UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA

Corso di Laurea in Biologia

ELABORATO DI LAUREA

I mammiferi alla conquista degli abissi oceanici: i misteri svelati degli odontoceti

Tutor: Prof.ssa Francesca Cima
Dipartimento di Biologia

Laureando: Alberto Bettini

ANNO ACCADEMICO 2023/2024

Indice

INTRODUZIONE 2

CAPITOLO 1 – Caratteristiche e Classificazione 4

1.1. Gli Odontoceti 4

CAPITOLO 2 – Evoluzione e Filogenesi 8

CAPITOLO 3 – Il Biosonar Quale Principale Neomorfia 16

CAPITOLO 4 – Gli Esploratori degli Abissi 21

4.1. Ziphiidae 22

4.2. Physeteridae 27

CAPITOLO 5 – Adattamenti all'Immersione Profonda 31

5.1. Adattamenti alla pressione 32

5.1.1. Soluzioni alle patologie legate alla differenza di pressione 34

5.1.1.1. Barotrauma 34

5.1.1.2. Sindrome da Decompressione (DCS) 35

5.1.1.3. Narcosi da Azoto 36

5.1.1.4. Sindrome Nervosa da Alta Pressione (HPNS) 37

5.2. Adattamenti all'Apnea 37

5.2.1. L'Aerobic Dive Limit (ADL) 38

5.2.2. La Diving Response 38

5.2.3. Le Globine e le Riserve di Ossigeno 39

5.4. Adattamenti Scheletrici e Galleggiabilità 42

5.5. Adattamenti della Vista 43

CONCLUSIONI 44

BIBLIOGRAFIA 46

INTRODUZIONE

La storia evolutiva dei Cetacei iniziò all'incirca 50 milioni di anni fa a partire da un gruppo di piccoli Artiodattili terrestri e racconta una delle transizioni macroevolutive più straordinarie e complesse tra i mammiferi. Il passaggio da un habitat terrestre a uno stile di vita completamente acquatico comportò cambiamenti radicali nell'anatomia, nella fisiologia e nel comportamento di questi animali e il risultato di questa straordinaria trasformazione sono i Cetacei attuali, che includono i mammiferi più grandi, con il cervello più voluminoso, i più abili nel nuoto, i più rumorosi e quelli capaci delle immersioni più profonde. Tra le caratteristiche più straordinarie dei Cetacei odierni, in particolare di alcuni Odontoceti, spicca la capacità di eseguire immersioni ripetute, prolungate e a grandi profondità per la ricerca di cibo. Essendo mammiferi che respirano aria, sorge naturale domandarsi quali pressioni selettive possano avere spinto i loro progenitori terrestri ad abbandonare la terraferma e a superare enormi barriere fisiologiche per adattarsi a una vita nelle profondità oceaniche (Beatty e Rothschild, 2008; Daugan, 2022).

Una delle ipotesi più accreditate per spiegare l'origine dei loro adattamenti è legata ai vantaggi evolutivi offerti dalla possibilità di sfruttare le ricche risorse alimentari dell'ambiente marino. Darwin fu tra i primi a proporre che la grande abbondanza di cibo in mare potesse aver avuto un ruolo determinante nella transizione dei progenitori terrestri dei Cetacei verso un ambiente acquatico (Darwin, 1859) e la necessità di procacciarsi il cibo attraverso immersioni in apnea avrebbe dunque costituito una delle principali pressioni selettive che guidò la transizione che dai primi Archeoceti anfibi dell'Eocene portò alla comparsa dei Cetacei moderni, pienamente adattati alla vita subacquea. Tuttavia, nonostante l'importanza di questi adattamenti all'immersione, le nostre conoscenze sulle pressioni selettive, sull'ecologia alimentare e sulle prestazioni fisiche degli antichi Cetacei completamente acquatici rimangono ancora limitate, soprattutto per quanto riguarda le loro capacità di immersione (Uhen, 2010).

La ricostruzione delle tappe evolutive che hanno portato allo sviluppo dell'immersione profonda nei Cetacei rimane complessa. Molti degli adattamenti riscontrabili nelle specie moderne, correlati alla capacità di sopportare le sfide imposte dalle profondità oceaniche, riguardano tessuti e strutture corporee che difficilmente si conservano nei reperti fossili, oltre a strategie comportamentali difficili da rilevare con certezza in specie estinte. Tuttavia, sebbene permangano molte domande sulle dinamiche che hanno consentito ai Cetacei di colonizzare le zone afotiche degli oceani, oltre i 200 m di profondità, e sulle capacità di immersione delle loro forme ancestrali, lo studio di alcuni aspetti scheletrici e della coevoluzione tra anatomia e sistemi sensoriali, attraverso approcci molecolari e paleontologici, possono fornire preziosi indizi sui processi che hanno permesso a questi animali di esplorare e conquistare le profondità oceaniche (Uhen, 2010; Lindberg e Pyenson, 2007; Pyenson, 2017).

Tra i Cetacei attuali alcuni mantengono una dentizione funzionale e sono in grado di rilevare le prede attraverso un sofisticato sistema di ecolocalizzazione (Odontoceti), mentre altri hanno perso i denti e si nutrono filtrando enormi quantità d'acqua grazie a file di fanoni (Misticeti) (Thewissen e Williams, 2002c; Weller *et al.*, 2013; Gatesy *et al.*, 2013). Questa transizione evolutiva ha portato alla comparsa di specie di Odontoceti, come *Ziphius cavirostris* (zifio), in grado di compiere immersioni regolari a profondità estreme, raggiungendo i 3000 m di profondità e restando in apnea per oltre 200 min. Tali prestazioni sono rese possibili da alcuni adattamenti straordinari che vanno dal collasso polmonare a una sofisticata gestione delle riserve di ossigeno, permettendo a questi Cetacei di prosperare in uno degli ambienti più estremi del pianeta (Cranford *et al.*, 2008; Mirceta *et al.*, 2013; Quick *et al.*, 2020; NOAA Fisheries, 2022).

CAPITOLO 1 – Caratteristiche e Classificazione

I Cetacei sono mammiferi completamente acquatici dotati di adattamenti morfologici e fisiologici altamente specializzati per la vita in mare che li rendono unici. Presentano un corpo idrodinamico caratterizzato dall'assenza di arti posteriori, arti anteriori trasformati in pinne, la pelliccia è significativamente ridotta o assente, peli sensoriali sono localizzati principalmente nella regione cefalica e, in molte specie, è presente una pinna dorsale carnosa (Thewissen e Williams, 2002c; Weller *et al.*, 2013).

Nonostante queste marcate differenze, i Cetacei condividono con gli altri mammiferi caratteristiche fondamentali: sono endotermi, possiedono polmoni e respirano ossigeno atmosferico necessitando quindi di emergere in superficie per respirare attraverso un'apertura chiamata sfiatatoio all'apice del capo e allattano i propri piccoli fornendo loro cure parentali prolungate (Lilley *et al.*, 2022; O'Brien *et al.*, 2021).

L'ordine dei Cetacei comprende due sottordini viventi, i Misticeti e gli Odontoceti, che includono circa 90 specie suddivise in 14 famiglie (International Whaling Commission n.d.), oltre al sottordine estinto degli Archeoceti.

1.1. Gli Odontoceti

Questi Cetacei sono caratterizzati dalla presenza di denti che utilizzano per catturare prede vive. È il sottordine più numeroso e comprende una vasta gamma di specie adattate a occupare diverse nicchie ecologiche, dagli abissi oceanici fino ai vasti bacini fluviali. Presentano una caratteristica asimmetria cranica funzionale, ritenuta utile per ospitare le strutture responsabili delle loro caratteristiche vocalizzazioni. Questi Cetacei sono infatti noti per la capacità di ecolocalizzare mediante un "biosonar", un adattamento evolutivo che consente loro di orientarsi e individuare prede in ambienti oscuri e acque torbide. Emettendo suoni ad alta frequenza e analizzando gli echi di ritorno, sono in grado di determinare la

posizione, le dimensioni, la forma e persino la consistenza degli oggetti circostanti (Nachtigall, 1980; Thewissen e Williams, 2002c; Laeta *et al.,* 2023).

La struttura sociale degli Odontoceti è spesso complessa. Molte specie vivono in gruppi famigliari chiamati "pod" con struttura tipicamente matriarcale. Questi gruppi possono mostrare comportamenti sociali sofisticati, tra cui la cooperazione nella caccia e l'uso di complesse vocalizzazioni per la comunicazione (Tyack, 2008).

Attualmente gli Odontoceti sono rappresentati da circa 75 specie, comprese in 10 famiglie (International Whaling Commission n.d.):

- Physeteridae (1 specie):
    - *Physeter macrocephalus* (Capodoglio)
- Kogiidae (2 specie):
    - *Kogia breviceps* (Capodoglio pigmeo)
    - *Kogia sima* (Capodoglio nano)
- Ziphiidae (24 specie):
    - *Berardius arnuxii* (Berardio australe)
    - *Berardius bairdii* (Berardio boreale)
    - *Berardius minimus* (Berardio di Sato)
    - *Hyperoodon ampullatus* (Iperodonte boreale)
    - *Hyperoodon planifrons* (Iperodonte australe)
    - *Indopacetus pacificus* (Mesoplodonte di Longman)
    - *Mesoplodon bidens* (Mesoplodonte di Sowerby)
    - *Mesoplodon bowdoini* (Mesoplodonte di Bowdoin)
    - *Mesoplodon carlhubbsi* (Mesoplodonte di Hubbs)
    - *Mesoplodon densirostris* (Mesoplodonte di De Balinville)
    - *Mesoplodon eueu* (mesoplodonte di Ramari)
    - *Mesoplodon europaeus* (Mesoplodonte di Gervais)
    - *Mesoplodon ginkgodens* (Mesoplodonte di Nishiwaki)
    - *Mesoplodon grayi* (Mesoplodonte di Gray)
    - *Mesoplodon hectori* (Mesoplodonte di Hector)
    - *Mesoplodon hotaula* (Mesoplodonte di Deraniyagala)
    - *Mesoplodon layardii* (Mesoplodonte di Layard)
    - *Mesoplodon mirus* (Mesoplodonte di True)
    - *Mesoplodon perrini* (Mesoplodonte di Perrin)
    - *Mesoplodon peruvianus* (Mesoplodonte pigmeo)

- *Mesoplodon stejnegeri* (Mesoplodonte di Stejneger)
- *Mesoplodon traversii* (Mesoplodonte di Travers)
- *Tasmacetus shepherdi* (Tasmaceto o Mesoplodonte di Shepherd)
- *Ziphius cavirostris* (Zifio)

- Delphinidae (37 specie):
  - *Cephalorhynchus commersonii* (Cefalorinco di Commerson)
  - *Cephalorhynchus eutropia* (Cefaorinco eutropia)
  - *Cephalorhynchus heavisidii* (Cefalorinco di Heaviside)
  - *Cephalorhynchus hectori* (Cefalorinco di Hector)
  - *Delphinus delphis* (Delfino comune)
  - *Feresa attenuata* (Feresa)
  - *Grampus grisou* (Grampo)
  - *Globicephala macrorhynchus* (Globicefalo di Gray)
  - *Globicephala melas* (Globicefalo)
  - *Lagenodelphis hosei* (Lagenodelfino)
  - *Lagenorhynchus acutus* (Lagenoringo acuto)
  - *Lagenorhynchus albirostris* (Lagenorinco rostrobianco)
  - *Lagenorhynchus australis* (Lagenoringo australe)
  - *Lagenorhynchus cruciger* (Lagenorinco dalla croce)
  - *Lagenorhynchus obliquidens* (Lagenorinco dai denti obliqui)
  - *Lagenorhynchus obscurus* (Legenorinco scuro)
  - *Lissodelphis borealis* (Lissodelfino boreale)
  - *Lissodelphis peronii* (Lissodelfino australe)
  - *Orcinus orca* (Orca)
  - *Orcaella brevirostris* (Orcella asiatica)
  - *Orcaella heinsohni* (Orcella australiana)
  - *Peponocephala electra* (Peponocefalo)
  - *Pseudorca crassidens* (Pseudorca)
  - *Sotalia fluviatilis* (Sotalia fluviale)
  - *Sotalia guianensis* (Sotalia marina)
  - *Sousa chinensis* (Susa pacifica)
  - *Sousa plumbea* (Susa indiana)
  - *Sousa sahulensis* (Susa australiana)
  - *Sousa teuszii* (Susa atlantica)
  - *Stenella attenuata* (Stenella maculata pantropicale)
  - *Stenella clymene* (Stenella climene)
  - *Stenella coeruleoalba* (Stenella striata)
  - *Stenella frontalis* (Stenella maculata atlantica)
  - *Stenella longirostris* (Stenella dal lungo rostro)
  - *Steno bredanensis* (Steno)

    - *Tursiops aduncus* (Tursiope indo-pacifico)
    - *Tursiops truncatus* (Tursiope comune)
- Monodontidae (2 specie):
    - *Monodon monoceros* (Narvalo)
    - *Delphinapterus leucas* (Beluga)
- Phocoenidae (7 specie):
    - *Phocoenoides dalli* (Focenoide)
    - *Phocoena dioptrica* (Focena dagli occhiali)
    - *Phocoena phocoena* (Focena)
    - *Phocoena sinus* (Focena del Golfo di California)
    - *Phocoena spinipinnis* (Focena spinipinne)
    - *Neophocaena asiaeorientalis* (Neofocena dello Yangtze)
    - *Neophocaena phocaenoides* (Neofocena dell'Indo-Pacifico)
- Platanistidae (2 specie):
    - *Platanista gangetica* (Delfino del Gange)
- Lipotidae (1 specie):
    - *Lipotes vexillifer* (Delfino del fiume Yangtze, estinto)
- Iniidae (1 specie):
    - *Inia geoffrensis* (Delfino dell'Amazzonia)
- Pontoporiidae (1 specie):
    - *Pontoporia blainvillei* (Delfino di La Plata)

CAPITOLO 2 – Evoluzione e Filogenesi

La storia evolutiva dei Cetacei ebbe inizio nell'Eocene, nelle pianure alluvionali e nelle acque poco profonde dell'antico oceano Tetide, nella regione che oggi corrisponde all'area indo-pakistana e rappresenta sicuramente una delle transizioni macroevolutive più rilevanti tra i mammiferi (Thewissen *et al.*, 2007).

Grazie alle analisi molecolari e alle evidenze fossili, è stato possibile determinare la loro discendenza da antenati degli attuali Artiodattili. Questa scoperta ha portato alla creazione di un nuovo clade denominato "Cetartiodactyla", che comprende Cetacei e Artiodattili. Tale classificazione riflette la stretta parentela evolutiva tra questi gruppi, rendendo l'ordine degli Artiodattili non monofiletico senza l'inclusione dei Cetacei. In particolare, i Cetacei risultano strettamente imparentati con gli ippopotami, con cui condividono un antenato comune vissuto circa 50 milioni di anni fa (Figura 1) (Berta, 2017; Gatesy e O'Leary, 2001; Gingerich *et al.,* 2001; Thewissen *et al.,* 2007; Zhou *et al.,* 2012).

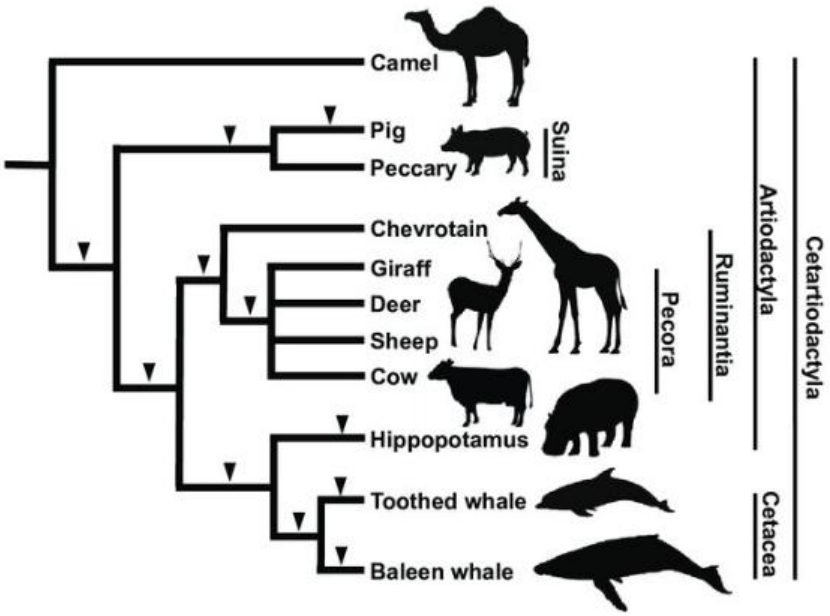

Figura 1. Albero filogenetico dei Cetacei e degli Artiodattili ottenuto tramite il metodo SINE. La monofilia tra ippopotami e cetacei è stata fortemente supportata da numerose inserzioni SINE indipendenti. Le frecce nere indicano l'ordine di ramificazione dei diversi gruppi (Nikaido et al., 2022).

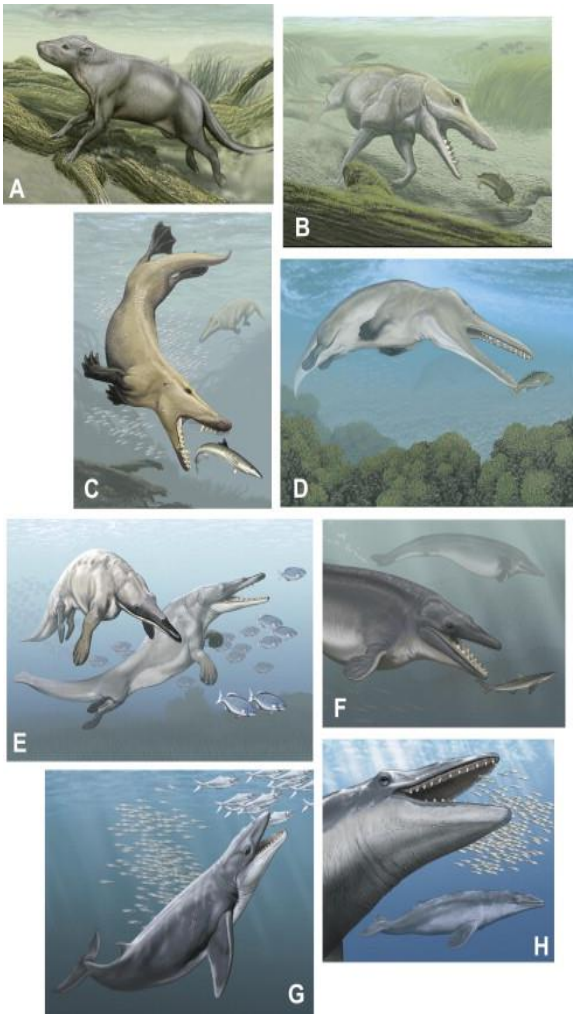

Figura 2. Illustrazione che riassume la storia evolutiva dei Cetacei: A) Indohyus *(Artiodactyla, Raoellidae); B)* Pakicetus *(Cetacea, Pakicetidae; C)* Ambulocetus *(Cetacea, Ambulocetidae); D)* Remingtonocetus *(Cetacea, Remingtonocetidae); E)* Georgiacetus *(Cetacea, Protocetidae); F)* Dorudon *(Cetacea, Basilosauridae; G)* Janjucetus *(Cetacea, Janjucetidae); H)* Aetiocetus *(Cetacea, Aetiocetidae; (Gatesy et al., 2013).*

I Cetacei basali, il cui progenitore si ritiene appartenesse all'ordine dei Raoellidi (**Figura 2A**), come l'*Indohyus indirae*, Artiodattili digitigradi semiacquatici che abitavano le pianure alluvionali del dominio dell'antico oceano Tetide, vengono classificati nel sottordine degli Archeoceti che include cinque famiglie: Pakicetidae (**Figura 2B**), Ambulocetidae (**Figura 2C**), Remingtonocetidae (**Figura 2D**), Protocetidae (**Figura 2E**), e Basilosauridae, quest'ultima comprendente *Dorudontini* (**Figura 2F**) e *Basilosaurini* (Thewissen e Williams, 2002b).

Già nella famiglia Pakicetidae sono presenti modificazioni iniziali per l'udito subacqueo, come una grande bolla uditiva pachiosteosclerotica in parte separata dall'osso squamoso e un involucro sull'osso timpanico (Gatesy *et al.*, 2013). Nei Remingtonocetidae le mascelle si allungano a formare rostri lunghi e stretti. Altre caratteristiche particolari sono un piccolo osso periotico e meato uditivo interno, la riduzione dei canali semicircolari dell'apparato vestibolare e un ampio forame mandibolare, simile a quello dei Cetacei moderni, suggerendo un miglioramento dell'udito in ambiente acquatico (Gingerich *et al.*, 1995).

Ad ogni modo, le evidenze scheletriche indicano che i remingtonocetidi avessero uno stile di vita anfibio e, come gli ambulocetidi, probabilmente si muovessero in acqua utilizzando una combinazione di ondulazione dorsoventrale e remata pelvica (Figura 2D) (Thewissen e Williams, 2002a; Thewissen *et al.,* 2009).

La famiglia Protocetidae comparve circa 46 milioni di anni fa nell'Eocene Medio e per la prima volta si diffuse a livello globale, suggerendo che alcune specie fossero pelagiche (Thewissen *et al.*, 2009). Questa famiglia comprendeva 15 generi, tra cui spicca *Rodhocetus*, un archeocete di circa 500 kg, noto grazie al ritrovamento di alcuni fossili eccezionalmente ben conservati, le cui caratteristiche anatomiche testimoniano un progressivo adattamento a uno stile di vita completamente acquatico. In questa famiglia si osserva un iniziale arretramento delle narici, che da terminali si portano al disopra dei canini superiori (Figura 3).

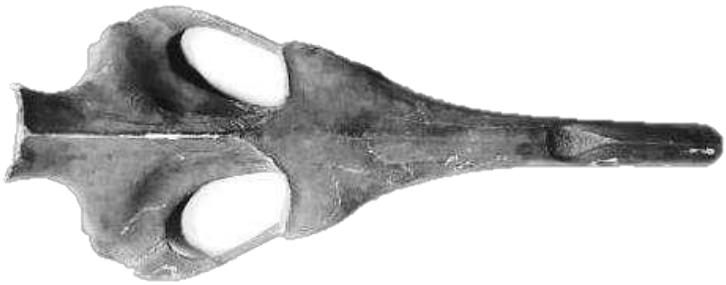

Figura 3. Vista dorsale della ricostruzione del cranio del protocetide Protocetus atavus *(LDUCZ-Z3265) in cui è possibile apprezzare la posizione arretrata delle narici. Immagine modificata (University College London : The Ancient Whale Skull | UCL Culture Blog).*

Questo cambiamento morfologico rappresenta un'importante innovazione adattativa all'ambiente acquatico ed evidenzia la tendenza verso il retrocedere delle narici, un processo che porterà alla formazione dello sfiatatoio nei Cetacei moderni. La dentizione inizia a semplificarsi e il grande forame mandibolare, insieme a una bolla uditiva ingrandita e meno connessa al cranio, migliora l'udito direzionale in acqua. *Rodhocetus* presentava vertebre cervicali compresse e un collo corto, simile a quello della successiva famiglia Basilosauridae e dei Cetacei moderni. Possedeva ancora quattro arti e uno stile di nuoto che derivava da una combinazione di ondulazione dorso-ventrale e remata pelvica. Le quattro vertebre sacrali, ancora fuse al bacino, indicano una certa capacità di movimento sulla terraferma (Figura 4) (Gingerich *et al.*, 2001; Gatesy *et al.,* 2013).

Nei protocetidi successivi, come *Georgiacetus vogtlensis* (Figura 2E) e *Protocetus atavus* (Figura 3), le vertebre sacrali perdono il loro collegamento con il bacino, suggerendo dunque che questi animali non fossero più in grado di spostarsi sulla terraferma come faceva invece *Rodhocetus* (Figura 4) (Hulbert *et al.* 1998).

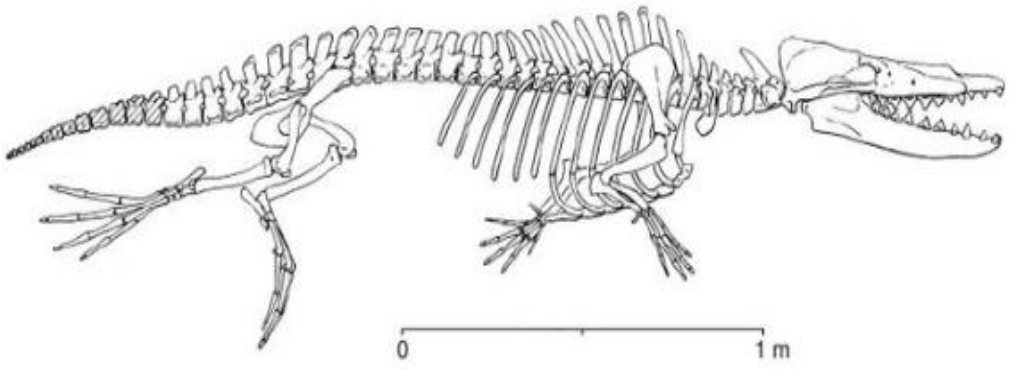

Figura 4. Ricostruzione composita dello scheletro del protocetide Rodhocetus kasrani*. Le vertebre terminali della coda (tratteggiate) sono ipotetiche, e la coda era quasi certamente più lunga di quanto mostrato in figura. Gli arti anteriori, durante il nuoto, venivano probabilmente mantenuti ripiegati contro il corpo. La locomozione acquatica avveniva tramite remata pelvica in superficie e con movimenti ondulatori caudali durante il nuoto rapido in immersione. Sulla terraferma,* Rodhocetus *si sosteneva sul II, III e IV dito degli arti anteriori dotati di zoccoli, e sulla superficie plantare degli arti posteriori, muovendosi probabilmente in modo simile a un'otaria o un leone marino moderno (Gingerich et al., 2001).*

I basilosauridi, vissuti tra 38 e 34 milioni di anni fa durante l'Eocene Medio-Superiore e comprendenti i generi *Dorudon* e *Basilosaurus*, furono la famiglia di Archeoceti che completò definitivamente la transizione verso un'esistenza completamente acquatica. *Basilosaurus isis* raggiunse dimensioni gigantesche raggiungendo 16-18 m di lunghezza (Figura 5A).

Le narici continuarono a spostarsi verso la parte posteriore del rostro, trasformandosi in uno sfiatatoio (Uhen, 2008; Gatesy *et al.*, 2013). Anche le bolle uditive si distaccarono progressivamente, isolandosi acusticamente dagli altri elementi cranici, sebbene non ci siano evidenze scheletriche della presenza di un melone o della capacità di ecolocalizzare. La forma delle vertebre caudali terminali, compresse dorso-ventralmente, suggerisce che possedessero pinne caudali carnose orizzontali simili a quelle dei moderni Cetacei e che la locomozione fosse basata sull'oscillazione caudale dorso-ventrale per la propulsione. Gli arti anteriori si adattarono alla vita acquatica trasformandosi in

pinne. Questa trasformazione comportò diversi cambiamenti morfologici significativi, tra cui l'accorciamento delle ossa dello stilopodio e dello zeugopodio, l'iperfalangia, la formazione di membrane interdigitali e la perdita o riduzione estrema della mobilità in tutte le articolazioni dell'arto anteriore. Gli arti posteriori si ridussero notevolmente, con solo tre dita, e molto probabilmente non erano più in grado di sostenere la locomozione terrestre sebbene la presenza di un'articolazione del ginocchio funzionante suggerisca che una parte dell'arto probabilmente si estendesse oltre la parete corporea (Rommel e Reynolds, 2002; Cooper *et al.*, 2007; Gatesy *et al.,* 2013).

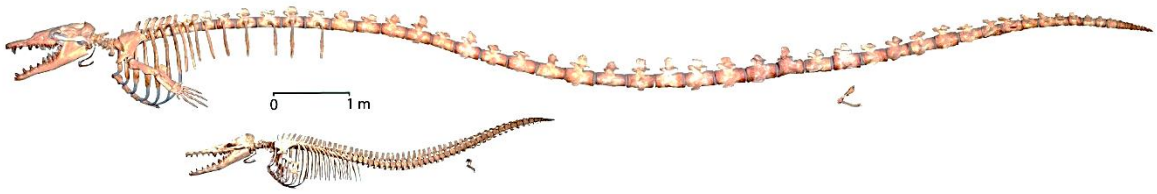

Figura 5. Scheletri di Basilosaurus isis *(A; CGM 42195) e* Dorudon atrox *(B; CGM 42183 e UM 97512, 100146, 101215, 101222) provenienti da Wadi Al Hitan, Egitto, attualmente esposti all'Università del Michigan. Entrambi sono adulti, completamente sviluppati, e illustrati alla stessa scala (la barra di scala equivale a 1 metro). Immagine modificata (Voss et al., 2019).*

Verso la fine dell'Eocene, in un intervallo di soli 15 milioni di anni, si completò così il processo evolutivo che portò dai primordiali Artiodattili terrestri ai basilosauridi totalmente acquatici, dotati di adattamenti morfologici per una locomozione acquatica efficiente e di caratteristiche che rimasero per lo più invariate durante i successivi cambiamenti evolutivi che riguardarono prevalentemente le strategie di alimentazione (Thewissen e Williams, 2002b).

L'evoluzione dei Cetacei moderni, noti anche come Neoceti, che comprendono i due sottordini attuali dei Misticeti e degli Odontoceti, ebbe inizio verso la fine dell'Eocene, circa 37 milioni di anni fa. Il gruppo più prossimo ai Neoceti fu probabilmente quello dei basilosauridi dorudontini (**Figura 6**) che tuttavia rappresentano un gruppo parafiletico (Thewissen e Hussain, 1998; Gingerich *et al.*, 2001). Una delle caratteristiche distintive dei Neoceti rispetto agli Archeoceti è

la monofiodontia, la quale si sarebbe evoluta una sola volta nel ramo che porta all'antenato comune più recente dei Neoceti sebbene le pressioni selettive che potrebbero aver portato alla perdita della sostituzione dentale rimangano poco chiare (Gingerich *et al.*, 2001). A differenza della maggior parte dei mammiferi, i Cetacei moderni non masticano il cibo, ma si nutrono filtrando (Misticeti) o ingoiando prede intere o porzioni di esse (Odontoceti). Pertanto, la perdita dell'occlusione e dell'usura tra i denti superiori e inferiori potrebbe aver consentito a una sola generazione di denti di mantenere la propria funzionalità per tutta la vita dell'individuo (Armfield *et al.,* 2013).

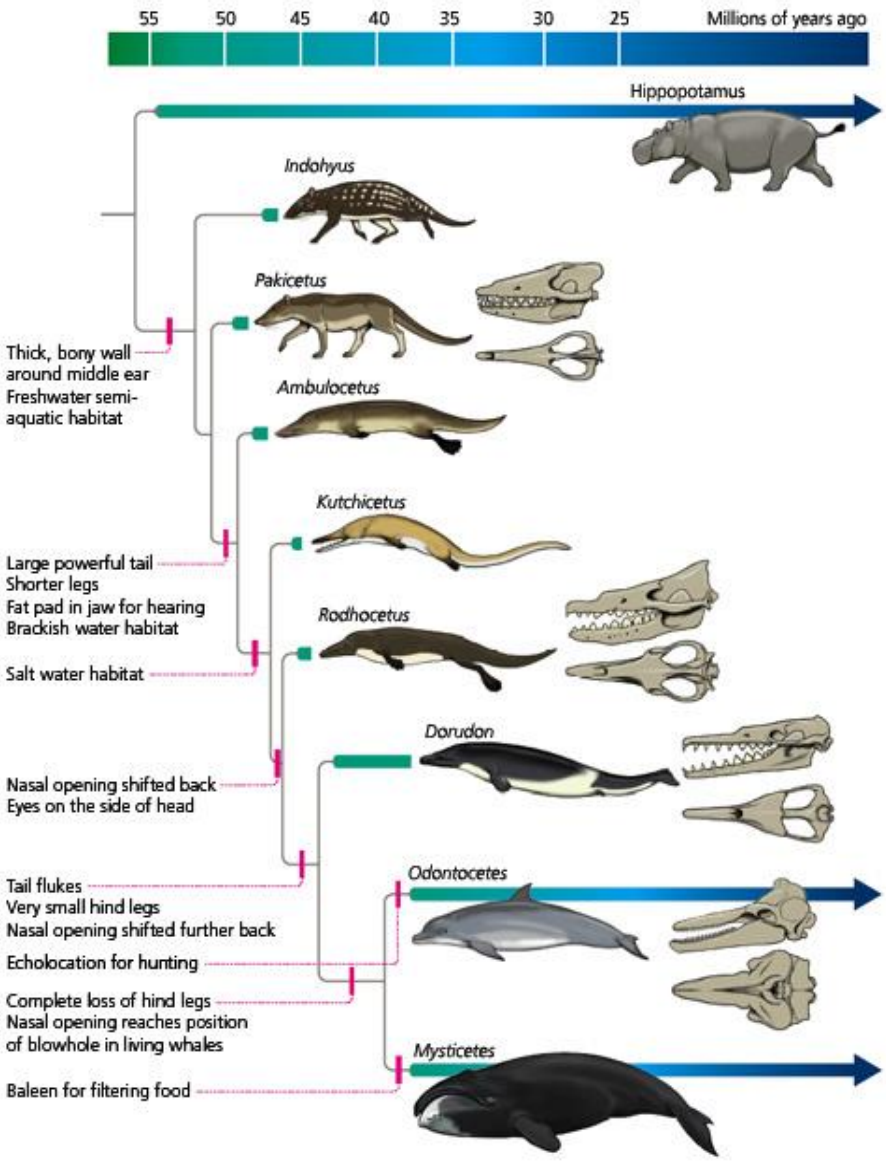

Figura 6. Filogenesi semplificata dei Cetacei (Zimmer e Kingslover, 2010).

Gli Odontoceti conservarono, seppure con variazioni tra le specie, una dentizione adulta non sempre utilizzata a scopi alimentari. Alcune specie continuarono a impiegare i denti per catturare prede di piccole, medie e grandi dimensioni, mentre altre svilupparono un'alimentazione per suzione, perdendo l'uso funzionale dei denti. In tali casi, la dentizione si ridusse in numero e si modificò, diventando un tratto sessualmente dimorfico più evidente nei maschi. Negli Odontoceti primitivi prevalevano eterodonzia e polidonzia, mentre nei moderni Odontoceti, fatta eccezione per Ziphiidae e Physeteridae, si osserva una dentizione poliodonte e omodonte (Armfield *et al.*, 2013; Gatesy *et al.*, 2013).

In tutti gli Odontoceti le ossa premascellare e mascellare si allungarono rispetto a quelle dei basilosauridi dorudontini, mentre le ossa nasali arretrarono, portandosi progressivamente nella posizione attuale dello sfiatatoio. A differenza dei Misticeti, nei quali le ossa premascellari e mascellari si presentano convesse per ospitare i fanoni, il piano facciale degli Odontoceti risulta concavo e asimmetrico, con il lato destro generalmente più sviluppato del sinistro. Questa configurazione ha lo scopo di ospitare le principali innovazioni evolutive degli Odontoceti, ovvero, il melone, i muscoli facciali coinvolti nella produzione dei suoni e i sacchi nasali, strutture necessarie alla generazione direzionale del suono associata all'ecolocalizzazione, una capacità che nei mammiferi si riscontra solo negli Odontoceti e nei Chirotteri (Churchill *et al.,* 2016). Altri adattamenti morfologici, come l'ampio forame mandibolare e una grande bolla timpanica non collegata al resto del cranio, sono legati alla ricezione del suono. I progenitori dei moderni Odontoceti, non avendo ancora sviluppato la capacità di ecolocalizzare, probabilmente dipendevano in misura maggiore dalla vista per il foraggiamento rispetto ai loro discendenti e per questo motivo possedevano il set completo dei pigmenti visivi tipici dei mammiferi (Pyenson, 2017).

Si ritiene che l'evoluzione di capacità come l'ecolocalizzazione e l'immersione profonda possano essere state influenzate da rilevanti cambiamenti climatici verificatisi durante l'Eocene-Oligocene. In questo periodo, lo sviluppo della corrente circumantartica modificò profondamente la circolazione oceanica e

influenzò la distribuzione delle risorse alimentari a profondità maggiori, aprendo nuove possibilità evolutive per i Cetacei in grado di sfruttare tali risorse (Fordyce, 1980; Fordyce, 1992; Fordyce, 2003). Lindberg e Pyenson (2007) hanno inoltre individuato che la predazione su cefalopodi mesopelagici, che compiono migrazioni verticali giornaliere verso la zona epipelagica, debba aver rappresentato una fondamentale spinta evolutiva. Questo comportamento migratorio, che porta i cefalopodi a risalire verso la superficie durante la notte, li rendeva disponibili ai primi Neoceti solo in condizioni di scarsa illuminazione, rendendo inefficiente una modalità di caccia basata esclusivamente sulla vista. La necessità di accedere a questa abbondante risorsa alimentare potrebbe quindi aver rappresentato una spinta verso lo sviluppo dell'ecolocalizzazione, e la capacità di immergersi a grandi profondità avrebbe consentito a questi Neoceti basali di sfruttare tali risorse nell'arco dell'intera giornata, immergendosi fino a profondità mesopelagiche per catturare i cefalopodi nelle ore diurne.

A partire da 25 milioni di anni fa, nel tardo Oligocene, gli Odontoceti conobbero una significativa radiazione evolutiva, con la comparsa di numerose famiglie di Odontoceti basali. La famiglia Xenorophidae, ad esempio, era caratterizzata da una dentizione eterodonte e poliodonte, con denti poco differenziati (Uhen, 2008). La famiglia Squalodontidae, vissuta dal tardo Oligocene al Miocene (25-6 milioni di anni fa), era rappresentata da specie piccole e simili ai delfini moderni, con una dentizione poliodonte formata da denti triangolari e seghettati, simili a quelli degli squali. Ad essa contemporanea, la famiglia Kentriodontidae comprendeva anch'essa specie simili a piccoli delfini, ma con un'asimmetria craniale meno pronunciata, suggerendo una minore precisione nell'ecolocalizzazione rispetto ai delfini attuali (Churchill *et al.*, 2016).

CAPITOLO 3 – Il Biosonar Quale Principale Neomorfia

Tutti i Cetacei attuali possiedono la capacità di produrre e percepire suoni nell'ambiente acquatico. I Misticeti utilizzano frequentemente il suono per la comunicazione intraspecifica, emettendo vocalizzazioni a basse frequenze (infrasuoni) in grado di viaggiare per incredibili distanze, mentre gli Odontoceti hanno sviluppato un'abilità straordinaria, ovvero l'ecolocalizzazione, che permette loro di sfruttare le caratteristiche acustiche dell'ambiente marino per cacciare, navigare e comunicare.

La densità dell'acqua, che è circa mille volte superiore a quella dell'aria, consente una propagazione del suono molto più efficiente. Infatti, in acqua il suono viaggia a una velocità di circa 1500 m/s rispetto ai 343 m/s nell'aria. Questa differenza di cinque volte contribuisce a permettere ai suoni emessi dai Cetacei di coprire distanze significativamente maggiori prima che l'energia sonora si dissipi (Richardson *et al.*, 2013; Geisler, 1998).

L'ecolocalizzazione, o biosonar, permette agli Odontoceti di creare una rappresentazione acustica tridimensionale dell'ambiente circostante attraverso la produzione di suoni ad alta frequenza e la percezione ed elaborazione degli echi di ritorno. Inizialmente si ipotizzò che la sorgente dei suoni prodotti da questi animali fosse la laringe, analogamente a quanto riscontrabile nei mammiferi terrestri. Tuttavia, in seguito si scoprì che i suoni emessi dagli Odontoceti derivano da una regione specializzata delle cavità nasali situata al disotto dello sfiatatoio. In questa posizione sono presenti delle strutture chiamate "labbra foniche" (Figura 7), capaci di generare una vasta gamma di vocalizzazioni con frequenze che variano da 1 a 150 kHz (Cranford *et al.,* 1996; Jones *et al.,* 2020). Questi suoni possono essere classificati in tre categorie principali in base alla loro funzione:

- Click: suoni brevi, ravvicinati e ad alta frequenza, prodotti in sequenze (o "treni") e utilizzati principalmente per l'ecolocalizzazione durante la caccia.
- Fischi: suoni più melodici e prolungati impiegati nelle comunicazioni sociali.
- Brontolii: suoni variabili, utilizzati nella comunicazione per esprimere emozioni o stati d'animo.

Diversamente dai mammiferi terrestri, negli Odontoceti la produzione di suoni è indipendente dall'espirazione. Le cavità nasali, infatti, sono connesse a sacche aeree (Figura 7) che permettono il riciclo dell'aria utilizzata nella vocalizzazione, consentendo a questi animali di vocalizzare durante le fasi di apnea senza dover espirare (Dormer, 1979; Foskolos *et al.,* 2019).

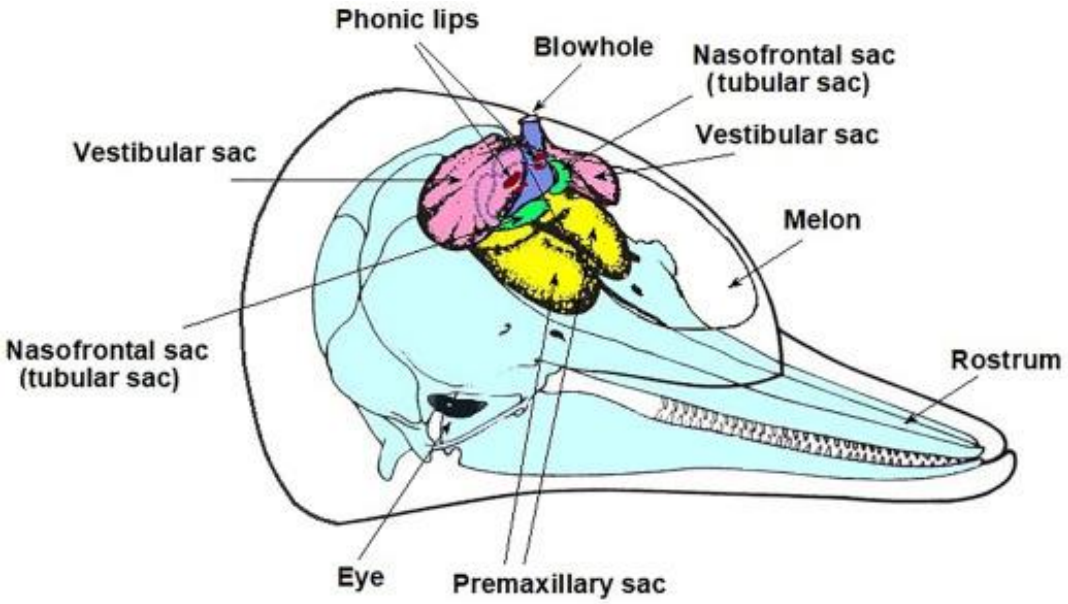

*Figura 7. Labbra foniche (in rosso) e sacche aeree nel cranio (in rosa, verde e giallo) deputate alla produzione di suoni in un delfino comune (*Delphinus delphis*). Immagine modificata (Wei, 2021).*

Le ossa premascellare, mascellare e nasale sono particolarmente dense e formano una caratteristica concavità. Durante l'ecolocalizzazione, i "click" prodotti dalle labbra foniche vengono riflessi da queste ossa e diretti verso la parte frontale dell'animale verso un organo adiposo specializzato localizzato anteriormente alle cavità nasali. Tale organo è chiamato "melone" e agisce come una lente acustica (Figura 8), amplificando e focalizzando i suoni prodotti e orientandoli in avanti. I "click" così emessi si propagano in acqua e quando incontrano un oggetto rimbalzano su di esso e ritornano come eco (Wood e Evans, 1980).

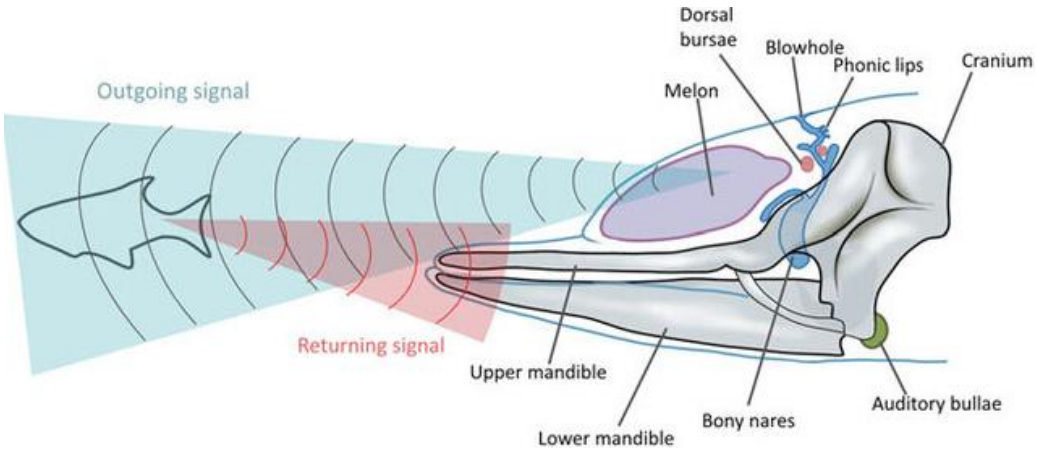

*Figura 8. Rappresentazione della produzione e percezione dei suoni durante l'ecolocalizzazione negli Odontoceti. I suoni prodotti dalle labbra foniche (*in azzurro*) vengono focalizzati e direzionati in avanti dal melone (*in viola*); quando colpiscono un oggetto ritornano all'animale come echi (*in rosso*) che vengono captati dalla mandibola, veicolati attraverso il cuscinetto di grasso mandibolare ed infine trasmessi alla catena degli ossicini (Natoli e Al Hameli, 2023).*

Negli Odontoceti moderni è assente il padiglione auricolare esterno e il meato uditivo esterno è parzialmente ostruito e non funzionale all'udito. Questa caratteristica permette loro di ovviare a diverse problematiche derivanti dalla vita acquatica. Ma come può avvenire allora la percezione del suono in questi animali?

Il suono viene inizialmente captato dalla mandibola; essa contiene un ampio canale mandibolare che si apre posteriormente in un forame, riempito con della sostanza oleosa a formare un cuscinetto di grasso, la cui densità è simile a quella dell'acqua di mare (Varanasi e Malins 1971, 1972). Il suono, raccolto dalla parete esterna della mandibola, viene trasmesso attraverso il cuscinetto di grasso mandibolare verso la catena degli ossicini dell'orecchio medio consentendo la

percezione dei suoni subacquei (Norris e Drake, 1968; Hemilä *et al.*, 1999; Nummela *et al.*, 1999).

Negli Odontoceti la capacità di determinare la direzione di provenienza dei suoni in acqua avviene tramite un sistema complesso che coinvolge sia il sistema uditivo che modelli neurali. Quando un suono giunge alla mandibola, subisce una prima filtrazione basata sulla sua posizione relativa rispetto alla testa dell'animale, attraverso un processo chiamato HRTF (Head-Related Transfer Function). Questo filtraggio varia con l'angolazione del suono, fornendo al cetaceo un'iniziale indicazione sulla posizione della sorgente. Successivamente, nell'orecchio il suono viene scomposto nelle diverse frequenze che lo compongono e i segnali acustici specifici per ciascuna frequenza percepita vengono inviati al cervello. Infine, a livello cerebrale questi segnali vengono elaborati in modo da ricostruire una sorta di "immagine acustica" dell'ambiente circostante sulla base dell'intensità acustica delle varie frequenze, permettendo all'animale di individuare con precisione la direzione di provenienza del suono (Branstetter e Mercado, 2006).

L'evoluzione del biosonar rappresenta una delle più significative innovazioni adattative. Questa capacità ha non solo agevolato una rapida diversificazione filogenetica, ma ha anche consentito loro di occupare posizioni apicali nelle reti trofiche marine. Tuttavia, il momento esatto in cui si sviluppò per la prima volta la capacità di percepire suoni ad alta frequenza nella storia evolutiva degli Odontoceti rimane un aspetto non del tutto risolto (Park *et al.*, 2016). Nei fossili di Odontoceti arcaici dell'Oligocene erano già stati individuati strutture ossee associate ai tessuti nasofacciali legati alla produzione di segnali ultrasonici (Fordyce 2002; Geisler *et al.,* 2014), tuttavia, mancavano le prove paleontologiche relative all'anatomia dell'orecchio interno di questi animali, impedendo di stabilire se fossero realmente in grado di percepire le alte frequenze e, quindi, di ecolocalizzare (Geisler *et al.,* 2014; Sanders e Geisler*,* 2015). La scoperta di un esemplare di xenorofide dell'Oligocene (*Cotylocara macei*) (Figura 9), appartenente a uno dei cladi di Odontoceti più antichi (28-23 milioni di anni fa), ha permesso di confermare che questi primi Odontoceti fossero capaci non solo di

Figura 9. Rappresentazione artistica dello xenorofide dell'Oligocene Cotylocara macei *(Geisler et al., 2014). Illustrazione di Nobu Tamura.*

produrre segnali ultrasonici, ma anche di rilevarli, possedendo un sistema uditivo simile a quello degli Odontoceti moderni. Questo indica che la capacità di ecolocalizzare potrebbe essersi sviluppata già all'origine degli Odontoceti o poco dopo (**Figura 10**), diventando una caratteristica distintiva di questi animali presente fin dalle prime fasi della loro divergenza (Geisler *et al.,* 2014; Park *et al.* 2016).

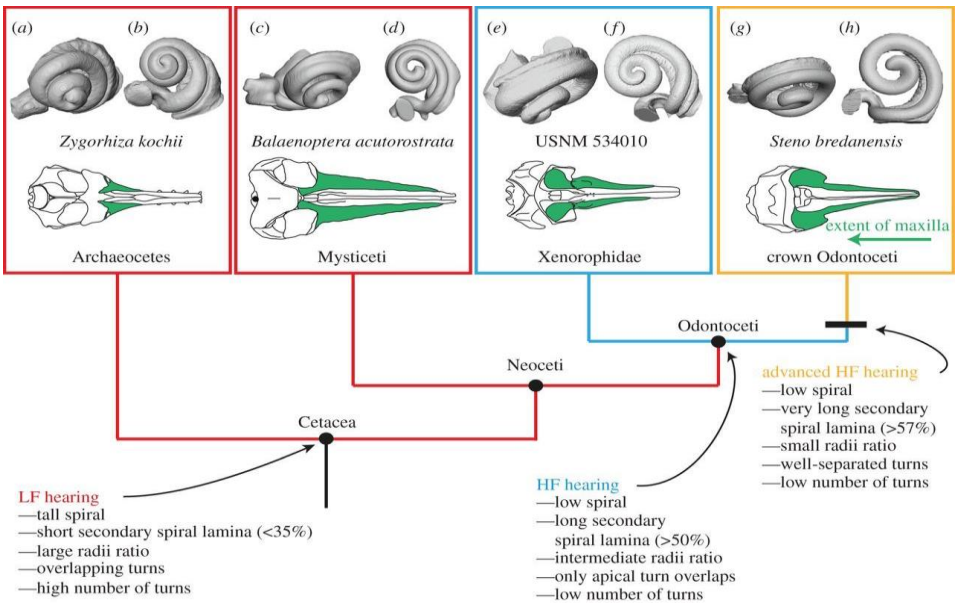

Figura 10. Evoluzione dell'udito negli Odontoceti basata sulla filogenesi di Geisler et al. (2014). Nei pannelli (a, c, e, g) vengono mostrate le coclee in vista anteriore, ed in vista vestibolare nei pannelli (b, d, f, h.). I crani sono rappresentati in vista dorsale. Il disegno di USNM354010 si basa sul cranio fossile di Xenorophus sloanii. *LF, bassa frequenza, HF, alta frequenza (Park et al., 2016).*

CAPITOLO 4 – Gli Esploratori degli Abissi

Le principali famiglie moderne di Odontoceti (Figura 11) iniziarono a differenziarsi durante l'Oligocene, circa 33-23 milioni di anni fa, con la comparsa della famiglia Physeteridae, seguita successivamente da quella Ziphiidae. Successivamente, nel Miocene Medio, circa 15-11 milioni di anni fa, si diversificò la famiglia Delphinidae che, grazie alle avanzate capacità acustiche e alla comparsa di comportamenti sociali complessi come la cooperazione nella caccia, subì una grande radiazione che la portò a divenire la famiglia di Odontoceti attualmente rappresentata dal maggior numero di specie (Zhang *et al.*, 2018). Questa rapida diversificazione ed espansione dei delfinidi potrebbe avere spinto le antiche famiglie di Odontoceti, come Physeteridae e Ziphiidae, a occupare nicchie ecologiche più profonde. Questi ultimi si adattarono progressivamente alla vita nelle acque abissali, specializzandosi nelle immersioni prolungate e nella caccia in ambienti marini profondi, portando alla spiccata distinzione ecologica caratteristica delle famiglie moderne (Zhang *et al.*, 2018; Fordyce e Barnes, 1994).

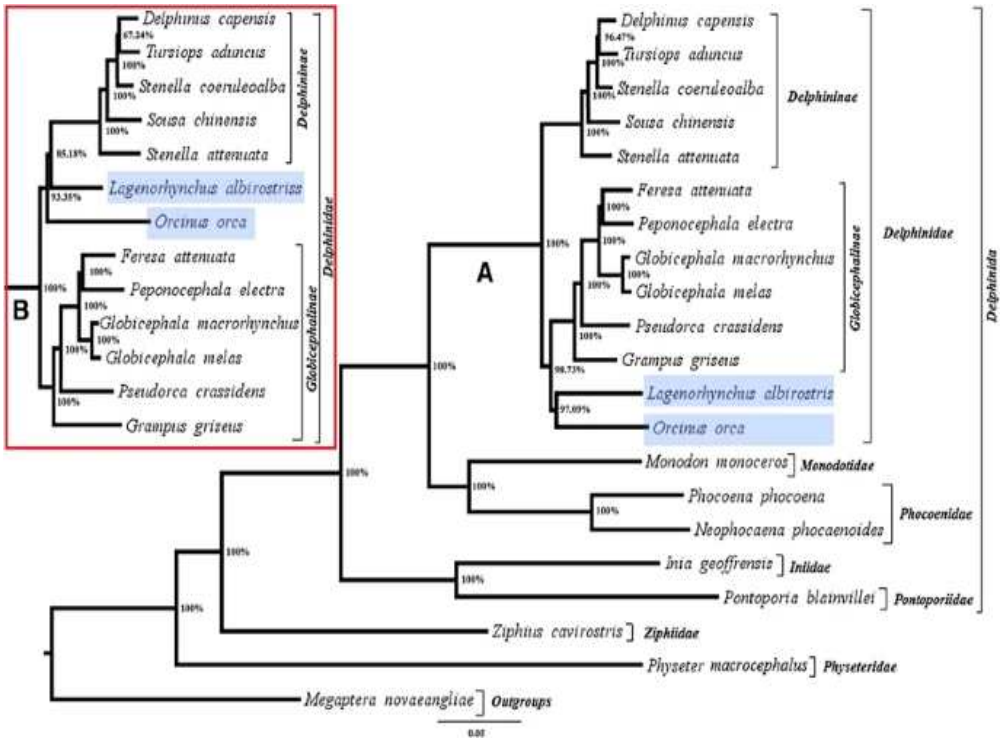

*Figura 11. Alberi filogenetici degli Odontoceti attuali. (**a**) Albero basato sulla sequenza completa del genoma mitocondriale. (**b**) Albero ricostruito combinando le sequenze di quattro geni nucleari e la sequenza completa del genoma mitocondriale. (Zhang et al.,2018).*

Gli oceani coprono circa il 71% della superficie terrestre e rappresentano il più grande ecosistema del pianeta. Le profondità marine, al disotto dei 2000 m, costituiscono circa il 75% del volume complessivo degli oceani. Tuttavia, ad oggi solo il 20% dei fondali è stato mappato ad alta risoluzione, meno del 5% è stato esplorato direttamente tramite sottomarini e ROV e appena lo 0,001% è stato campionato e studiato nel dettagliato (Jamieson, 2015). All'aumentare della profondità i parametri fisici della colonna d'acqua variano notevolmente: la luce solare si attenua esponenzialmente fino a scomparire attorno ai 1000 m, la temperatura diminuisce gradualmente fino a raggiungere un valore costante tra 1 e 4 °C al disotto dei 2000 m e la pressione cresce linearmente di circa 1 atm ogni 10 m (Gage e Tyler, 1991; Sverdrup *et al.*, 1942).

Gli abissi oceanici sono pertanto uno degli ambienti più estremi del pianeta: qui le pressioni schiaccianti, l'oscurità assoluta e le temperature vicine allo zero creano un habitat in cui la vita sembrava impossibile fino a pochi decenni fa. Risulta dunque incredibile che alcune specie di Cetacei, mammiferi che respirano aria, si siano evolute per compiere immersioni in apnea per raggiungere le profondità batipelagiche (1000-4000 m), caratterizzate da oscurità totale, basse temperature e pressioni elevate, sviluppando adattamenti straordinari che permettono loro di prosperare in un ambiente tanto inospitale (Schorr *et al*., 2014). I campioni dell'immersione a grande profondità sono specie appartenenti alle famiglie Ziphiidae e Physeteridae.

4.1. Ziphiidae

Gli zifidi, noti come balene dal becco, sono una famiglia di Odontoceti di dimensioni medio-grandi caratterizzata da una riduzione della dentizione, in cui la maggior parte delle specie presenta solo uno o due denti all'estremità del rostro più prominenti nei maschi (Dalebout *et al.*, 2014; Lambert *et al.*, 2015a).

La famiglia degli Ziphiidae comparve nel Neogene con *Ninoziphius platyrostris,* attualmente ritenuto la forma più basale tra gli zifidi conosciuti (Figura 12). Le caratteristiche morfologiche arcaiche di questa specie suggeriscono che non fosse

specializzato per l'alimentazione tramite suzione tipica degli zifidi moderni. L'usura dentale riscontrata sui fossili indica piuttosto un'alimentazione bentonica. Sebbene la sua struttura vertebrale fosse meno adatta alle immersioni profonde rispetto alle specie attuali, l'anatomia cranica di *Ninoziphius* lascia supporre che le sue capacità di ecolocalizzazione fossero del tutto comparabili a quelle degli zifidi odierni (Lambert *et al.*, 2013b).

Figura 12. Ricostruzione di un maschio adulto di Ninoziphius platyrostris *che caccia pesci bentonici di medie dimensioni lungo il fondale al largo della costa meridionale del Perù durante il tardo Neogene (Lambert et al., 2013b)*

A differenza delle specie moderne, molti zifidi ancestrali sono stati interpretati come predatori epipelagici sulla base di alcuni indicatori fossili e morfologici come la natura costiera dei sedimenti in cui è avvenuta la loro fossilizzazione e la maggiore mobilità del collo dovuta a un minor grado di fusione delle vertebre cervicali (Lambert *et al.*, 2015b; Ramassamy *et al.*, 2018).

Figura 13. Ricostruzione di tre esemplari di Massapicetus gregarius *mentre cacciano un banco di* Sardinops *sp. nella parte superiore della colonna d'acqua durante il Miocene. L'esemplare in primo piano è un maschio, l'ultimo sullo sfondo è una femmina (Lambert et al., 2013b).*

Tale ipotesi potrebbe essere supportata dal ritrovamento di un singolare fossile del Miocene, di *Messapicetus gregarius* (Figura 13), nel bacino di Pisco in Perù. In questo reperto sono presenti uno scheletro di *M. gregarius* associato a numerosi resti di *Sardinops*, un

pesce epipelagico-neritico, interpretati come l'ultimo pasto dell'antico cetaceo (**Figura 14)** (Lambert *et al.,* 2015b). Tuttavia, alcuni aspetti della morfologia di questa specie, come l'ingrandimento della fossa dell'hamulus (HF) del seno pterigoideo, suggeriscono che questi antenati condividessero con le specie attuali la capacità di udire a grandi profondità (Lambert *et al.*, 2013b). Infatti, l'ingrandimento della HF è un indicatore specifico delle capacità di immersione profonda negli Odontoceti (Ramassamy *et al.*, 2018).

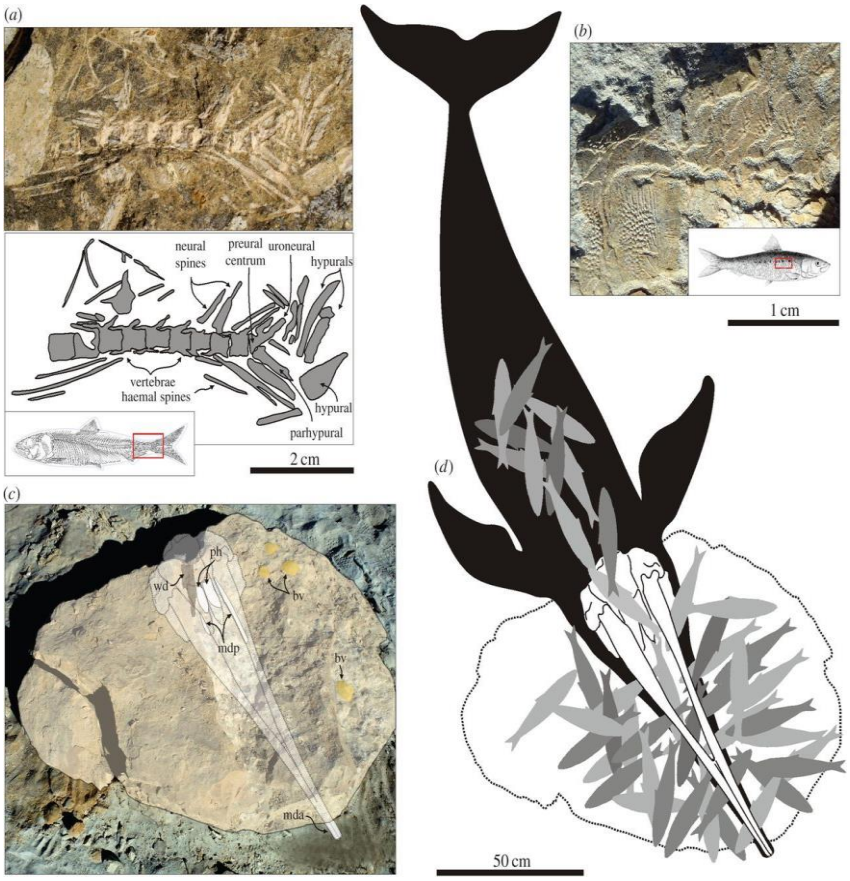

Figura 14. Resti fossili dell'associazione Massapicetus gregarius - Sardinops *sp. rinvenuti a Cerro Colorado: (a) raffigurazione della porzione caudale articolata di* Sardinops *sp. in vista laterale sinistra con uno scheletro di* Sardinops sagax *per confronto (b) Scaglie cicloidi di* Sardinops *sp. in vista laterale destra con corpo di* S. sagax *per confronto. (c) Concrezione di dolomite con cranio e mandibole di* M. gregarius *in vista ventrale. (bv) conchiglie di bivalvi articolate; (mda) apice delle mandibole; (mdp) parte posteroventrale delle mandibole; (ph) processi dell'hamulus; (wd) frammento di legno fossile. (d) disegno del cranio di* M. gregarius *all'interno della concrezione con la silhouette del corpo e raffigurazione schematica degli esemplari di* Sardinops *sp. (Lambert et al., 2015b).*

L'aumento della dimensione dell'HF avviene principalmente secondo due modalità: un ingrandimento solo anteriore come in *Globicephala melas*, *Monodon monoceros* e *Pseudorca crassidens* oppure un ingrandimento sia anteroposteriore che dorsoventrale negli zifidi, in *Grampus griseus* e nel capodoglio. Pertanto, una spiegazione plausibile per l'ingrandimento dell'HF in *M. gregarius* è che,

analogamente a quanto riscontrabile in specie di zifidi moderni, gli individui si immergessero in profondità al fine di evitare predatori (Aguilar de Soto *et al.,* 2020) quali il capodoglio assassino *Livyatan melvillei* e i grandi squali *Cosmopolitodus* spp. e *Carcharocles megalodon* (Collareta *et al.*, 2017; Lambert *et al.*, 2010; Landini *et al.*, 2017). Un'altra ipotesi è che l'ampliamento dell'HF rappresentasse una caratteristica ancestrale per le immersioni profonde, e che *M. gregarius* potrebbe essersi adattato successivamente a un habitat epipelagico (Ramassamy *et al.*, 2018). Ad ogni modo, le evidenze fossili suggeriscono che gli zifidi abbiano probabilmente acquisito la capacità di compiere immersioni profonde durante il Miocene medio (**Figura 15**), compiendo un'importante transizione ecologica verso l'adattamento agli ambienti marini profondi.

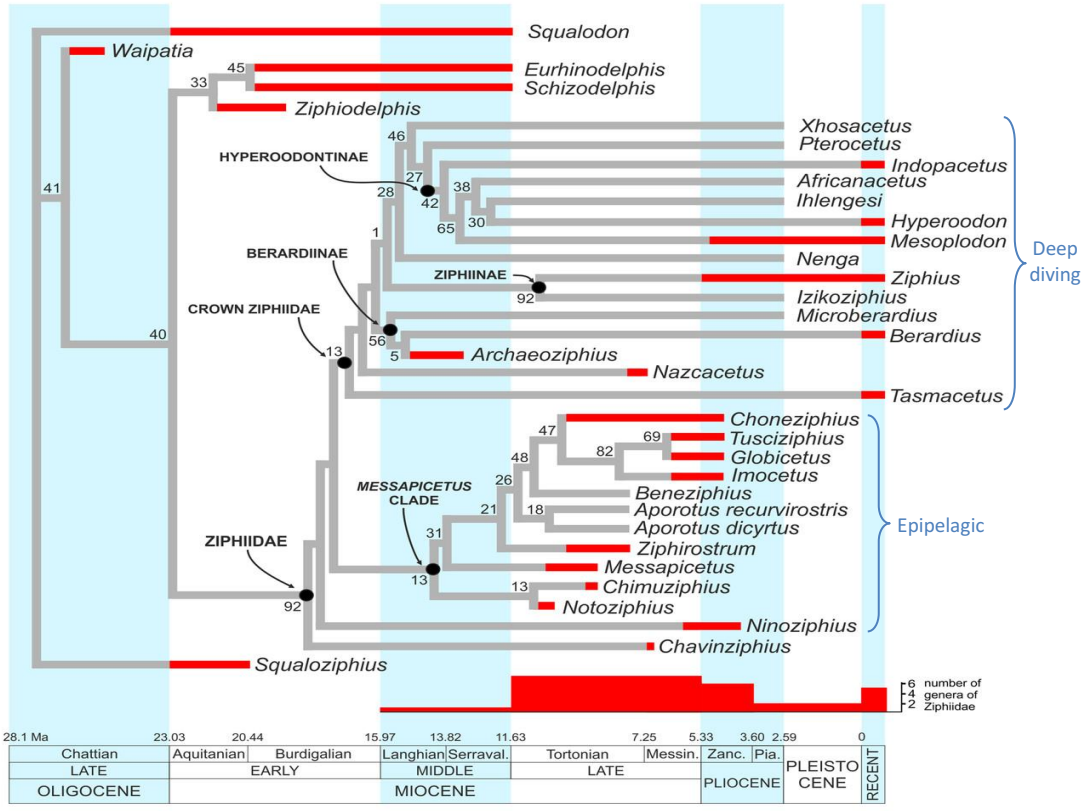

Figura 15. Albero filogenetico della famiglia Ziphiidae calibrato stratigraficamente seguendo la scala cronostratigrafica di Cohen et al. (2013). I caratteri omoplastici sono stati pesati utilizzando il metodo di Goloboff (1993). Per informazioni supplementari vedere (Bianucci et al., 2016). Tra le parentesi graffe sono indicati in alto gli Ziphiidi della linea evolutiva moderna e in basso gli Ziphiidi basali, indicando per i primi la capacità di compiere immersioni profonde e per gli ultimi uno stile di vita epipelagico, immagine modificata secondo i dati ottenuti da Ramassamy et al. (2018). (Bianucci et al., 2016).

I fossili degli zifidi della linea evolutiva che porta alle specie moderne, rinvenuti in depositi oceanici, contrastano con quelli degli zifidi basali, associati prevalentemente a depositi della piattaforma continentale, indicando che la possibile transizione nelle loro abitudini di immersione possa essere avvenuta durante questo periodo.

L'analisi della morfologia scheletrica delle forme fossili conferma l'evoluzione progressiva di un miglioramento delle capacità motorie e dell'alimentazione a grandi profondità, che consentirono ai progenitori degli zifidi attuali di accedere alle risorse bentopelagiche e bentoniche non sfruttate in precedenza (Marx *et al.*, 2016).

Attualmente la specie *Ziphius cavirostris* (Figura 16) detiene il record assoluto d'immersione tra i Cetacei sia per quanto riguarda le profondità raggiunte, immergendosi abitualmente a circa 3000 m di profondità per cacciare cefalopodi, crostacei e pesci batipelagici attraverso un meccanismo di alimentazione per suzione, sia per quel che riguarda la durata, con un record di 222 min in apnea (Quick *et al.,* 2020; Clarke, 1996; Heyning e Mead, 1996; Hooker e Baird, 1999; Johnson *et al.,* 2004; MacLeod *et al.,* 2003; Minamikawa *et al.*, 2007; Schorr *et al.,* 2014; Tyack *et al.,* 2006).

Figura 16. Ziphius cavirostris *(NOAA Fisheries)*

I membri della famiglia Ziphiidae presentano una serie unica di adattamenti morfologici, fisiologici e comportamentali che consentono loro di ottimizzare il tempo necessario per raggiungere le loro aree di foraggiamento in profondità. Durante le immersioni, gli zifidi si posizionano quasi perpendicolarmente rispetto

alla superficie del mare, mantenendo una bassa frequenza di battiti della coda e un assetto altamente idrodinamico. Tale assetto è favorito da vertebre cervicali particolarmente accorciate e fuse, che stabilizzano la testa, permettendo all'animale di scivolare tra un colpo di coda e l'altro durante la discesa (Buchholtz, 2001; Lambert *et al.*, 2013b; Tyack *et al.*, 2006). Le pinne pettorali ridotte e alloggiate in apposite scanalature lungo il corpo riducono ulteriormente la resistenza idrodinamica. La gabbia toracica particolarmente flessibile favorisce il collasso polmonare, un adattamento chiave per ridurre i rischi legati alle elevate pressioni che l'animale sperimenta durante le immersioni profonde (Rommel *et al.*, 2006).

Tutti gli zifidi moderni presentano una HF particolarmente sviluppata che consente di immagazzinare nei seni pterigoidei un significativo volume d'aria. I seni pterigoidei a loro volta sono connessi alla cavità timpanica, svolgendo un ruolo cruciale nell'isolamento acustico dell'orecchio medio, in quanto migliorano l'efficienza della trasmissione attraverso la catena degli ossicini e favoriscono l'udito binaurale, cioè la capacità di determinare con precisione la direzione da cui provengono i suoni (Cranford *et al.*, 2008). L'ingrandimento della HF è ritenuto un adattamento specifico per le immersioni profonde (Ramassamy *et al.*, 2018), riscontrabile, con alcune differenze, anche in altre specie di Odontoceti che cacciano in profondità: ad elevate pressioni idrostatiche, i seni pterigoidei vengono compressi verso la cavità timpanica e l'aumentato volume dell'HF permetterebbe dunque all'animale di mantenere le proprie capacità uditive e utilizzare efficacemente l'ecolocalizzazione direzionale nonostante le condizioni di pressione estreme (Cranford *et al.*, 2008; Lambert *et al.*, 2013b).

4.2. Physeteridae

I tre attuali membri della famiglia Physeteridae, il grande capodoglio *Physeter macrocephalus* (Linnaeus, 1758) e i capodogli pigmeo *Kogia breviceps* (Blainville, 1838) e nano *Kogia sima* (Owen, 1866), sono gli unici superstiti di un gruppo di Odontoceti che ha avuto origine prima della fine dell'Oligocene (oltre 23 milioni di

anni fa) e che ha subito una notevole diversificazione durante il Miocene (Mchedlidze, 1970; Fordyce e Muizon, 2001). I fiseteridi più antichi attualmente conosciuti sono *Idiorophus patagonicus* (Figura 17) e *Diaphorocetus poucheti*, datati al Miocene inferiore (Lydekker, 1893; Moreno, 1892).

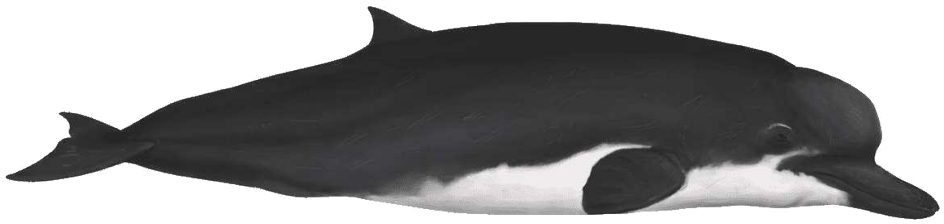

Figura 17. Ricostruzione di Idiorophus patagonicus*. Illustrazione di Jaime Bran (2018).*

Durante il Miocene questa antica famiglia di Odontoceti era rappresentata da specie che si alimentavano per suzione e forme macroraptoriali che probabilmente occupavano il vertice delle catene trofiche marine. Tra questi incredibili macropredatori spiccano *Acrophyseter deinodon* e *Livyatan melvillei*, rispettivamente vissuti nel Miocene Medio-Superiore (14-9 milioni di anni fa) e nel Miocene Superiore (9-8 milioni di anni fa). Con una lunghezza stimata tra 13,5 e 17,5 metri, *L. melvillei* (Figura 18) era uno dei più grandi predatori marini del suo tempo. Possedeva denti massicci che potevano raggiungere i 36 centimetri di lunghezza, presenti sia nella mascella superiore che in quella inferiore, che

Figura 18. Ricostruzione di Livyatan melvillei*. Illustrazione di Carl Buell.*

utilizzava per cacciare grandi prede, inclusi altri Cetacei (Lambert, 2008; Lambert *et al.*, 2010; Lambert *et al.,* 2013a).

I moderni fiseteridi occupano una nicchia ecologica unica e sono altamente specializzati per le immersioni profonde e la teutofagia tramite alimentazione per suzione. Sono caratterizzati dalla completa perdita dei denti funzionali nella mascella superiore, differendo notevolmente dai macropredatori del Miocene (Werth, 2004; Bloodworth e Marshall, 2005; Watwood *et al.*, 2006; McAlpine, 2018).

Tuttavia, la documentazione fossile della storia evolutiva che ha portato alla comparsa di queste strategie alimentari e adattamenti ecologici nei fiseteridi moderni rimane ancora notevolmente incompleta. La recente scoperta di un nuovo fiseteride fossile del Miocene Inferiore in Giappone, che include un cranio ben conservato, denti e ossa dell'orecchio, rappresenta una delle più antiche testimonianze di fiseteridi basali probabilmente adattati all'immersione profonda. Questo fossile è stato assegnato alla nuova specie *Miophyseter chitaensis* (Figura. 19) e sembra essere filogenicamente imparentato con i fiseteridi (Kimura e Hasegawa, 2022). Lo studio della struttura cranica ha rivelato la presenza di una marcata concavità, seppure meno profonda che nel capodoglio, suggerendo una HF ingrandita per il seno pterigoideo come adattamento alla capacità di compiere immersioni profonde (Kimura e Hasegawa, 2022).

Figura 19. Ricostruzione artistica di Miophyseter chitaensis. Illustrazione di Jaime Bran (2018).

Il capodoglio (*Physeter macrocephalus*) (Figura 20) è il più grande odontoceto esistente. I maschi raggiungono dimensioni comprese tra i 16 e i 20 m di lunghezza, mentre le femmine, più piccole, raggiungono gli 11-13 m (Rice, 1989; NOAA Fisheries, 2022). È una specie cosmopolita che si trova in tutti gli oceani e mari profondi, occupando un ampio *range* geografico che si estende dalle regioni equatoriali fino alle alte latitudini dell'Artico e dell'Antartico (NOAA Fisheries, 2022).

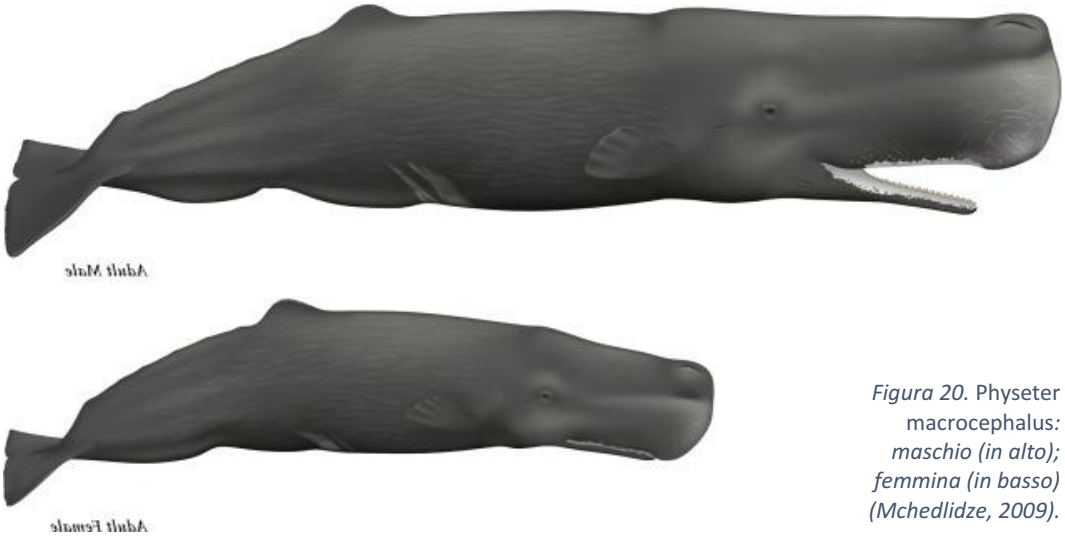

Figura 20. Physeter macrocephalus*: maschio (in alto); femmina (in basso) (Mchedlidze, 2009).*

Una caratteristica distintiva di questi Cetacei è l'organo spermaceti, una struttura sacciforme situata nel capo e piena di una sostanza cerosa. L'organo sembra avere un duplice ruolo: si ritiene infatti che contribuisca sia alla regolazione della galleggiabilità che alla focalizzazione dei suoni emessi per l'ecolocalizzazione, permettendo al capodoglio di individuare le prede anche a grande distanza. I click emessi dal capodoglio sono tra i suoni più intensi prodotti nel regno animale, un'abilità fondamentale per la caccia nelle profondità oceaniche (Madsen *et al.*, 2002; Norris e Harvey, 1972).

Un'altra peculiarità del capodoglio è la posizione asimmetrica dello sfiatatoio, il quale è situato in prossimità dell'estremità sinistra del capo. Questo posizionamento facilita l'identificazione della specie in quanto produce un caratteristico spruzzo inclinato (NOAA Fisheries, 2022).

I capodogli sono noti per le loro straordinarie capacità di immersione. Possono raggiungere profondità superiori ai 2000 m e rimanere in apnea fino a 90 min, sebbene la media delle immersioni si attesti attorno ai 1200 m di profondità, con durata compresa tra i 35 e i 60 min (NOAA Fisheries, 2022; Watwood *et al.*, 2006). La loro dieta è costituita principalmente da cefalopodi giganti di profondità, come quelli del genere *Architeuthis*, e da pesci mesopelagici. La dentizione del capodoglio è ridotta e costituita da 20-26 denti conici situati solo nella mascella inferiore, mentre la mascella superiore è priva di denti. Questa caratteristica dentizione suggerisce che l'animale utilizzi la suzione per catturare e ingerire le prede, impiegando i denti esclusivamente per trattenerle una volta afferrate (Clarke, 1996).

I capodogli possiedono il cervello più grande in natura, con un peso che può raggiungere i 9 kg. Nonostante le dimensioni imponenti, la sua struttura neurale è relativamente semplice e non sembra essere progettata per sostenere funzioni cognitive avanzate paragonabili a quelle osservabili in altri Cetacei o nei primati. Questo cervello sembra piuttosto essere adattato a supportare funzioni vitali quali la navigazione, la socialità, l'ecolocalizzazione e la caccia nelle profondità oceaniche (Marino *et al.*, 2004).

CAPITOLO 5 – Adattamenti all'Immersione Profonda

La durata di un'immersione è in grado di definire la profondità di foraggiamento massima (Williams *et al.*, 2011; Meijaard *et al.*, 2010), e nei mammiferi marini, legati alla respirazione polmonare, la capacità di immergersi in apnea per lunghi periodi di tempo si basa su adattamenti specifici che permettono sia di accumulare elevate riserve di ossigeno che di sfruttarle con efficienza. Come tutti i mammiferi, i Cetacei respirano aria nonostante si siano adattati a un ambiente completamente acquatico.

Analogamente agli altri mammiferi, gli scambi gassosi nei Cetacei avvengono attraverso polmoni alveolati che garantiscono una vasta superficie di scambio per massimizzare la diffusione dell'ossigeno nel sangue mediante una ventilazione attiva. Tuttavia, durante le immersioni profonde, la presenza dei polmoni e dei gas in essi contenuti rappresenta un potenziale pericolo. La pressione idrostatica, comprimendo l'aria contenuta nei polmoni, porta a un aumento della pressione parziale dei gas, soprattutto dell'azoto. Questo fenomeno espone i Cetacei al rischio di specifiche patologie legate alle differenze di pressione come il barotrauma, la sindrome da decompressione (DCS) e la narcosi da azoto, problemi che i mammiferi terrestri non devono affrontare. Inoltre, la necessità di respirare aria pur conducendo uno stile di vita pienamente acquatico impone ai Cetacei lunghi periodi di apnea tra un atto respiratorio e l'altro.

Sorge dunque spontaneo domandarsi perché gli antenati dei Cetacei si siano evoluti per adattarsi a un ambiente in cui l'ossigeno diventa una risorsa limitante. La spiegazione più probabile risiede nella grande abbondanza di risorse alimentari nell'ecosistema marino, che può indubbiamente aver favorito questa evoluzione. Tuttavia, come vedremo, la dipendenza dalla respirazione aerea ha imposto sfide significative a questi animali che si sono ripercosse sulla fisiologia e sul comportamento (Scholander, 1940; Kooyman, 1989).

Tra gli adattamenti fisiologici in grado di ottimizzare sia le riserve di ossigeno che il loro utilizzo spiccano principalmente le risposte cardiovascolari legate alla "diving response", ovvero l'induzione della bradicardia e della vasocostrizione periferica durante le immersioni e le modificazioni legate all'aumento della carica netta superficiale della mioglobina (Ponganis *et al.*, 2011; Butler e Jones, 1997; Kooyman e Ponganis, 1998, Mirceta *et al.*, 2013).

5.1. Adattamenti alla pressione

I volumi polmonari nei Cetacei, sia Odontoceti che Misticeti, sono simili a quelli riscontrabili in mammiferi terrestri di dimensioni comparabili e si scalano in modo isometrico con la massa corporea (Figura 21) (Tenney e Remmers, 1963; Lenfant *et al.*, 1970; Kooyman, 1973; Gehr *et al.,* 1981).

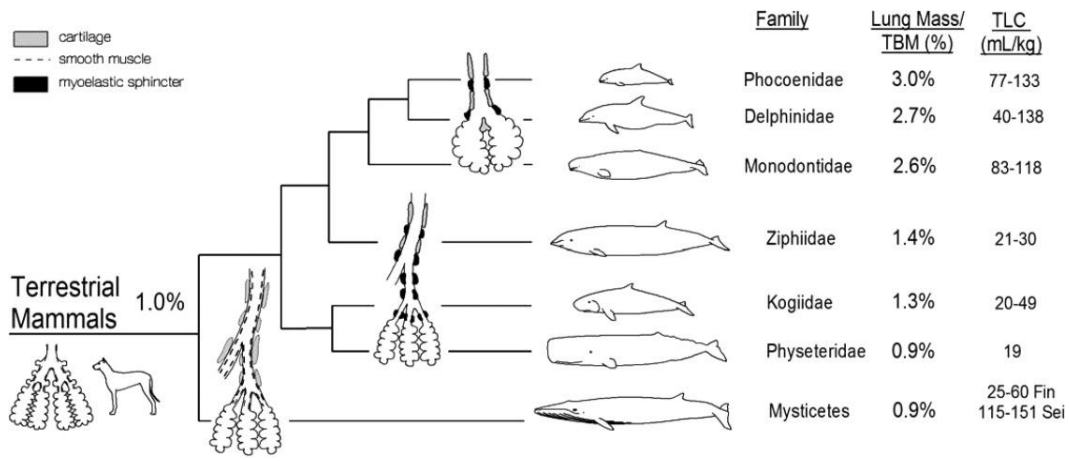

Figura 21. Filogenesi semplificata dei Cetacei con riportati, a destra, il rapporto percentuale tra la massa polmonare e la massa corporea (Lung Mass/TBM), la capacità polmonare totale in mL/kg (TLC) e, a sinistra, l'anatomia delle vie aeree terminali (Piscitelli et al., 2013).

La struttura polmonare nei Cetacei è caratterizzata da vie aeree altamente ramificate che terminano nei dotti alveolari e negli alveoli. Questa complessa struttura garantisce una vasta superficie per lo scambio gassoso. I setti alveolari presentano due strati di capillari e ogni alveolo possiede la propria rete capillare, in modo da ottimizzare gli scambi gassosi (Bélanger, 1940; Denison e Kooyman, 1973; Fanning e Harrison, 1974; Henk e Haldman, 1990; Piscitelli *et al.*, 2013).

Una caratteristica distintiva dell'anatomia del sistema respiratorio è il rinforzo delle vie aeree terminali con cartilagine o muscolatura liscia (Figura 21) (Denison e Kooyman, 1973; Marsh, 1977; Piscitelli *et al.*, 2013). Tale rinforzo permette di espirare molto rapidamente e con flusso elevato, favorendo uno scambio gassoso rapido ed efficiente poiché il flusso corrente risulta approssimativamente uguale alla capacità polmonare (Denison *et al.*, 1971; Kooyman e Sinnett, 1979; Kooyman e Cornell, 1981; Bergey e Baier, 1987; Fahlman *et al.,* 2015). Durante l'immersione, inoltre, il rinforzo delle vie aeree terminali consente agli alveoli di collassare e di confinare i gas residui nelle vie aeree superiori che non sono coinvolte negli scambi gassosi, lontano quindi dai capillari di scambio, e questo meccanismo aiuta a prevenire diverse patologie legate alle enormi differenze di pressione che questi animali sperimentano durante le loro immersioni (Scholander, 1940).

5.1.1. Soluzioni alle patologie legate alla differenza di pressione

5.1.1.1. Barotrauma

Il barotrauma è un danno fisico ai tessuti che si verifica a causa di una differenza di pressione tra uno spazio riempito di gas e il fluido o il tessuto circostante. Nei mammiferi marini, il principale spazio contenente gas è rappresentato dal sistema respiratorio che include polmoni, bronchi, trachea, faringe e cavità nasali. Il rischio di barotrauma viene generalmente evitato quando la pressione del gas nelle vie aeree si equalizza con quella del fluido o dei tessuti circostanti. Per facilitare tale equalizzazione sia nei Misticeti che negli Odontoceti si riscontra la presenza di una gabbia toracica particolarmente flessibile in grado di consentire il collasso polmonare durante le immersioni profonde, permettendo così alla pressione del sistema respiratorio e dei gas in esso presenti di uniformarsi con l'ambiente circostante. Tuttavia, tra i due gruppi esistono diverse differenze anatomiche (Cotton *et al.* 2008).

Un importante adattamento presente in alcuni Misticeti e Odontoceti è la presenza della rete cervicotoracica, una rete di vasi sanguigni che si ritiene possa contribuire a prevenire il barotrauma nelle immersioni profonde, riempiendosi di sangue e aumentando di volume durante la discesa. Questo sistema vascolare può inoltre sequestrare l'azoto a elevate pressioni parziali dai tessuti adiposi circostanti, riducendo così il rischio di formazione di emboli e prevenendo la DCS (Nagel *et al.*, 1968; Viamonte *et al.*, 1968; Hui, 1975; Vogl e Fisher, 1982; Piscitelli *et al.*, 2010; Blix *et al.*, 2013). A livello del cranio, anche il sistema dei seni aerei sembra essere coinvolto nel contribuire a mantenere i gradienti di pressione durante le immersioni (Reidenberg e Laitman, 2008), facilitando la ridistribuzione del sangue nei plessi venosi per evitare traumi da decompressione (Costidis e Rommel, 2012).

Negli Odontoceti in particolare i bronchioli terminali presentano sfinteri mioelastici costituiti da fibre muscolari lisce (Figura 21) (Goudappel e Slijper, 1958). Essi potrebbero avere la funzione di prevenire il barotrauma e la DCS,

trattenendo l'aria compressa all'interno delle vie aeree principali durante la risalita (Kooyman e Andersen, 1969).

5.1.1.2. Sindrome da Decompressione (DCS)

La DCS è provocata dalla formazione di bolle di azoto nei tessuti e nei vasi sanguigni durante la risalita da immersioni profonde. Questo accade poiché l'azoto, un gas poco solubile nel sangue ma più solubile nei tessuti adiposi, ad alte pressioni parziali è in grado di dissolversi nel sangue e viaggiare nel sistema circolatorio per poi accumularsi nei tessuti adiposi. Con la risalita, la diminuzione della pressione idrostatica fa sì che l'azoto fuoriesca dai tessuti adiposi portando alla formazione di emboli che possono ostruire i vasi sanguigni provocando danni tissutali, ischemia, ipossia e morte cellulare. I sintomi della DCS nell'uomo includono nausea, vertigini, dolori articolari, debolezza muscolare, paralisi e, nei casi più gravi, morte (Robinson *et al.* 1969).

Nei Cetacei la DCS appare improbabile poiché, durante l'immersione, il collasso progressivo dei polmoni, e di conseguenza degli alveoli, riduce la quantità di gas disponibile per gli scambi gassosi. Questo fa sì che la pressione parziale dell'azoto nel sangue e nei tessuti rimanga al disotto della soglia critica per la formazione di emboli (Berghage e Durman, 1980; Kooyman, 1989). Tuttavia, le immersioni ripetute possono portare a un accumulo di azoto nei tessuti sufficiente a provocare la DCS, soprattutto se il rapporto tra il tempo trascorso in profondità e quello trascorso in superficie non permette un'adeguata eliminazione dell'azoto accumulato (Paulev, 1965; Cross, 1962; Houser *et al.*, 2010; Zimmer e Tyack, 2007).

Per far fronte a questo rischio in tutti Cetacei che compiono immersioni profonde si riscontrano specifici comportamenti noti come "resting behaviours" che sono strettamente correlati ai cicli di immersione e risalita e garantiscono che il tempo passato in superficie sia sufficiente a consentire un'efficace eliminazione dell'azoto accumulato nei tessuti (Zimmer e Tyack, 2007). Durante questi periodi di riposo l'animale mantiene una ridotta attività motoria e metabolica che facilita

l'eliminazione dell'azoto accumulato durante l'immersione, riducendo significativamente il rischio di formazione di emboli nei vasi sanguigni (Fahlman *et al.* 2006; Hooker *et al.*, 2012).

Nei fossili un metodo indiretto per riconoscere danni da DCS è la valutazione dell'osteonecrosi avascolare, nota anche come osteonecrosi disbarica (Rothschild e Martin, 1993; Rothschild e Martin, 2006): questa condizione si ipotizza che possa derivare da danni ripetuti ai capillari causati da emboli non fatali dovuti dall'insorgenza della DCS, i quali possono determinare la necrosi dell'osso irrorato da vasi danneggiati (Harvey *et al.*, 1944; Hutter, 2000; Jones e Neuman, 2003). Attualmente non si osservano patologie da DCS legate all'immersione nelle ossa degli Odontoceti, probabilmente per via dell'evoluzione degli adattamenti fisiologici che hanno eliminato questo problema grazie ai miglioramenti dei sistemi respiratorio e circolatorio, adattati alle immersioni in apnea (Irving, 1935). Al contrario, casi di osteonecrosi disbarica sono stati identificati esclusivamente negli Odontoceti basali dell'Oligocene, appartenenti alla specie *Xenorophus sloanii* della famiglia Xenorophidae e in Misticeti basali più recenti come *Aglaocetus*. Secondo alcuni autori questi aspetti potrebbero essere interpretati come le prime vere testimonianze di immersioni profonde e ripetitive in specie di Cetacei non ancora pienamente adattate a tale comportamento (Beatty e Rothschild, 2008).

5.1.1.3. Narcosi da azoto

La narcosi da azoto rappresenta un altro potenziale rischio durante le immersioni profonde. È causata dall'effetto anestetico dell'azoto sui tessuti nervosi. Questo fenomeno può seriamente compromettere le capacità psicomotorie e, nei casi più gravi, causare incoscienza (Kiessling e Maag, 1962). Nei Cetacei, tuttavia, il rischio di narcosi da azoto è limitato poiché il volume di gas nei loro polmoni è insufficiente per raggiungere le concentrazioni di azoto nei tessuti che potrebbero provocare effetti narcotici (Kooyman e Sinnett, 1982). Inoltre, i meccanismi accennati in precedenza come il collasso degli alveoli, riducendo la possibilità di diffusione dell'azoto ad alte pressioni parziali, diminuiscono ulteriormente il rischio di narcosi.

5.1.1.4. Sindrome Nervosa da Alta Pressione (HPNS)

La HPNS è un malfunzionamento neurologico che si manifesta con tremori e convulsioni quando si raggiungono pressioni comprese tra 15 e 100 atm in vertebrati e invertebrati non adattati alle alte pressioni (Kylstra *et al.,* 1967; Somero, 1992). A pressioni superiori a 50 atm, si osserva una stimolazione generale del sistema nervoso seguita da paralisi muscolare, con la morte che sopraggiunge generalmente a pressioni superiori a 200 atm (Halsey, 1982). Sebbene i meccanismi cellulari alla base dell'HPNS non siano completamente compresi, si ritiene che gli effetti della pressione sulle proteine e sulla fluidità delle membrane cellulari svolgano un ruolo chiave (Wann e McDonald, 1980).

Nei mammiferi marini che si immergono a profondità elevate le pressioni possono superare i livelli che normalmente porterebbero all'HPNS, come dimostrato dal record di immersione a 2992 m di un esemplare di *Ziphius cavirostris* corrispondente a una pressione di circa 300 atm (Schorr *et al.,* 2014). Nonostante ciò, questi animali riescono a evitare gli effetti negativi dell'HPNS, anche se il meccanismo preciso attraverso il quale lo fanno non è ancora del tutto compreso.

5.2. Adattamenti all'Apnea

I Cetacei hanno evoluto sofisticati adattamenti che permettono loro di tollerare prolungate interruzioni della respirazione, mantenendo un metabolismo aerobico efficiente e un'omeostasi fisiologica stabile durante le immersioni. Tali adattamenti consentono loro di prevenire i danni provocati dall'anossia, ma anche di sostenere elevate prestazioni fisiche, come la caccia e la navigazione, e fisiologiche, comparabili a quelle dei mammiferi terrestri. Questa eccezionale capacità è il risultato di un complesso insieme di adattamenti integrati a diversi livelli che vanno dalle modificazioni biochimiche fino ai cambiamenti comportamentali e assicurano a questi animali una notevole capacità di apnea.

5.2.1. "Aerobic dive limit" (ADL)

Il concetto di ADL è stato introdotto per la prima volta dagli studi di Kooyman *et al.* (1980) sulle immersioni volontarie delle foche di Weddell. Esso rappresenta la soglia tra immersioni aerobiche e anaerobiche e definisce la durata massima di un'immersione in cui un animale può mantenere un metabolismo aerobico senza accumulare acido lattico nel sangue. Durante le immersioni entro l'ADL, i tessuti periferici ricevono abbastanza ossigeno da evitare il passaggio al metabolismo anaerobico. Superato questo limite, i livelli di acido lattico aumentano, segnalando l'inizio della glicolisi anaerobica dovuta all'ipossia. Il concetto di ADL ha cambiato la comprensione della fisiologia delle immersioni di tutti i mammiferi marini, compresi i Cetacei, mostrando che la maggior parte delle immersioni volontarie vengono effettuate entro questo limite, permettendo così all'animale di preservare le funzioni fisiologiche e mantenere l'omeostasi.

La capacità di gestire in modo efficiente le riserve di ossigeno, combinata con la modulazione della "diving response", consente ai Cetacei di massimizzare l'ADL e quindi la durata delle immersioni aerobiche (Davis e Kanatous, 1999; Wright e Davis, 2015).

5.2.2. "Diving response"

La "diving response" è un adattamento fisiologico analogo all'antico riflesso asfissiale presente in tutti i vertebrati, il cui scopo principale è proteggere dall'ipossia gli organi vitali strettamente aerobici, come il cuore e il cervello, durante le immersioni (Scholander, 1963; Andersen, 1966; Elsner e Gooden, 1983). Consiste in una serie di risposte cardiovascolari regolate principalmente da stimolazioni vagali parasimpatiche che includono bradicardia, vasocostrizione periferica e uso coordinato delle riserve di ossigeno nei muscoli e nel sangue (Elliott *et al.*, 2002). Durante le immersioni che rientrano nel limite aerobico definito dall'ADL, questi meccanismi devono essere finemente regolati per garantire l'ossigenazione dei muscoli attivi (Davis e Kanatous, 1999). Inoltre, come emerso in studi condotti inizialmente sulle foche e successivamente estesi agli

altri mammiferi marini, alcuni *input* sensoriali come la diminuzione della temperatura dell'acqua durante l'immersione possono aumentare questa risposta (Elsner e Gooden, 1983; Andersson *et al.,* 2002).

Negli animali non adattati all'immersione, questa risposta è riflessa e involontaria, mentre nei mammiferi marini può essere modulata volontariamente (Grinnell *et al.*, 1942; Ferretti, 2001). Durante immersioni più lunghe dell'ADL i Cetacei possono arrivare a livelli estremi di ipossia e ipercapnia, per cui sopprimono attivamente il riflesso respiratorio (Elsner *et al.*, 1970).

5.2.3. Globine e riserve di ossigeno

Le globine sono una famiglia di proteine omologhe caratterizzate dalla capacità di legarsi reversibilmente all'ossigeno. Le principali globine di tutti i mammiferi sono l'emoglobina e la mioglobina e svolgono rispettivamente il ruolo fondamentale di trasportare e accumulare l'ossigeno. L'emoglobina (Hb), presente nei globuli rossi, trasporta l'ossigeno attraverso il sistema circolatorio, mentre la mioglobina (Mb), che si trova principalmente nei muscoli scheletrici e nel muscolo cardiaco, funge da riserva di ossigeno, facilitandone la diffusione nei tessuti muscolari (Pesce *et al.*, 2002; Storz *et al.*, 2013).

L'affinità delle globine per l'ossigeno dipende dalla pressione parziale dell'ossigeno stesso (PO_2). Nei mammiferi marini, l'affinità dell'Hb risulta leggermente diversa rispetto ai mammiferi terrestri, con valori di P_{50} (pressione parziale cui l'emoglobina è saturata al 50%) che nei Cetacei variano tra 25 e 32 mmHg, permettendo una saturazione quasi completa (~96%) dell'Hb all'inizio dell'immersione che consente a questi animali di trasportare nel sangue una quantità di ossigeno significativa prima delle lunghe apnee (Lenfant, 1969; Meir *et al.,* 2009).

La Mb ha un'affinità per l'ossigeno molto più elevata rispetto all'Hb e nei Cetacei ha una P_{50} di circa 3,7 mmHg. Questo significa che la Mb rilascia ossigeno solo quando la pressione parziale dell'ossigeno nei muscoli è molto bassa,

garantendone così l'apporto durante le fasi avanzate dell'immersione, quando le riserve di O_2 nel sangue si esauriscono (Wright e Davis, 2015). Nei Cetacei la concentrazione di Mb nei muscoli è fino a 20 volte superiore rispetto ai mammiferi terrestri e ciò consente loro di accumulare grandi quantità di ossigeno per supportare le immersioni prolungate (Kooyman *et al.*, 1999).

La Mb del capodoglio è stata la prima proteina ad essere caratterizzata a livello atomico in un lavoro insignito con il Nobel (Kendrew *et al.*, 1960) ed è probabilmente la proteina più studiata nei Cetacei. Le Mb dei mammiferi sono piccole proteine globulari di 153 aminoacidi con strutture, da primaria a terziaria, altamente conservate. Sono costituite da otto alfa-eliche che racchiudono un nucleo idrofobico contenente il gruppo eme deputato a legare reversibilmente l'ossigeno e, al contempo, forniscono una superficie esterna altamente polare (Gros *et al.*, 2010). Sebbene le caratteristiche biochimiche della Mb siano condivise sia dai mammiferi terrestri che da quelli acquatici (Antonini, 1971), nei mammiferi acquatici, la Mb e il suo precursore apo-Mb (senza il gruppo eme), mostrano maggiore stabilità contro la denaturazione e minore tendenza ad aggregarsi a elevate concentrazioni intracellulari rispetto alle Mb dei mammiferi terrestri (Scott *et al.*, 2000; Regis *et al.*, 2005). Nelle linee evolutive di mammiferi con uno stile di vita acquatico o semiacquatico si riscontra una carica netta superficiale della Mb maggiore che rappresenta probabilmente un adattamento atto a inibire l'auto-associazione della Mb a concentrazioni intracellulari elevate (Figura 22) (Mirceta *et al.*, 2013).

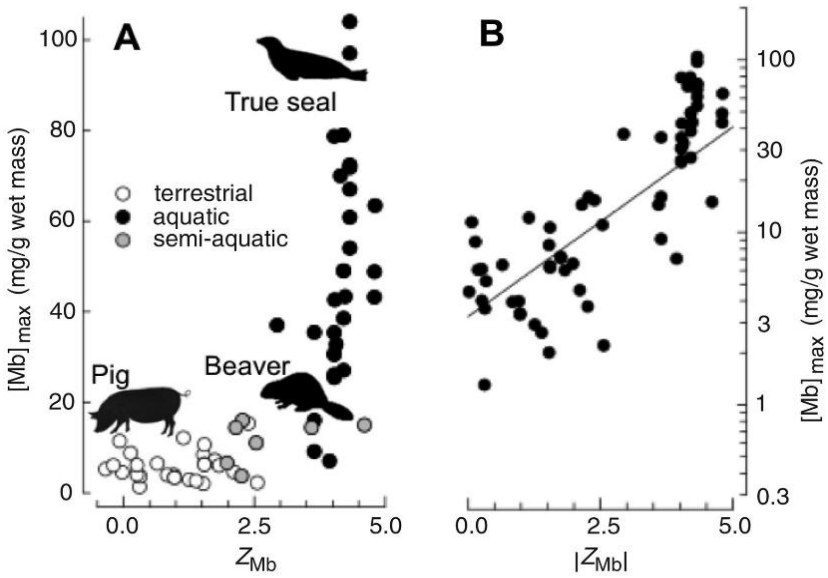

Figura 22. Carica netta della Mb (Z_{Mb}) e concentrazione massima muscolare ($[Mb]_{max}$) nei mammiferi terrestri, semiacquatici e acquatici: (A) $[Mb]_{max}$ in funzione di Z_{Mb}; (B) grafico semilogaritmico di $[Mb]_{max}$ contro $|Z_{Mb}|$. Le silhouette rappresentano mammiferi terrestri (maiale), semiacquatici (castoro) e acquatici (foca) (Mirceta et al., 2013).

Prima di un'immersione i Cetacei aumentano la frequenza respiratoria in modo da ridurre i livelli di PCO_2 e aumentare quelli di PO_2 nel sangue arterioso (Stephenson, 2005) ricaricando al massimo le proprie riserve di ossigeno. Si stima che il 30-50% dell'ossigeno utilizzato durante un'immersione provenga dalle riserve di Mb, mentre il resto derivi dall'Hb (Kooyman *et al.*, 1999).

Le aumentate concentrazioni di Hb e Mb consentono ai mammiferi marini di prolungare la durata delle immersioni aerobiche aumentando le riserve complessive di ossigeno. In Cetacei che compiono immersioni prolungate, come il capodoglio, la maggior parte dell'ossigeno viene immagazzinato nel sangue e nei muscoli, mentre in Cetacei che effettuano immersioni più brevi e meno profonde come il delfino tursiope, le riserve di ossigeno sono generalmente distribuite più equamente tra sangue, muscoli e polmoni (Kooyman e Ponganis, 1998).

La durata delle immersioni nei mammiferi marini rientra solitamente nell'ADL tipico della specie, il quale viene definito in base alla capacità di immagazzinare e utilizzare efficientemente l'ossigeno (Kooyman *et al.,* 1980). Gli animali di

maggiori dimensioni possono immergersi per tempi più lunghi e a profondità maggiori e ciò è dovuto al fatto che la capacità di immagazzinamento dell'ossigeno cresce in modo isometrico con la massa corporea, mentre il consumo di ossigeno aumenta allometricamente con un esponente tipicamente compreso tra 0,67 e 0,75 (Helsey *et al.*, 2006).

Su questa base, a partire dalla stima della massa corporea e dalla ricostruzione della carica netta della Mb, Mirceta *et al.* (2013) hanno stimato il tempo massimo di immersione attiva durante la transizione dei Cetacei dall'ambiente terrestre a quello acquatico nell'Eocene, da circa 1,6 min nel *Pakicetus* dell'inizio dell'Eocene che pesava presumibilmente 45 kg, a circa 17,4 min nel *Basilosaurus* della fine dell'Eocene che aveva una massa stimata di 6,5 t. Quest'ultimo valore rientra nell'intervallo dei delfini oceanici e delle balenottere attuali, ma risulta inferiore a un terzo del valore dei moderni zifidi di dimensioni simili o del capodoglio (il cui maschio può raggiungere 60 t), suggerendo che le risorse mesopelagiche sfruttate dagli attuali zifidi e fiseteridi probabilmente non fossero ancora pienamente sfruttabili da parte degli antenati dei Cetacei della fine dell'Eocene appartenenti alla famiglia Basilosauridae.

5.4. Adattamenti Scheletrici e Galleggiabilità

Durante la transizione evolutiva dei primi Archeoceti da una locomozione terrestre a una vita anfibia e infine a uno stile di vita completamente acquatico, l'apparato scheletrico ha subito profonde modificazioni sia a livello macroscopico, come l'acquisizione di forme più idrodinamiche e un miglioramento delle capacità natatorie, che a livello microstrutturale. I primi Archeoceti mostravano un aumento della densità ossea, attraverso osteopetrosi e pachiostosi, incrementando la robustezza e il peso dello scheletro. Questo aumento della densità ossea rappresentava un adattamento per il controllo statico della galleggiabilità, fungendo da "zavorra naturale" e permettendo a questi animali di immergersi più agevolmente in acque poco profonde. Con l'emergere dei Neoceti, questa tendenza si invertì, portando a una progressiva riduzione della densità

ossea (osteoporosi) che facilita un controllo dinamico della galleggiabilità, tipico di animali che vivono in acque profonde (Gray et al., 2007).

5.5. Adattamenti della Vista

La disponibilità di grandi quantità di cefalopodi bioluminescenti mesopelagici che emettono luce nello spettro del blu nelle profondità oceaniche potrebbe aver influenzato l'evoluzione delle immersioni profonde e dell'ecolocalizzazione nei primi Odontoceti (Lindberg e Pyenson, 2007). Tuttavia, le analisi dell'usura dei denti e le ricostruzioni delle abitudini alimentari ancestrali indicano che i cefalopodi fossero già una preda abituale dei basilosauridi (Fahlke *et al.*, 2013, Berta e Lanzetti, 2020).

La rodopsina, un pigmento visivo localizzato nei fotorecettori a bastoncello, è fondamentale per la visione in condizioni di bassa luminosità nella maggior parte dei vertebrati (Palczewski *et al.*, 2000). Nei Cetacei, questo pigmento visivo ha subito un adattamento che ha spostato la sensibilità spettrale (λ_{max}) verso il blu, probabilmente in risposta allo spettro luminoso predominante negli ambienti oceanici (Warrant e Locket, 2004; McFarland, 1971). La sensibilità spettrale diminuisce in modo prevedibile nelle specie di pesci che vivono a grandi profondità (Hunt *et al.*, 2001; Hope *et al.*, 1997) e questa relazione sembra estendersi anche ai mammiferi marini che si dedicano all'immersione (Fasick e Robinson, 2000; McFarland, 1971; Lavigne *et al.,* 1975; Southall *et al.*, 2002).

Dalla ricostruzione delle sequenze ancestrali della rodopsina degli antenati dei Neoceti condotte da Dungan e Chang (2022) è emerso che, in questi, l'occhio fosse più sensibile ai profili spettrali tipici delle profondità oceaniche in modo analogo ad alcuni Odontoceti e teleostei mesopelagici attuali, rispetto all'intervallo spettrale intermedio che è invece caratteristico della maggior parte degli Odontoceti moderni (McFarland, 1971, Fasick e Robinson, 1998; Meredith *et al.*, 2013, Fasick *et al.*, 2011). Questi ultimi potrebbero aver perso progressivamente tali adattamenti per la visione crepuscolare a seguito dell'acquisizione di maggiori capacità acustiche.

CONCLUSIONI

Ripercorrere il percorso evolutivo che dai primi Archeoceti dell'Eocene dalla vita anfibia portò ai moderni Neoceti aiuta a chiarire i meccanismi evolutivi che sostengono le straordinarie capacità di immersione di questi Cetacei attuali. Le evidenze fossili, integrate con le analisi molecolari, offrono nuove prospettive sulla trasformazione delle strutture anatomiche e fisiologiche che hanno reso gli Odontoceti il gruppo di mammiferi marini attualmente più diversificato, in grado di occupare il vertice delle reti trofiche marine e di immergersi e prosperare nelle profondità oceaniche (Thewissen *et al.*, 2007; Berta, 2017).

La straordinaria capacità di svolgere immersioni profonde osservabile in alcuni Odontoceti odierni rappresenta infatti l'apice di una lunga e complessa serie di adattamenti evolutivi avvenuti nell'arco degli ultimi 50 milioni di anni. Le prove fossili, combinate con i dati anatomici e molecolari, suggeriscono che tali capacità di immersione siano comparse indipendentemente nelle diverse famiglie di Odontoceti a seguito degli importanti cambiamenti climatici verificatisi durante Eocene e Oligocene che influenzarono la distribuzione delle risorse alimentari a profondità maggiori (Marx *et al.*, 2016; Lindberg e Pyenson, 2007).

Sebbene la ricostruzione della rodopsina ancestrale e della sua attivazione, e gli esami sull'usura dentale nei dorudontini permettano di avanzare l'ipotesi che già i basilosauridi dell'Eocene Medio e Superiore sfruttassero le ricche risorse alimentari rappresentate dai cefalopodi di profondità, la ricostruzione dei loro tempi massimi di immersione attiva basati sulla distribuzione della carica netta della Mb e l'assenza di segni di osteonecrosi disbarica nei reperti fossili non permettono di affermare che la capacità di immergersi abitualmente a profondità mesopelagiche fosse già stata raggiunta dai basilosauridi (Fahlke *et al.*, 2013; Berta e Lanzetti 2020; Dungan e Chang, 2022; Mirceta *et al.*, 2013; Beatty e Rothschild, 2008).

I primi veri esempi di tentativi di immersione profonda sembrano invece risalire all'Oligocene con la comparsa dei primi Neoceti Odontoceti in grado di ecolocalizzare appartenenti alla famiglia Xenorophidae sulla base dei segni di osteonecrosi avascolare estesa riscontrabili nelle vertebre (Beatty e Rothschild, 2008). Per quanto riguarda i fiseteridi e gli zifidi, la comparsa della capacità di svolgere immersioni profonde sembra aver avuto luogo nel Miocene, come indicato dai ritrovamenti fossili di specie come *Miophyseter chitaensis* per i fiseteridi e dall'ancora controverso *Massapicetus gregarius* per gli zifidi, insieme alle indicazioni fornite dalla progressiva variazione della distribuzione dei fossili dalle aree di piattaforma continentale fino ai depositi oceanici, suggerendo la crescente specializzazione di questi Odontoceti verso una nicchia ecologica unica, rappresentata dalla capacità di alimentarsi sfruttando al massimo le risorse delle profondità oceaniche (Lambert *et al.*, 2015b; Marx *et al.*, 2016; Kimura e Hasegawa, 2022).

BIBLIOGRAFIA

Aguilar de Soto N., Visser F., Tyack P.L., Alcazar J., Ruxton G., Arranz P., *et al.*, 2020. Fear of killer whales drives extreme synchrony in deep diving beaked whales. *Sci. Rep.*, 10(1): 13.

Andersen H.T., 1966. Physiological adaptations in diving vertebrates. *Physiol. Rev.*, 46: 212–243.

Andersson J.P.A., Line M.H., Runow W., Schagatay E.K.A., 2002. Diving response and arterial oxygen saturation during apnea and exercise in breath-hold divers. *J. Appl. Physiol.*, 93: 882–886.

Antonini E., 1971. Hemoglobin and myoglobin in their reactions with ligands. *Front. Biol.*, 21: 27–31.

Armfield B.A., Zheng Z., Bajpai S., Vinyard C.J., Thewissen J.G.M., 2013. Development and evolution of the unique cetacean dentition. *Peer J.*, 1: e24.

Beatty B.L., Rothschild B.M., 2008. Decompression syndrome and the evolution of deep diving physiology in the Cetacea. *Sci. Nat.*, 95: 793–801.

Bergey M., Baier H., 1987. Lung mechanical properties in the West Indian manatee (*Trichechus manatus*). *Respir. Physiol.*, 68: 63–75.

Berghage T.E., Durman D., 1980. U.S. Navy air decompression schedule risk analysis. *NMRI*, Bethesda, p. 22.

Berta A., 2017. *The Rise of Marine Mammals: 50 Million Years of Evolution*. JHU Press.

Berta A., Lanzetti A., 2020. Feeding in marine mammals: an integration of evolution and ecology through time. *Palaeontol. Electronica*, 23(2): a40.

Blix A.S., Walløe L., Messelt E.B., 2013. On how whales avoid decompression sickness and why they sometimes strand. *J. Exp. Biol.*, 216: 3385–3387.

Bloodworth B., Marshall C.D., 2005. Feeding kinematics of Kogia and Tursiops (Odontoceti: Cetacea): characterization of suction and ram feeding. *J. Exp. Biol.*, 208(19): 3721–3730.

Branstetter B.K., Mercado III E., 2006. Sound localization by cetaceans. *J. Comp. Psychol.*, 19(1).

Buchholtz E.A., 2001. Vertebral osteology and swimming style in living and fossil whales (Order: Cetacea). *J. Zool.*, 254(4): 391–408.

Butler P.J., Jones D.R., 1997. Physiology of diving of birds and mammals. *Physiol. Rev.*, 77(3): 837–899.

Bélanger L.F., 1940. A study of the histological structure of the respiratory portion of the lungs of aquatic mammals. *J. Anat.*, 67: 437–469.

Churchill M., Martinez-Caceres M., de Muizon C., Mnieckowski J., Geisler J.H., 2016. The origin of high-frequency hearing in whales. *Curr. Biol.*, 26(16): 2144–2149.

Clarke M.R., 1996. Cephalopods as prey. III. Cetaceans. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 351(1343): 1053–1065.

Collareta A., Lambert O., Landini W., Di Celma C., Malinverno E., Varas-Malca R., *et al.*, 2017. Did the giant extinct shark *Carcharocles megalodon* target small prey? Bite marks on marine mammal remains from the late Miocene of Peru. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 469: 84–91.

Cooper L.N., Berta A., Dawson S.D., Reidenberg J.S., 2007. Evolution of hyperphalangy and digit reduction in the cetacean manus. *Anat. Rec. Adv. Integr. Anat. Evol. Biol.*, 290(6): 654–672.

Costidis A., Rommel S.A., 2012. Vascularization of air sinuses and fat bodies in the head of the Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): morphological implications on physiology. *Front. Physiol.*, 3: 243.

Cranford T.W., Amundin M., Norris K.S., 1996. Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: implications for sound generation. *J. Morphol.*, 228(3): 223–285.

Cranford T.W., Mckenna M.F., Soldevilla M.S., Wiggins S.M., Goldbogen J.A., Shadwick R.E., *et al.*, 2008. Anatomic geometry of sound transmission and reception in Cuvier's beaked whale (Ziphius cavirostris). *Anat. Rec. Adv. Integr. Anat. Evol. Biol.*, 291(4): 353–378.

Cross E.R., 1962. Taravana. *Skin Diver Magazine*, 11: 42–45 (as reported in Paulev 1965).

Dalebout M.L., Scott Baker C., Steel D., Thompson K., Robertson K.M., Chivers S.J., *et al.*, 2014. Resurrection of *Mesoplodon hotaula* Deraniyagala 1963: A new species of beaked whale in the tropical Indo-Pacific. *Mar. Mammal Sci.*, 30(3): 1081–1108.

Darwin C., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection* (Vol. 167). John Murray, London.

Davis R.W., Kanatous S.B., 1999. Convective oxygen transport and tissue oxygen consumption in Weddell seals during aerobic dives. *J. Exp. Biol.*, 202: 1091–1113.

Denison D.M., Kooyman G.L., 1973. The structure and function of the small airways in pinniped and sea otter lungs. *Respir. Physiol.*, 17: 1–10.

Denison D.M., Warrell D.A., West J.B., 1971. Airway structure and alveolar emptying in the lungs of sea lions and dogs. *Respir. Physiol.*, 13: 253–260.

Dormer K.J., 1979. Mechanism of sound production and air recycling in delphinids: cineradiographic evidence. *J. Acoust. Soc. Am.*, 65(1): 229–239.

Dungan S.Z., Chang B.S., 2022. Ancient whale rhodopsin reconstructs dim-light vision over a major evolutionary transition: implications for ancestral diving behavior. *PNAS*, 119(27): e2118145119.

Elliott N.M., Andrews R.D., Jones D.R., 2002. Pharmacological blockade of the dive response: effects on heart rate and diving behaviour in the harbour seal (*Phoca vitulina*). *J. Exp. Biol.*, 205: 3757–3765.

Elsner R., Gooden B., 1983. *Diving and Asphyxia*, Cambridge University Press, pp. 1–59.

Elsner R., Shurley J.T., Hammond D.D., Brooks R.E., 1970. Cerebral tolerance to hypoxemia in asphyxiated Weddell seals. *Respir. Physiol.*, 9: 287–297.

Fahlke J.M., Bastl K.A., Semprebon G.M., Gingerich P.D., 2013. Paleoecology of archaeocete whales throughout the Eocene: dietary adaptations revealed by microwear analysis. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 386: 690–701.

Fahlman A., Loring S.H., Levine G., Rocho-Levine J., Austin T., Brodsky M., 2015. Lung mechanics and pulmonary function testing in cetaceans. *J. Exp. Biol.*, 218(670): 2030–2038.

Fahlman A., Olszowka A., Bostrom B.L., Jones D.R., 2006. Deep diving mammals: Dive behavior and physiology influence on susceptibility to decompression sickness. *RESPNB*, 153(1): 66–77.

Fanning J.C., Harrison R.J., 1974. The structure of the trachea and lungs of the South Australian bottle-nosed dolphin. In: Harrison R.J. (Ed.), *Functional Anatomy of Marine Mammals*, vol. 2. Academic Press, London, pp. 231–252.

Fasick J.I., Bischoff N., Brennan S., Velasquez S., Andrade G., 2011. Estimated absorbance spectra of the visual pigments of the North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*). *Mar. Mammal Sci.*, 27(4): E321–E331.

Fasick J.I., Robinson P.R., 1998. Mechanism of spectral tuning in the dolphin visual pigments. *Biochem.*, 37(2): 433–438.

Fasick J.I., Robinson P.R., 2000. Spectral-tuning mechanisms of marine mammal rhodopsins and correlations with foraging depth. *Vis. Neurosci.*, 17(5): 781–788.

Ferretti G., 2001. Extreme human breath-hold diving. *Eur. J. Appl. Physiol.*, 84: 254–271.

Fordyce R.E., 1980. Whale evolution and Oligocene Southern Ocean environments. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 31: 319–336.

Fordyce R.E., 1992. Cetacean Evolution and Eocene/Oligocene Environments. In: *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*, Princeton Unversity Press, Princeton, pp. 368–381.

Fordyce R.E., 2002. *Simocetus rayi* (Odontoceti: Simocetidae, new family): a bizarre new archaic Oligocene dolphin from the eastern North Pacific. *Smithson. Contrib. Paleobiol.*, 93: 185–222.

Fordyce R.E., 2003. Cetacean evolution and Eocene-Oligocene oceans revisited. In: *From Greenhouse to Icehouse: the Marine Eocene-Oligocene Transition*, pp. 154–171.

Fordyce R.E., Barnes L.G., 1994. The evolutionary history of whales and dolphins. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.*, 22: 419–455.

Fordyce R.E., de Muizon C., 2001. Evolutionary history of cetaceans: a review. In: *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, pp. 169–233.

Foskolos I., Aguilar de Soto N., Madsen P.T., Johnson M., 2019. Deep-diving pilot whales make cheap, but powerful, echolocation clicks with 50 µL of air. *Sci. Rep.*, 9(1): 15720.

Gage J., Tyler P., 1991. *Deep-Sea Biology: A Natural History of Organisms at the Deep-Sea Floor*. Cambridge University Press.

Gatesy J., Geisler J.H., Chang J., Buell C., Berta A., Meredith R.W., *et al.*, 2013. A phylogenetic blueprint for a modern whale. *Mol. Phylogen. Evol*., 66(2): 479–506.

Gatesy J., O'Leary M.A., 2001. Deciphering whale origins with molecules and fossils. *TREE*, 16(10): 562–570.

Gehr P., Mwangi D.K., Ammann A., Maloiy G.M.O., Taylor C.R., Weibel E.R., 1981. Design of the mammalian respiratory system. V. Scaling morphometric pulmonary diffusing capacity to total body mass: wild and domestic mammals. *Respir. Physiol.*, 44: 61–86.

Geisler C.D., 1998. *From Sound to Synapse: Physiology of the Mammalian Ear*, Oxford University Press.

Geisler J.H., Colbert M.W., Carew J.L., 2014. A new fossil species supports an early origin for toothed whale echolocation. *Nature*, 508(7496): 383–386.

Gingerich P.D., Arif M., Clyde W.C., 1995. New Archaeocetes (Mammalia, Cetacea) from the Middle Eocene Domanda Formation of Sulaiman Range, Punjab (Pakistan). *Contr. Mus. Paleontol. Univ. Michigan*, 29: 291–330.

Gingerich P.D., Haq M.U., Zalmout I.S., Khan I.H., Malkani M.S., 2001. Origin of whales from early artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. *Science*, 293(5538): 2239–2242.

Goloboff P.A., 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9(1): 83–91.

Goudappel J.R., Slijper E.J., 1958. Microscopic structure of the lungs of the bottlenose whale. *Nat.*, 4633: 479.

Gray N.M., Kainec K., Madar S., Tomko L., Wolfe S., 2007. Sink or swim? Bone density as a mechanism for buoyancy control in early cetaceans. *Anat. Rec. Adv. Integr. Anat. Evol. Biol.*, 290(6): 638–653.

Grinnell S.W., Irving L., Scholander P.F., 1942. Experiments on the relation between blood flow and heart rate in the diving seal. *J. Cell Comp. Physiol.*, 19: 341–350.

Gros G., Wittenberg B.A., Jue T., 2010. Myoglobin's old and new clothes: from molecular structure to function in living cells. *J. Exp. Biol.*, 213(16): 2713–2725.

Halsey M.J., 1982. Effects of high pressure on the central nervous system. *Physiol. Rev.*, 62: 1341–1377.

Harvey E.N., McElroy W.D., Whiteley A.H., Warren G.H., Pease D.C., 1944. Bubble formation in animals. III. An analysis of gas tension and hydrostatic pressure in eats. *J. Cell Comp. Physiol.*, 24: 117–132.

Hemilä S., Nummela S., Reuter T., 1999. A model of the odontocete middle ear. *Hear. Res.*, 133(1-2): 82–97.

Henk W.G., Haldman J.T., 1990. Microanatomy of the lung of the bowhead whale *Balaena mysticetus*. *Anat. Rec.*, 226: 187–197.

Heyning J.E., Mead J.G., 1996. Suction feeding in beaked whales: morphological and observational evidence. *Contrib. Sci.*, 464: 1–12.

Hooker S.K., Baird R.W., 1999. Deep-diving behaviour of the northern bottlenose whale, *Hyperoodon ampullatus* (Cetacea: Ziphiidae). *Proc. R. Soc. (London). Series B: Biol. Sci.*, 266(1420): 671–676.

Hooker S.K., Fahlman A., Moore M.J., Aguilar de Soto N., Bernaldo de Quirós Y., Brubakk A.O., Tyack P.L., 2012. Deadly diving? Physiological and behavioural management of decompression stress in diving mammals. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.*, 279(1731): 1041–1050.

Hope A.J., Partridge J.C., Dulai K.S., Hunt D.M., 1997. Mechanisms of wavelength tuning in the rod opsins of deep-sea fishes. *Proc. R. Soc. (London). Series B: Biol. Sci.*, 264(1379): 155–163.

Houser D.S., Dankiewicz-Talmadge L.A., Stockard T.K., Ponganis P.J., 2010. Investigation of the potential for vascular bubble formation in a repetitively diving dolphin. *J. Exp. Biol.*, 213: 52–62.

Hui C.A., 1975. Thoracic collapse as affected by the retia thoracica in the dolphin. *Respir. Physiol.*, 25: 63–70.

Hulbert R.C., Petkewich R.M., Bishop G.A., Bukry D., Aleshire D.P., 1998. A new middle Eocene protocetid whale (Mammalia: Cetacea: Archaeoceti) and associated biota from Georgia. *J. Paleontol.*, 72: 907–927.

Hunt D.M., Dulai K.S., Partridge J.C., Cottrill P., Bowmaker J.K., 2001. The molecular basis for spectral tuning of rod visual pigments in deep-sea fish. *J. Exp. Biol.*, 204(19): 3333–3344.

Hutter C.D.D., 2000. Dysbaric osteonecrosis: a reassessment and hypothesis. *Med. Hypotheses*, 54(4): 585–590.

International Whaling Commission, (n.d.). About whales: Cetacea. Retrieved October 22, 2024, from: https://iwc.int/about-whales/cetacea.

Irving L., 1935. The protection of whales from the danger of caisson disease. *Science*, 81(2110): 560–561.

Jamieson A.J., 2015. *The Hadal Zone: Life in the Deepest Oceans*. Cambridge University Press.

Johnson M., Madsen P.T., Zimmer W.M.X., Aguilar de Soto N., Tyack P.L., 2004. Beaked whales echolocate on prey. *Proc. R. Soc. (London). Series B: Biol. Sci.*, 271(Suppl_6): S383–S386.

Jones B., Zapetis M., Samuelson M.M., Ridgway S., 2020. Sounds produced by bottlenose dolphins (*Tursiops*): A review of the defining characteristics and acoustic criteria of the dolphin vocal repertoire. *Bioacoustics*, 29(4): 399–440.

Jones J.P., Neuman T.S., 2003. Dysbaric osteonecrosis. In: *Bennett and Elliott's Physiology and Medicine ofDdiving*. Saunders, Edinburgh, pp. 659–679.

Kendrew J.C., Dickerson R.E., Strandberg B.E., Hart R.G., Davies D.R., Phillips D.C., Shore V.C., 1960. Three-dimensional Fourier synthesis at 2A resolution. *Nature*, 185: 442.

Kiessling RL, Maag CH (1962) Performance impairment as a function of nitrogen narcosis. *J. Appl. Psychol.,* 46:91–95.

Kimura T., Hasegawa Y., 2022. A new physeteroid from the lower Miocene of Japan. *Paleontol. Res.*, 26(1): 87–101.

Kooyman G.L., 1973. Respiratory adaptations in marine mammals. *Am. Zool*, 13: 457–468.

Kooyman G.L., 1989. *Diverse Divers: Physiology and Behavior*. Springer, Berlin.

Kooyman G.L., Andersen H.T., 1969. Deep diving. In: Andersen H.T. (Ed.), *The Biology of Marine Mammals*, Academic Press, New York, pp. 65–94.

Kooyman G.L., Cornell L.H., 1981. Flow properties of expiration and inspiration in a trained bottlenosed porpoise. *Physiol. Zool*., 54: 55–61.

Kooyman G.L., Ponganis P.J., 1998. The physiological basis of diving to depth: birds and mammals. *Ann. Rev. Physiol.*, 60(1): 19–32.

Kooyman G.L., Ponganis P.J., Howard R.S., 1999. Diving animals. In: Lundgren C.E.G., Miller J.N. (Eds.), *The Lung at Depth*. Marcel Dekker Inc., New York, pp. 587–614.

Kooyman G.L., Sinnett E.E., 1979. Mechanical properties of the harbor porpoise lung, *Phocoena phocoena*. *Respir. Physiol*., 36: 287–300.

Kooyman G.L., Sinnett E.E., 1982. Pulmonary shunts in harbor seals and sea lions during simulated dives to depth. *Physiol. Zool*., 55: 105–111.

Kooyman G.L., Wahrenbrock E.A., Castellini M.A., Davis R.W., Sinnett E.E., 1980. Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell seals: evidence of preferred pathways from blood chemistry and behavior. *J. Comp. Physiol.* B, 138(4): 335-346.

Kylstra J.A., Nantz R., Crowe J., Wagner W., Saltzman H.A., 1967. Hydraulic compression of mice to 166 atmospheres. *Science*, 158: 793–794.

Laeta M., Oliveira J.A., Siciliano S., Lambert O., Jensen F.H., Galatius A., 2023. Cranial asymmetry in odontocetes: a facilitator of sonic exploration? *Zoology*, 160: 126108.

Lambert O., 2008. Sperm whales from the Miocene of the North Sea: a re-appraisal. *Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique*, *Sciences de la Terre*, 78: 277–316.

Lambert O., Bianucci G., Post K., De Muizon C., Salas-Gismondi R., Urbina M., Reumer J., 2010. The giant bite of a new raptorial sperm whale from the Miocene epoch of Peru. Nat., 466(7302): 105–108.

Lambert O., Bianucci G., Post K., 2013a. Taphonomy and habitat of the giant sperm whale *Livyatan melvillei* (Cetacea, Physeteroidea) from the Miocene of Peru. *JVP*, 33(1): 213–218.

Lambert O., De Muizon C., Bianucci G., 2013b. The most basal beaked whale *Ninoziphius platyrostris* Muizon, 1983: clues on the evolutionary history of the family Ziphiidae (Cetacea: Odontoceti). *Zool. J. Linn. Soc*., 167(4): 569–598.

Lambert O., Bianucci G., Post K., 2015a. Tusk-bearing beaked whales from the Miocene of Peru: sexual dimorphism in fossil ziphiids? *J. Mammal.*, 91(1): 19–26.

Lambert O., Collareta A., Landini W., Post K., Ramassamy B., Di Celma C., *et al.*, 2015b. No deep diving: evidence of predation on epipelagic fish for a stem beaked whale from the Late Miocene of Peru. *Proc. R. Soc. Series B: Biol. Sci*, 282(1815): 20151530.

Landini W., Altamirano-Sierra A., Collareta A., Di Celma C., Urbina M., Bianucci G., 2017. The late Miocene elasmobranch assemblage from Cerro Colorado (Pisco Formation, Peru). *J. South. Am. Earth Sci.*, 73: 168–190.

Lavigne D.M., Ronald K., 1975. Pinniped visual pigments. *Comp. Biochem.*, 52B(2): 325-329.

Lenfant C., 1969. Physiological properties of blood of marine mammals. In: Andersen H.T. (Ed.), *The Biology of Marine Mammals*. Academic Press, New York, pp. 65–94.

Lenfant C., Johansen K., Torrance J.D., 1970. Gas transport and oxygen storage capacity in some pinnipeds and the sea otter. *Respir. Physiol.*, 9: 277–286.

Lilley M.K., Whitehead H., Tyack P.L., 2022. Maternal care and social dynamics in cetaceans. *Anim. Behav.*, 185: 165–176.

Lindberg D.R., Pyenson N.D., 2007. Things that go bump in the night: evolutionary interactions between cephalopods and cetaceans in the Tertiary. *Lethaia*, 40(4): 335–343.

Lydekker R., 1893. Contributions to a knowledge of the fossil vertebrates of Argentina. Cetacean skulls from Patagonia. *Anales Mus. La Plata*, 2: 2–12.

MacLeod C.D., Santos M.B., Pierce G.J., 2003. Review of data on diets of beaked whales: evidence of niche separation and geographic segregation. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 83(3): 651–665.

Madsen P.T., Payne R., Kristiansen N.U., Wahlberg M., Kerr I., Møhl B., 2002. Sperm whale sound production studied with ultrasound time/depth-recording tags. *J. Exp. Biol.*, 205(13): 1899-1906.

Marino L., McShea D.W., Uhen M.D., 2004. Origin and evolution of large brains in toothed whales. *Anat. Rec. A Discov. Mol. Cell. Evol. Biol*., 281A(1): 1247–1255.

Marsh H., 1977. The alimentary canal of the dugong. *Bull. Austral. Mammal. Soc.*, 4: 32.

Marx F.G., Lambert O., Uhen M.D., 2016. *Cetacean Paleobiology*. John Wiley & Sons.

McAlpine D.F., 2018. Pygmy and dwarf sperm whales: *Kogia breviceps* and *K. sima*. In: *Encyclopedia of Marine Mammals*, Academic Press, pp. 786–788.

McFarland W.N., 1971. Cetacean visual pigments. *Vision Res.*, 11(10): 1065-IN2.

Mchedlidze G.A., 1970. Some eneral characteristics of the evolution of cetaceans, part 1. Akademia Nauk Gruzinskoi SSR, Institut Paleobiologii, Tbilisi.

Mchedlidze G.A., 2009. Sperm whales, evolution. In: *Encyclopedia of Marine Mammals*., Academic Press, pp. 1097–1098.

Meijaard E., Umilaela, de Wijeyeratne G.S., 2010. Aquatic escape behaviour in mouse-deer provides insight into tragulid evolution. *Mammal. Biol.*, 75: 471–473.

Meir J.U., Champagne C.D., Costa D.P., Williams C.L., Ponganis P.J., 2009. Extreme hypoxemic tolerance and blood oxygen depletion in diving elephant seals. *Am. J. Phys.*, 297: R927–R939.

Meredith R.W., Gatesy J., Emerling C.A., York V.M., Springer M.S., 2013. Rod monochromacy and the coevolution of cetacean retinal opsins. *PLoS Genetics*, 9(4): e1003432.

Minamikawa S., Iwasaki T., Kishiro T., 2007. Diving behavior of a Baird's beaked whale, Berardius bairdii, in the slope water area of the western North Pacific. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.,* 87(1): 189-193.

Mirceta S., Signore A.V., Burns J.M., Cossins A.R., Campbell K.L., Berenbrink M., 2013. Evolution of mammalian diving capacity traced by myoglobin net surface charge. *Science*, 340(6138): 1234192.

Moreno F.P., 1892. Lijeros apuntes sobre dos géneros de cetáceos fósiles de la República Argentina*. Rev. Mus. La Plata*, 3.

NOAA Fisheries, 2022. Sperm Whale (*Physeter macrocephalus*). Retrieved from NOAA Fisheries. (https://www.noaa.gov/).

Nachtigall P.E., 1980. Odontocete echolocation performance on object size, shape and material. In: *Animal Sonar Systems*, Springer US, Boston, MA, pp. 71–95.

Nagel E.L., Morgane P.J., McFarland W.L., Galliano R.E., 1968. Rete mirabile of dolphin: its pressure-damping effect on cerebral circulation. *Science*, 161: 898–899.

Natoli A., Al Hameli S., 2023. Marine mammals of the emirates: whales, dolphins, porpoises and dugongs. In: *A Natural History of the Emirates*, Springer Nature Switzerland, Cham, pp. 557–584.

Nikaido M., Nishihara H., Okada N., 2022. SINEs as credible signs to prove common ancestry in the tree of life: a brief review of pioneering case studies in retroposon systematics. *Genes*, 13(6): 989.

Norris K.S., The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. In: Drake, E.T., Ed., *Evolution and Environment*, Yale University Press, New Haven, 297–324.

Norris K.S., Harvey G.W., 1972. A theory for the function of the spermaceti organ of the sperm whale (*Physeter catodon* L.). *NASA Spec. Publ.*, 262: 397–417.

Nummela S., Reuter T., Hemilä S., Holmberg P., Paukku P., 1999. The anatomy of the killer whale middle ear (Orcinus orca). *Hear. Res.*, 133(1-2): 61–70.

O'Brien J.M., Swingle J.K., Boehm J.D., 2021. Maternal investment in cetaceans: a review of nursing and parental care. *Mar. Mammal Sci.*, 37(3): 942–966.

Palczewski K., Kumasaka T., Hori T., Behnke C.A., Motoshima H., Fox B.A., Miyano M., 2000. Crystal structure of rhodopsin: A G protein-coupled receptor. *Science*, 289(5480): 739–745.

Park T., Fitzgerald E.M., Evans A.R., 2016. Ultrasonic hearing and echolocation in the earliest toothed whales. *Biol. Lett.*, 12(4): 20160060.

Paulev P., 1965. Decompression sickness following repeated breath-hold dives. *J. Appl. Physiol.*, 20: 1028–1031.

Pesce A., Bolognesi M., Bocedi A., Ascenzi P., Dewilde S., Moens L., Hankeln T., Burmester T., 2002. Neuroglobin and cytoglobin: fresh blood for the vertebrate globin family. *EMBO Rep*, 3: 1146–1151.

Piscitelli M.A., McLellan W.A., Rommel S.A., Blum J.E., Barco S.G., Pabst D.A., 2010. Lung size and thoracic morphology in shallow and deep-diving cetaceans. *J. Morphol.*, 271: 654–673.

Piscitelli M.A., Raverty S.A., Lillie M.A., Shadwick R.E., 2013. A review of cetacean lung morphology and mechanics. *J. Morphol.*, 274: 1425–1440.

Ponganis P.J., Meir J.U., Williams C.L., 2011. In pursuit of Irving and Scholander: a review of oxygen store management in seals and penguins. *J. Exp. Biol.*, 214(20): 3325–3339.

Pyenson N.D., 2017. The ecological rise of whales chronicled by the fossil record. *Curr. Biol.*, 27(11): R558–R564.

Quick N.J., Cioffi W.R., Shearer J.M., Fahlman A., Read A.J., 2020. Extreme diving in mammals: first estimates of behavioural aerobic dive limits in Cuvier's beaked whales. *J. Exp. Biol.,* 223(18): jeb222109.

Ramassamy B., Lambert O., Collareta A., Urbina M., Bianucci G., 2018. Description of the skeleton of the fossil beaked whale *Messapicetus gregarius*: searching potential proxies for deep-diving abilities. *Foss. Rec.*, 21(1): 11–32.

Regis W.C., Fattori J., Santoro M.M., Jamin M., Ramos C.H., 2005. On the difference in stability between horse and sperm whale myoglobins. Arch. Bioch. Biophys., 436(1): 168–177.

Reidenberg J.S., Laitman J.T., 2008. Sisters of the sinuses: cetacean air sacs. *Anat. Rec. Adv. Integr. Anat. Evol. Biol.*, 291(11): 1389–1396.

Rice D.W., 1989. Sperm whale. In: *Handbook of Marine Mammals*, Vol. 4, pp. 177–233.

Richardson W.J., Greene Jr C.R., Malme C.I., Thomson D.H., 2013. *Marine Mammals and Noise*, Academic Press.

Robinson J.A., Kropatkin M., Aggeler P.M., 1969. Hageman factor (factor XII) deficiency in marine mammals. *Science*, 166: 1420–1422.

Rommel S.A., Pabst D.A., McLellan W.A., Williams T.M., 2006. Thoracic strength and skeletal support for deep diving by cetaceans. *Anat. Rec.*, 290(6): 594–613.

Rommel S.A., Reynolds J.E., 2002. *Skeletal Anatomy*. Florida Marine Research Institute.

Rothschild B.M., Martin L.D., 1993. *Paleopathology: Disease in the Fossil Record. Springer*.

Rothschild B.M., Martin L.D., 2006. Skeletal impact of disease: bulletin 33. *NMMNHS*, Vol. 33.

Sanders A.E., Geisler J.H., 2015. A new basal odontocete from the upper Rupelian of South Carolina, USA, with contributions to the systematics of *Xenorophus* and *Mirocetus* (Mammalia, Cetacea). *J. Vertebr. Paelontol.,* 35(1): e890107.

Scholander P.F., 1940. Experimental investigations on the respiratory function in diving mammals and birds. *Hval. Skrif. Norske Videnskamp-Akad. Oslo*, 22: 1–131.

Scholander P.F., 1963. The master switch of life. *Sci. Am.*, 209: 92–106.

Schorr G.S., Falcone E.A., Moretti D.J., Andrews R.D., 2014. First long-term behavioral records from Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*) reveal record-breaking dives. *PLoS One*, 9(3): e92633.

Scott E.E., Paster E.V., Olson J.S., 2000. The stabilities of mammalian apomyoglobins vary over a 600-fold range and can be enhanced by comparative mutagenesis. *J. Biol. Chem.*, 275(35): 27129–27136.

Somero G.N., 1992. Adaptations to high hydrostatic pressure. *Ann. Rev. Physiol.*, 54: 557–577.

Southall K.D., Oliver G.W., Lewis J.W., Le Boeuf B.J., Levenson D.H., 2002. Visual pigment sensitivity in three deep-diving marine mammals. *Mar. Mammal Sci.*, 18(1): 275–281.

Stephenson R., 2005. Physiological control of diving behaviour in the Weddell seal *Leptonychotes weddelli*: a model based on cardiorespiratory control theory. *J. Exp. Biol.*, 208: 1971–1991.

Storz J.F., Opazo J.C., Hoffmann F.G., 2013. Gene duplication, genome duplication, and the functional diversification of vertebrate globins. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 66: 469–478.

Sverdrup H.U., Johnson M.W., Fleming R.H., 1942. *The Oceans: Their Physics, Chemistry, and General Biology*, Prentice Hall.

Tenney S.M., Remmers J.E., 1963. Comparative quantitative morphology of the mammalian lung diffusing area. *Nature*, 197: 54–56.

Thewissen J.G., Cooper L.N., Clementz M.T., Bajpai S., Tiwari B.N., 2007. Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature*, 450(7173): 1190–1194.

Thewissen J.G.M., Cooper L.N., George J.C., Bajpai S., 2009. From land to water: the origin of whales, dolphins, and porpoises. *Evo. Edu. Outreach*, 2: 272–288.

Thewissen J.G.M., Hussain S.T., 1998. Systematic review of the Pakicetidae, early and middle Eocene Cetacea (Mammalia) from Pakistan and India. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 34: 220–238.

Thewissen J.G.M., Williams E.M., 2002a. A late Eocene archaeocete from the Sahara. *Nature,* 416(6882): 629–634.

Thewissen J.G.M., Williams E.M., 2002b. The early radiation of Cetacea (Mammalia): evolutionary pattern and developmental correlations. *Ann. Rev. Ecol. Syst*., 33: 73–90.

Thewissen J.G.M., Williams E.M., 2002c. The evolution of cetaceans: A review of their origins and adaptations. *Nature*, 416(6882): 629–634.

Tyack P.L., 2008. Implications of cetacean social behavior for the evolution of vocal learning. In: *Social Learning: Psychological and Biological Perspectives*, Cambridge University Press, pp. 230–248.

Tyack P.L., Johnson M., Aguilar de Soto N., Sturlese A., Madsen P.T., 2006. Extreme diving of beaked whale. *J. Exp. Biol.*, 209(21): 4238–4253.

Uhen M.D., 2008. A new *Xenorophus*-like odontocete cetacean from the Oligocene of North Carolina and a discussion of the basal odontocete radiation. *J. Syst. Paleontol.*, 6: 433–452.

Uhen M.D., 2010. The origin(s) of whales. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 38(1): 189–219.

University College London: The Ancient Whale Skull | UCL Culture Blog. https://blogs.ucl.ac.uk/museums/2017/03/03/specimen-of-the-week-281-the-model-ancient-whale-skull/. Consultato 8 novembre 2024.

Varanasi U., Malins D.C., 1971. Unique lipids of the porpoise (*Tursiops gilli*): differences in triacylglycerols and wax esters of acoustic (mandibular canal and melon) and blubber tissues. *Biochim. Biophys. Acta*, 231(2): 415–418.

Varanasi U., Malins D.C., 1972. Triacylglycerols characteristic of porpoise acoustic tissues: molecular structures of diisovaleroylglycerides. *Science*, 176(4037): 926–928.

Viamonte M., Morgane P.J., Galliano R.E., McFarland W.L., 1968. Angiography in the living dolphin and observations on blood supply to the brain. *Am. J. Physiol.*, 214: 1225–1249.

Vogl A.W., Fisher H.D., 1982. Arterial retia related to supply of the central nervous system in two small toothed whales–narwhal (*Monodon monoceros*) and beluga (*Delphinapterus leucas*). *J. Morphol.,* 174(1): 41–56.

Voss M., Antar M.S.M., Zalmout I.S., Gingerich P.D., 2019. Stomach contents of the archaeocete *Basilosaurus isis*: apex predator in oceans of the late Eocene. *PLoS One*, 14(1): e0209021.

Wann K.T., MacDonald A.G., 1980. The effects of pressure on excitable cells. *Comp. Biochem. Physiol.,* 66A: 1–12.

Warrant E.J., Locket N.A., 2004. Vision in the deep sea. *Biol. Rev.*, 79(3): 671–712.

Watwood S.L., Miller P.J., Johnson M., Madsen P.T., Tyack P.L., 2006. Deep-diving foraging behaviour of sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *J. Anim. Ecol.*, 75(3): 814–825.

Wei C., 2021. Sound production and propagation in cetaceans. In: *Neuroendocrine Regulation of Animal Vocalization*, Academic Press, pp. 267–295.

Weller D.W., Taylor B.L., Cummings W.C., 2013. The biology and conservation of the marine mammal Cetacea. *J. Mar. Biol.*, 2013: 1–15.

Werth A.J., 2004. Functional morphology of the sperm whale (*Physeter macrocephalus*) tongue, with reference to suction feeding. *Aquat. Mamm.*, 30(3): 405–418.

Williams T.M., Noren S.R., Glenn M., 2011. Extreme physiological adaptations as predictors of climate-change sensitivity in the narwhal, *Monodon monoceros*. *Mar. Mammal Sci.*, 27(2): 334–349.

Wood F.G., Evans W.E., 1980. Adaptiveness and ecology of echolocation in toothed whales. In: *Animal Sonar Systems*, Springer, pp. 381–425.

Wright T., Davis R.W., 2015. Myoglobin oxygen affinity in aquatic and terrestrial birds and mammals. *J. Exp. Biol.*, 218: 2180–2189.

Zhang X., Kong L., Gao Y., Ma H., 2018. Odontoceti phylogeny and divergence data resolved: evidence from nuclear genes and complete mitochondrial genomes of *Neophocaena phocaenoides*. *Conserv. Genet. Resour.*, 10(1): 47–49.

Zhou X., Xu S., Xu J., Chen B., Zhou K., Yang G., 2012. Phylogenomic analysis resolves the interordinal relationships and rapid diversification of the laurasiatherian mammals. *Syst. Biol.*, 61(1): 150.

Zimmer C., Kingsolver J.G., 2010. *The Tangled Bank: an Introduction to Evolution*. Roberts & Co. Publishers.

Zimmer W.M.X., Tyack P.L., 2007. Repetitive shallow dives pose decompression risk in deep-diving beaked whales. *Mar. Mammal Sci.*, 23(4): 888–925.