuées par Pimiento et Balk (2015); cependant, il y a un certain chevauchement entre les catégories étant donné que certaines dents ont été identifiées comme antéro-latérales (par exemple, A1-L1) ou latéro-postérieures (par exemple, L3-L7).

la dentition supérieure et inférieure.

A ce titre, nous suggérons que les proportions directes SCW ou la régression linéaire SCW doivent être utilisées pour estimer TL de Otodus spp., Tandis que les proportions directes de SCW, la régression linéaire ou la fonction de puissance peut être utilisée pour estimation TL de Carcharodon spp. Implications paléoécologiques

Estimations de la taille corporelle basées sur le CH de Les dents d'Otodus megalodon ont été utilisées pour identifier les paléo-pépinières (Pimiento et al., 2010; Herraiz et al., 2020) et comme preuve de communautés géographiquement distinctes (Pimiento et Balk, 2015). Ces études ont toutes utilisé le CH linéaire les régressions développées par Shimada (2002a) pour estimer la taille corporelle, qui donnent lieu à des estimations largement variables lorsqu'elles sont appliquées à Otodus spp. (Figure 7 et Tableau 4).

En appliquant les équations linéaires de Shimada (2002a) aux dentitions associées dans ce étude, il est devenu évident que la variation de TL les estimations ont suivi une tendance prévisible selon la position de la dent, dans laquelle les estimations de la longueur du corps ont généralement augmenté de la dent antérieure à la dent postérieure positions (Figure 9A-B). En outre, les estimations de la dentition supérieure et inférieure différait le plus dans les positions latérales des dents.

Cette variabilité des estimations dérivées de différentes parties de la dentition a des implications sur le potentiel de biais d'échantillonnage affectant les interprétations des tendances de la taille corporelle chez O.megalodon. Dans l'étude Pimiento et Balk (2015), le l'échantillon total était composé de 544 dents de O. megalodon. Dont 355 (65,2%) ont été identifiés comme dents et 189 (34,8%) ont été identifiées comme inférieures dents. En utilisant un sous-échantillon des 355 dents supérieures, les longueurs corporelles ont été réestimées en extrapolant la méthode SCW.

En général, la méthode SCW a donné lieu à des estimations de TL plus élevées pour la dent antérieure positions et estimations plus petites pour les positions postérieures que la méthode CH (Figure 9C-D).

Cette implique que la méthode SCW calcule la moyenne variation associée aux estimations de différentes positions des dents et explique pourquoi le Shimada (2019) entraîne toujours des estimations plus basses que la méthode SCW. Quant à Pimiento et al. (2010) étude, nous a souligné que l'équation TL pour la position de la dent L9 a été incorrectement transcrit à partir du Shimada (2002a) manuscrit. Parmi l'échantillon de 28 O. dents de mégalodon de la formation de Gatun, 20 ont été assignés aux positions des dents supérieures. Trois des ces dents ont été identifiées comme appartenant potentiellement à la position de dent L9. Après avoir recalculé TL avec le équation correcte de Shimada (2002a), les estimations pour ces trois spécimens sont 16,9, 17,1, et 25,2 m (figure 10A). Si nous recalculons à la place TL en utilisant la méthode SCW, avec un sous-échantillon de les 20 dents supérieures, la fourchette des estimations est plus bas (figure 10B). En utilisant la méthode SCW, le les trois mêmes spécimens identifiés comme possiblement appartenant à la position de dent L9 donnent des estimations de TL de 13,7, 13,8 et 11,5 m, respectivement.

En tant que telle, la méthode SCW permettrait en fait de mieux étayer l'hypothèse selon laquelle le La formation de Gatun représentait une paléo-pépinière pour O. megalodon que la méthode CH. cependant, il y a deux mises en garde principales à cette conclusion. D'abord, les stades de la vie tirés de Gottfried et al. (1996) devrait être réévaluée, car il a été déclaré que «les longueurs et la masse estimées pour les fœtus méga-dents et les nouveau-nés… sont spéculatifs. » Shimada (2021) a rapporté un nouveau-né TL de 2 m basé sur la croissance bandes dans une colonne vertébrale associée désarticulée d'Otodus megalodon (IRSNB 3121); cependant, cette seule personne ne constitue pas une preuve suffisante pour déterminer la gamme de tailles de tous les O. megalodon nouveau-nés.

Deuxièmement, si l'on utilisait le SCW méthode, la conclusion concernant la présence de une paléo-pépinière serait tirée d'un échantillon de seulement 20 dents. C'est une taille d'échantillon assez petite soutenir une inférence sur la reproduction et habitudes de distribution d'une espèce éteinte Longueur maximale du corps Comme décrit dans l'introduction, la taille corporelle maximale d'O. Megalodon a été révisée à de nombreuses reprises. Gottfried et coll. (1996) a rapporté une estimation maximale prudente de 15,9 m sur la base d'un TH maximum = 168 mm (FMNH PF 11306).

Cependant, Shimada (2019) a noté que le TH pour FMNH 11306 a été incorrectement signalé et est en fait de 162 mm, ce qui donnerait un TL de 15,3 m en utilisant le Gottfried et al. (1996) TH linéaire régression. Alternativement, Shimada (2019) a rapporté une estimation maximale prudente de 14,2 m basée sur un CH maximum = 120 mm (NSM PV-19896?)

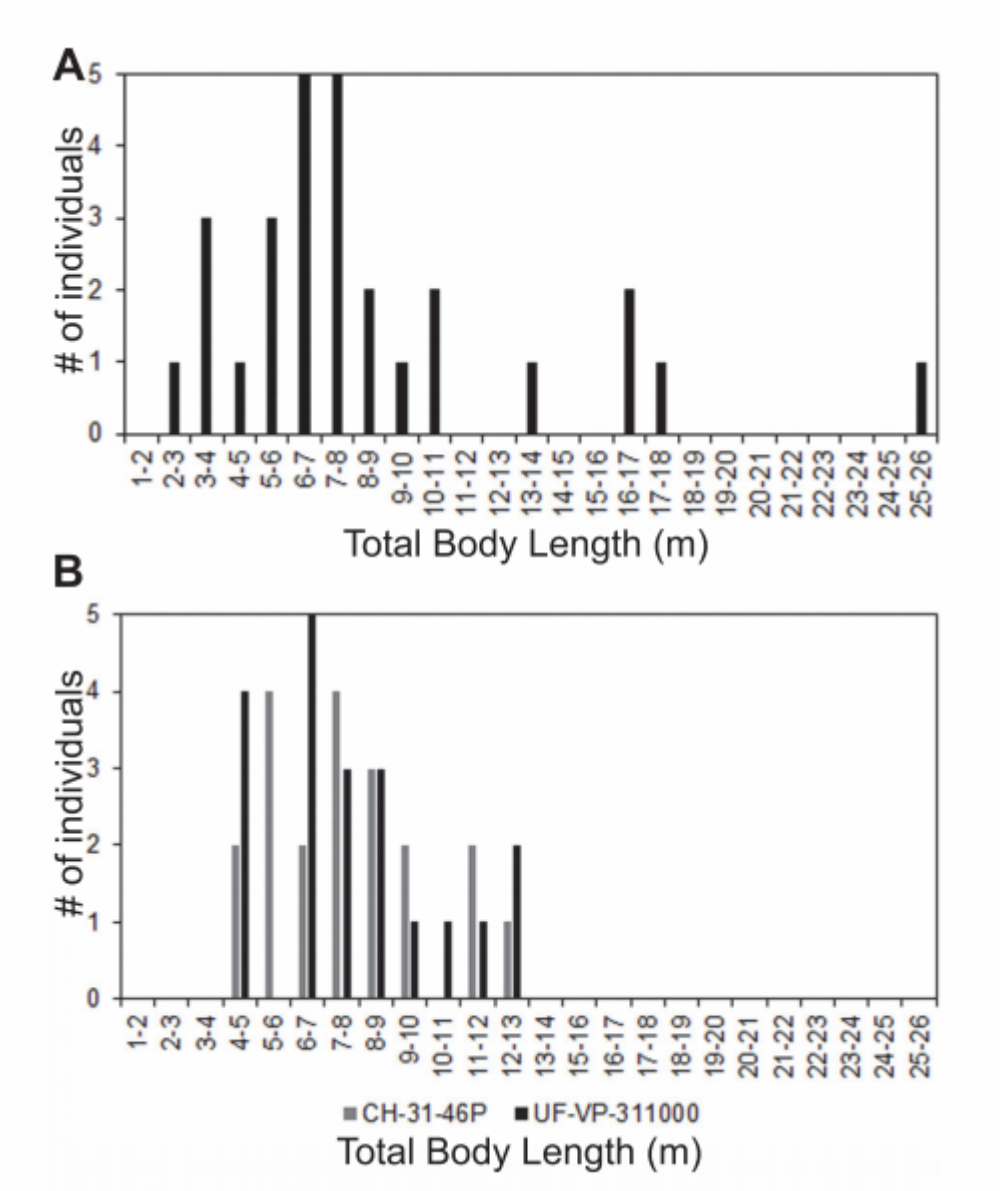


FIGURE 10. Recalcul du corps d'Otodus megalodon longueurs de Pimiento et al. (2010). (A) Recalcul en utilisant les équations correctes de Shimada (2002a). (B) Recalcul à l'aide des proportions directes SCW méthode, montrant les résultats basés sur CH-31-46P et UFVP-311000 comme analogues séparément.

Longueur maximale du corps

Comme décrit dans l'introduction, la taille corporelle maximale d'O. Megalodon a été révisée à de nombreuses reprises. Gottfried et coll. (1996) a rapporté une estimation maximale prudente de 15,9 m sur la base d'un TH maximum = 168 mm (FMNH PF 11306). Cependant, Shimada (2019) a noté que le TH pour FMNH 11306 a été incorrectement signalé et est en fait de 162 mm, ce qui donnerait un TL de 15,3 m en utilisant le Gottfried et al. (1996) TH linéaire régression. Alternativement, Shimada (2019) a rapporté une estimation maximale prudente de 14,2 m basée sur un CH maximum = 120 mm (NSM PV-19896).

Des estimations de TL plus grandes ont été rapportées par chercheurs qui ont tenté d'employer le Shimada (2002a) CH régressions linéaires à isolées dents (par exemple, Pimiento et al., 2010: 16,8 m; Pimiento et Balk, 2015: 17,9 m; Reolid et Molina, 2015: 20,3

m). Cependant, ces estimations sont toutes réputées non fiable en raison d'erreurs dans les données déclarées et les résultats incohérents produits par le Méthode Shimada (2002a).

GHC 6 représente la plus grande dent d'Otodus mégalodon connu et physiquement accessible aux auteurs de cette étude (Figure 11A; TH = 165 mm, CH = 122 mm et CW = 133 mm).

Ce spécimen a un CH: CW de 0,917, ce qui correspond le mieux avec des positions de dent L1-L2 basées sur les deux plus grandes dentitions associées d'O. megalodon (UF-VP-311000 et GHC 1). Dans l'UF-VP-311000, la position de dent L1 représente 10,5% du SCW et de la dent la position L2 représente 10,2% du SCW (voir Annexe 5).

La méthode des proportions directes SCW a été extrapolée en utilisant ces proportions, ce qui dans un SCW corrigé de 1266,7 à 1303,9 mm

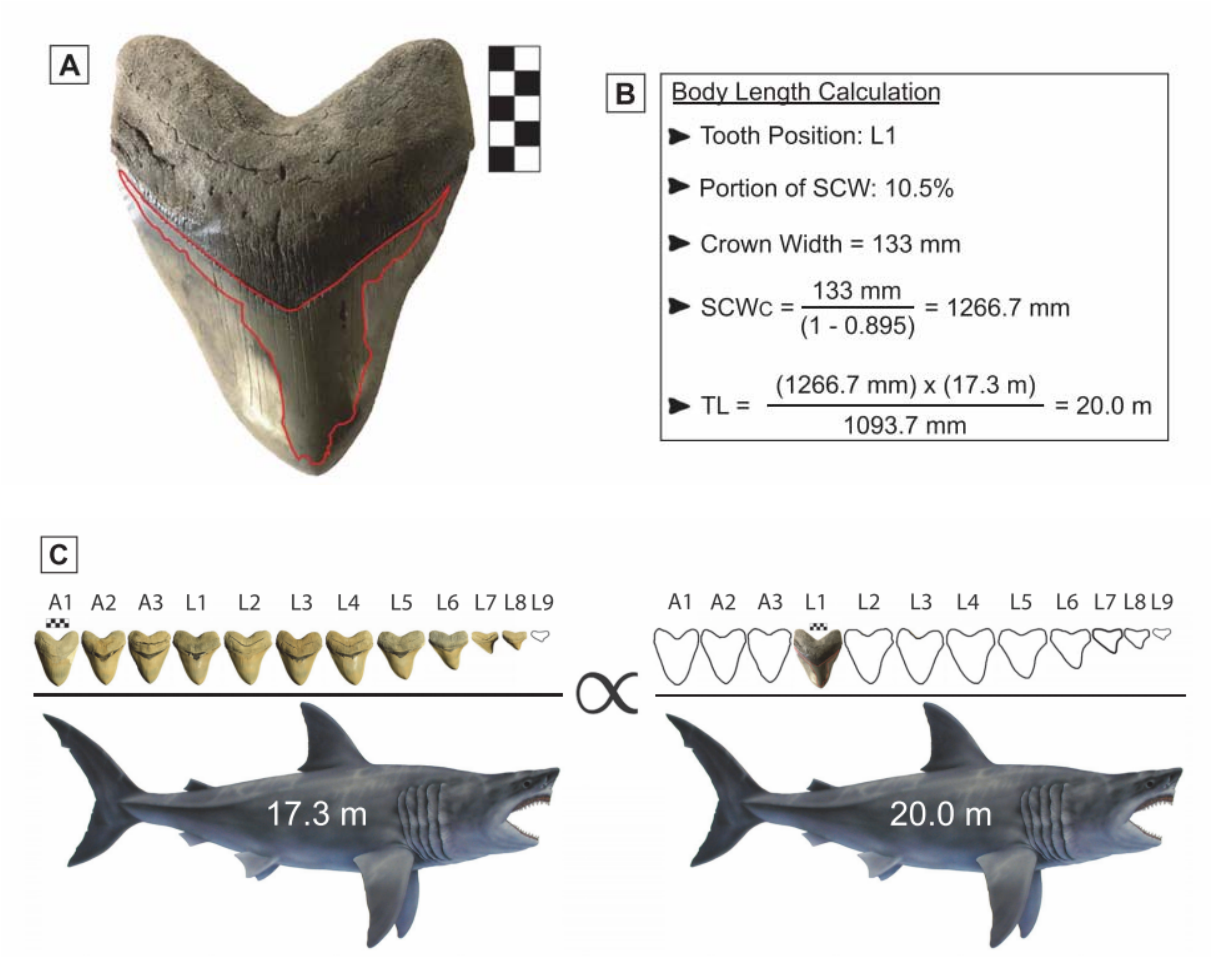


FIGURE 11. Estimation de la longueur corporelle maximale d'Otodus megalodon. (A) La dent la plus large connue d'O. Megalodon (GHC 6), vue linguale. L'émail des dents a été réparé à l'intérieur du polygone strié. La barre d'échelle est égale à 5 cm. (B) Longueur du corps calcul pour l'éprouvette GHC 6, en utilisant la dentition associée UF-VP-311000 comme analogue et en supposant la dent représente la position L1. SCW c= largeur de couronne additionnée corrigée et TL = longueur totale du corps. (C) Illustration représentant l'équation mathématique utilisée pour résoudre la longueur du corps. Oeuvre d'Otodus megalodon de Tim Scheirer, utilisée avec la permission du Calvert Marine Museum.

Sur la base d'un SCW de 1266,7 mm, le TL estime variait de 17,4 à 23,5 m, avec une estimation moyenne de 20,0 m. Basé sur un SCW de 1303,9 mm, le TL les estimations variaient de 18,0 à 24,2 m, avec une moyenne estimation de 20,6 m. On peut calculer rapidement l'estimation moyenne en comparant directement les proportions dans UF-VP-311000 et GHC 6 (Figure 11). Cela fait suite au même principe qui a été utilisé pour développer le SCW méthode. Puisque nous estimons la taille du corps en fonction sur la dent avec la CW la plus large connue, il semble raisonnable de supposer que cette dent représentait également la dent la plus large de la dentition à partir de laquelle C est original. Dans ce cas, les proportions de dent la position L1 de l'UF-VP-311000 doit entraîner meilleure estimation. Pour cette position de dent, le SCW la méthode des proportions directes donne une TL de 20,0 m, la régression linéaire SCW donne un TL de 20,1 m, et la régression de puissance SCW donne un TL de 21,6 m. Nous supposons que la régression de puissance surestime le TL et que les proportions directes SCW et la régression linéaire produisent le plus estimation fiable. En tant que tel, nous prédisons un maximum taille corporelle pour O. megalodon d'environ 20,0 m.

CONCLUSION

Grâce à une évaluation des estimations de longueur corporelle à l'aide de dentitions associées aux fossiles, il est évident que les estimations basées sur la hauteur de la couronne les dents isolées sont très variables lorsqu'elles sont appliquées sur différentes positions des dents. De plus, cette variabilité suit une tendance prévisible, dans laquelle les dents antérieures donnent des estimations plus petites que les dents postérieures. Cela a des implications claires pour les études précédentes thaont utilisé la méthode CH Shimada (2002a) pour analyser paléoécologique et macroévolutionnaire tendances basées sur la taille corporelle d'Otodus megalodon.

Ici, une nouvelle méthode a été développée basée sur sur la largeur de la couronne sommée à l'aide de fossiles associés dentitions. En segmentant les dentitions associées en différentes régions, nous avons pu évaluer différentes sources d'erreur pouvant affecter la taille du corps estimation des requins lamniformes fossiles. Spécifiquement, les estimations basées sur les dents supérieures sont probablement plus exactes que les estimations basées sur les dents inférieures.

Cette est en grande partie attribuable aux différences dans la fonction rôle des dents supérieures par rapport aux dents inférieures. Cette méthode fournit une contrainte beaucoup plus grande sur l'estimation de la longueur corporelle résultante que le CH isolé méthode mais nécessite des hypothèses sur le modèle et compter dans la lignée mégatooth éteinte.

Ces dentitions associées représentent le plus preuves directes holistiques disponibles pour reconstruire anatomie dentaire et crânienne de la lignée des méga dents, mais doit toujours être traitée comme hypothétique modèles jusqu'à ce qu'une dentition articulée soit récupérée.

Sur la base d'un échantillon de 17 dentitions modernes de C. carcharias, il y avait environ ± 1 à 3 m gamme d'erreur dans les estimations de TL pour les huit dentitions associées d'Otodus spp. ça peut être attribuée à la variation intraspécifique naturelle. Cette la plage d'erreur augmente pour les individus plus grands. Alors que la taille de l'échantillon des dentitions associées aux fossiles n'est pas assez grande pour déterminer la taille gamme des taxons analysés dans cette étude, nous avons fait extrapolez la méthode SCW pour la dent d'O. mégalodon avec la plus grande largeur de couronne (GHC 6) à fournir une estimation de la taille corporelle maximale. En supposant cette dent représente la position L1, le SCW direct la méthode de proportionnalité donne un corps maximum estimation de la longueur de 20,0 m pour O. megalodon, avec un plage d'erreur d'environ ± 3,5 m. Encore une fois, ce la plage d'erreur reflète la variation naturelle du échantillon moderne de Carcharodon carcharias utilisé pour calculer TL.

REMERCIEMENTS

Ce projet n'aurait pas été possible sans le mentorat et le soutien de G. Hubbell. Merci de partager vos précieuses connaissances sur l'anatomie lamniforme et l'évolution et don de nombreux spécimens utilisés dans ce étude. Merci à S. Godfrey et D. Bohaska pour coordonner l'accès aux collections Smithsonian.

Nous apprécions également les communications personnelles avec M. Siversson et K. Shimada sur des études antérieures pertinents pour cette recherche. Merci à B. MacFadden, D. Jones, E. Martin, K. Bjorndal et K. Crippen pour leur aide dans l'édition de ce manuscrit et nous conseiller tout au long de ce projet de recherche. Enfin, merci aux relecteurs et à l'éditorial de PE équipe pour vos précieux commentaires. Cette étude est basé sur un travail soutenu par la bourse de doctorat McKnight du Florida Education Fund, le Recherche des diplômés de la National Science Foundation Programme de bourses (subvention n ° DGE-1315138), et la National Science Foundation Advancing Programme d'apprentissage informel des STEM (subvention n ° DRL-1322725). Ce manuscrit est l'Université de Floride contribution au numéro de paléobiologie 879.

REFERENCES

Agassiz, L. 1833-1844. Recherches sur les poissons fossiles. Petitpierre, Neuchatel.
Applegate, S.P. 1965. Tooth terminology and variation in sharkswith special reference to the sand shark Carcharias taurusRafinesque. Los Angeles County Museum Contributions in Science, 86:1-18.

Applegate, S.P. and Espinosa-Arrubarrena, L. 1996. The fossil history of Carcharodonand its possible ancestor, Cretolamna: a study in tooth identification, p. 19-36. In Klimley, A.P. and Ainley, D.G. (eds.), Great White Sharks: The Biology of Carcharodon carcharias. Academic Press, San Diego, CA.

Bendix-Almgreen, S.E. 1983. Carcharodon megalodonfrom the Upper Miocene of Denmark, with comments on elasmobranch tooth enameloid: coronoïn. Bulletin of the Geological Society of Denmark, 32(1-2):1-32.

Bourdon, J. 2005. Dentition reconstructions science or fantasy.Accessed on October 20, 2020. http://elasmo.com/genera/reconstruct/the_recon.html

Cailliet, G.M., Natanson, L.J., Welden, B.A., and Ebert, D.A. 1985. Preliminary studies on the age and growth of the white shark, Carcharodon carcharias, using vertebral bands. Memoirs of the Southern California Academy of Sciences, 9(4):49-60. 25.

Cappetta, H. 1987. Chondrichthyes II: Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. G Fischer Verlag, Stuttgart, New York.

Cappetta, H. 2012. Chondrichthyes: Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. Handbook of Paleoichthyology, 3E. Friedrich Pfeil Verlag, München.

Casier, E. 1960. Note sur la collection des poissons paléocèneset éocènes de l'Enclave de Cabinda (Congo). Annales du Musée du Congo Belge, Sér. Minéralogie Géologie, Paléontologie, 1(2):1-48.

Castro, J.I. 2012. A summary of observations on the maximum size attained by the white shark, Carcharodon carcharias, p. 85-90. In Domeier, M.L. (ed.), Global Perspectives on the Biology and Life History of the White Shark. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL.

Cooper, J.A., Pimiento, C., Ferrón, H.G., and Benton, M.J. 2020. Body dimensions of the extinct giant shark Otodus megalodon: a 2D reconstruction. Scientific Reports, 10(1):1-9. https://doi.org/10.1038/s41598-020-71387-y Cornell, J.A. and Berger, R.D. 1987. Factors that influence thevalue of the coefficient of determination in simple linear and nonlinear regression models.Phytopathology, 77(1):63-70.

Dean, B. 1909. The giant of ancient sharks. The American MuseumJournal, 9(8):233-234.
Ehret, D.J., Hubbell, G., and MacFadden, B.J. 2009. Exceptionalpreservation of the white shark Carcharodon (Lamniformes, Lamnidae) from the early Pliocene of Peru. Journal of Vertebrate Paleontology, 29(1):1-13. https://doi.org/10.1671/039.029.0113

Ehret, D.J., MacFadden, B.J., Jones, D.S., Devries, T.J., Foster, D.A., and Salas?Gismondi, R. 2012. Origin of the white shark Carcharodon(Lamniformes: Lamnidae) based on recalibration of the Upper Neogene Pisco Formation of Peru. Palaeontology, 55(6):1139-1153. https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2012.01201.x

Glickman, L.S. 1964. Class Chondrichthyes, Subclass Elasmobranchii, (in Russian), p. 196-237. In Obruchev, D.V. (ed.), Fundamentals of Paleontology, Volume 11. Nauka SSSR, Moscow and Leningrad. [English translation 1967, p. 292-352. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem]

Gottfried, M.D., Compagno, L.J.V., and Bowman, S.C. 1996. Size and skeletal anatomy of the giant megatooth shark Carcharodon megalodon, p. 55-89. In Klimley, A.P. and Ainley, D.G (eds.), Great White Sharks: The Biology of Carcharodon carcharias. Academic Press, San Diego, CA.Grant, C.A.,

MacFadden, B.J., Antonenko, P., and Perez, V.J. 2017. 3-D Fossils for K-12 education: a case example using the giant extinct shark, Carcharocles megalodon. The Paleontological Society Papers,22:197-209. https://doi.org/10.1017/scs.2017.15

Herraiz, J.L., Ribé, J., Botella, H., Martínez-Pérez, C., and Ferrón, H.G. 2020. Use of nursery areas by the extinct megatooth shark Otodus megalodon(Chondrichthyes: Lamniformes). Biology Letters, 16(11):p.20200746. https://doi.org/10.1098/rsbl.2020.0746

Hubbell, G. 1996. Using tooth structure to determine the evolutionary history of the white shark, p. 9-18. In Klimley, A.P. and Ainley, D.G. (eds.), Great White Sharks: The Biology of Carcharodon carcharias. Academic Press, San Diego, CA.

Jordan, D.S. and Hannibal, H. 1923. Fossil sharks and rays of the Pacific slope of North America. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences, 23:27-63.
Kent, B.W. 1994. Fossil Sharks ofthe Chesapeake Bay Region. Egan Rees and Boyer, Inc., Columbia, MD.

Kent, B.W. 2018. The cartilaginous fishes (chimaeras, sharks, and rays) of Calvert Cliffs, Maryland, USA, p. 45-157. In Godfrey, S.J. (ed.), The Geology and Vertebrate Paleontology of Calvert Cliffs, Maryland, USA. Smithsonian Institution Scholarly Press.

Lowry, D., de Castro, A.L.F., Mara, K., Whitenack, L.B., Delius, B., Burgess, G.H., and Motta, P. 2009. Determining shark size from forensic analysis of bite damage. Marine Biology, 156(12):2483-2492. https://doi.org/10.1007/s00227-009-1273-3

McClain, C.R., Balk, M.A., Benfield, M.C., Branch, T.A., Chen, C., Cosgrove, J., Dove, A.D., Gaskins, L.C., Helm, R.R., Hochberg, F.G., and Lee, F.B., 2015.Sizing ocean giants: patterns of intraspecific size variation in marine megafauna. PeerJ, 3:p.e715. https://doi.org/10.7717/ peerj.715

Natanson, L.J. 2001. Preliminary investigations into the age and growth of the shortfin mako, Isurus oxyrinchus, white shark, Carcharodon carcharias, and thresher shark, Alopias vulpinus, in the Western North AtlanticOcean. International Commissionfor the Conservation of Atlantic Tunas Working Document, Standing Committee on Research and Statistics, 1:1-66.

Newbrey, M.G., Siversson, M., Cook, T.D., Fotheringham, A.M., and Sanchez, R.L. 2015. Vertebral morphology, dentition, age, growth, and ecology of the large lamniform shark Cardabiodon ricki. Acta Palaeontologica Polonica, 60(4):877-897. https://doi.org/10.4202/app.2012.0047

Nyberg, K.G., Ciampaglio, C.N., and Wray, G.A. 2006. Tracing the ancestry of the great white shark. Journal of Vertebrate Paleontology, 26:806-814. https://www.jstor.org/stable/4524633

Perez, V.J., Godfrey, S.J., Kent, B.W., Weems, R.E., and Nance,J.R. 2019. The transition between Carcharocles chubutensisand Carcharocles megalodon(Otodontidae, Chondrichthyes): lateral cuspletloss through time. Journal of Vertebrate Paleontology, 38(6):p.e1546732. https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1546732

Pimiento, C., Ehret, D.J., MacFadden, B.J., and Hubbell, G. 2010. Ancient nursery area for the extinct giant shark Megalodon from the Miocene of Panama. Plos One, 5(5):e10552. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010552

Pimiento, C. and Balk, M.A. 2015.Body-size trends of the extinct giant shark Carcharocles megalodon: a deep-time perspective on marine apex predators. Paleobiology, 41(3):479-490. https://doi.org/10.1017/pab.2015.16

Purdy, R. 1996. Paleoecology of fossil white sharks, p. 67-78. In Klimley, A.P. and Ainley, D.G. (eds.), Great White Sharks: The Biology of Carcharodon carcharias. Academic Press, San Diego, California.

Purdy, R.W., Schneider, V.P., Applegate, S.P., McLellan, J.H., Meyer, R.L., and Slaughter, B.H. 2001. The Neogene sharks, rays,and bony fishes from Lee Creek Mine, Aurora, North Carolina. Smithsonian Contributions to Paleobiology, 90:71-202.

Randall, J.E. 1973. Size of the great white shark(Carcharodon).Science, 181(4095):169-170. https://doi.org/10.1126/science.181.4095.169

Razak, H. and Kocsis, L. 2018. Late Miocene Otodus (Megaselachus) megalodonfrom Brunei Darussalam: Body length estimation and habitat reconstruction. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen, 288(3):299-306.https://doi.org/10.1127/njgpa/2018/0743

Reolid, M. and Molina, J.M. 2015. Registro de Carcharocles megalodonen el sector oriental de la Cuenca del Guadalquivir (Mioceno superior, Sur de España). Estudios Geológicos, 71(2):e032. https://doi.org/10.3989/egeol.41828.342

Shimada, K. 2002a. The relationship between the tooth size and total body length in the white shark. Journal of Fossil Research, 35(2):28-33. Shimada, K. 2002b. Dental homologies in lamniform sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii). Journal of Morphology, 251(1):38-72. https://doi.org/10.1002/jmor.1073

Shimada, K. 2005. Types of toothsets in the fossil record of sharks, and comments on reconstructing dentitions of extinct sharks. Journal of Fossil Research, 38(2):141-145.

Shimada, K. 2019. The sizeof the megatooth shark, Otodus megalodon (Lamniformes: Otodontidae), revisited. Historical Biology, 1-8. https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1666840

Shimada, K., Chandler, R.E., Lam,O.L .T., Tan ak a, T., an d Wa r d,D.J., 2017. A new elusive otodontid shark (Lamniformes: Otodontidae) from the lower Miocene, and comments on the taxonomy of otodontid genera, including the ‘megatoothed’ clade. Historical Biology, 29(5):704-714. https://doi.org/10.1080/08912963.2016.1236795

Shimada, K., Becker, M.A., and Griffiths, M.L. 2020. Body, jaw,and dentition lengths of macrophagous lamniform sharks, andbody size evolution in Lamniformes with special reference to ‘off-the-scale’ gigantism of the megatooth shark, Otodus megalodon. Historical Biology, 1-17. https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1812598

Shimada, K., Bonnan, M.F., Becker, M.A., and Griffiths, M.L. 2021. Ontogenetic growth pattern of the extinct megatooth shark Otodus megalodon—implications for its reproductive biology, development, and life expectancy. Historical Biology, 1-6. https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1861608

Siversson, M. 2012. Lamniform sharks: 110 million years of ocean supremacy. Royal Tyrell Museum Speaker Series. Alberta, Canada. March 28, 2012.

Tomita, T., Miyamoto, K., Kawaguchi, A., Toda, M., Oka, S.I., Nozu, R., and Sato, K. 2017. Dental ontogeny of a white shark embryo. Journal of Morphology, 278(2):215-227. https://doi.org/10.1002/jmor.20630

Trif, N., Ciobanu, R., and Codrea, V. 2016. The first record ofthe giant sharkOtodus megalodon (Agassiz, 1835) from Romania. Brukenthal Acta Musei, 11(3):507-526.

Uyeno, T. 1989. Description of an almost complete tooth set of Carcharodon megalodonfrom a Middle Miocene bed in Saitama Prefecture, Japan. Bulletin of Saitama Museum of Natural History, 7:73-85.

Ward, D.J. and Bonavia, C.G. 2001. Additions to, and a review of, the Miocene shark and ray fauna of Malta. Central Mediterranean Naturalist, 3:131-146.

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, Texas.

Wintner, S.P. and Cliff, G. 1999. Age and growth determination of the white shark, Carcharodon carcharias,from the east coast of South Africa. Fish Bulletin, 97:153-169.

Zhelezko, V. and Kozlov, V. 1999.Elasmobranchii and Paleogene biostratigraphy of Transurals and Central Asia. Materials on Stratigraphy and Paleontology ofthe Urals, (3):1-324

ANNEXES

ANNEXE 1.

Mesures de la largeur de la couronne en mm à partir de Carcharodon carcharias modernes (n = 10) et Isurus oxyrinchus (n = 1). Les mesures sont séparées pour les différentes régions conservées: en haut à gauche (UL), en haut à droite (UR), en bas à gauche (LL) et en bas à droite (LR). (Toutes les annexes sont disponibles en téléchargement dans un fichier compressé à https://palaeo-electronica.org/content/2021/3284-estimating-lamniformbody-size.)

ANNEXE 2.

Mesures de la hauteur de la couronne en mm à partir de Carcharodon carcharias modernes (n = 10) et Isurus oxyrinchus (n = 1). Les mesures sont séparées pour les différentes régions conservées: en haut à gauche (UL), en haut à droite (UR), en bas à gauche (LL) et en bas à droite (LR). * pathologique ou cassé. (Toutes les annexes sont disponibles pour téléchargement dans un fichier zippé à https://palaeo-electronica.org/content/2021/3284-estimation-de-la-taille-du-corps-lamniforme.)

ANNEXE 3.

Mesures de la largeur de la couronne en mm de 11 dentitions fossiles d'Otodus et de Carcharodon. Les mesures sont séparées pour les différentes régions conservées: en haut à gauche (UL), en haut à droite (UR), en bas gauche (LL) et en bas à droite (LR). (Toutes les annexes sont disponibles pour téléchargement dans un fichier zippé à l'adresse https://palaeo-electronica.org/content/2021/3284-estimating-lamniform-body-size.)

ANNEXE 4.

Mesures de la hauteur de la couronne en mm de 11 dentitions fossiles d'Otodus et de Carcharodon. Les mesures sont séparées pour les différentes régions conservées: en haut à gauche (UL), en haut à droite (UR), en bas gauche (LL) et en bas à droite (LR). (Toutes les annexes sont disponibles pour téléchargement dans un fichier zippé à l'adresse https://palaeo-electronica.org/content/2021/3284-estimating-lamniform-body-size.)

ANNEXE 5.

Facteurs de correction appliqués pour les dents manquantes dans les dentitions fossiles de Carcharodon et Otodus. Facteurs de correction pour Carcharodon spp. sont basés sur le pourcentage moyen de la couronne totale additionnée largeur à partir d'un échantillon de 10 dentitions modernes de C. carcharias (voir Figure 6A-B). Facteurs de correction pour Otodus megalodon adulte sont basés sur les proportions de largeur de la couronne dans l'UF-VP-311000. Correction les facteurs pour Otodus megalodon juvénile sont basés sur les proportions de largeur de la cime dans CH-31-46P. Les facteurs de correction pour Otodus chubutensis proviennent de GHC 3. (Toutes les annexes sont disponibles pour téléchargement dans un fichier zippé à https://palaeo-electronica.org/content/2021/3284-estimating-lamniformbody-size.)