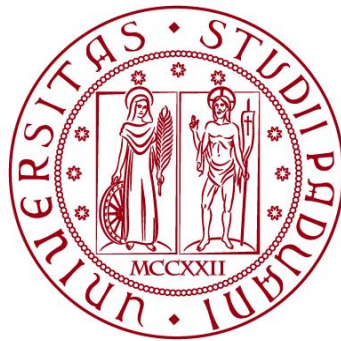


**UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA**

**DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA**

**Corso di Laurea in Biologia**



**ELABORATO DI LAUREA**

**Il ritorno all'acqua:  
la straordinaria storia evolutiva dei Cetacei**

**Tutor:** Prof.ssa Francesca Cima  
Dipartimento di Biologia

**Laureando:** Lorenzo Fiorello

**ANNO ACCADEMICO 2023/2024**



# INDICE

<u>INTRODUZIONE</u> .....	2
<u>CAPITOLO 1</u> - Classificazione e distribuzione.....	2
<u>CAPITOLO 2</u> - Origine e filogenesi.....	3
2.1. Ipotesi sull'origine.....	5
2.1.1. Prima ipotesi: gli ippopotamidi.....	7
2.1.2. Seconda ipotesi: i mesonichidi.....	7
2.1.3. Terza ipotesi: i raoellidi.....	8
2.2. Le tre radiazioni evolutive.....	10
<u>CAPITOLO 3</u> - Archeoceti: i primi cetacei.....	10
3.1. Pakicetidi.....	12
3.2. Ambulocetidi.....	12
3.3. Remingtonocetidi.....	13
3.3.1. Adattamento del sistema uditivo.....	14
3.4. Protocetidi.....	15
3.4.1. Nuoto con quattro arti.....	16
3.5. Basilosauridi.....	16
3.5.1. Adattamenti alla vita acquatica.....	18
<u>CAPITOLO 4</u> - Neoceti: i "nuovi" cetacei.....	20
4.1. Odontoceti.....	21
4.2.1. Novità evolutive: ecolocalizzazione, omodonzia e alimentazione per aspirazione.....	23
4.2.2. Lo sviluppo del cervello.....	24
4.3. Mysticeti: i cetacei più specializzati.....	24
4.3.1. Alimentazione per filtrazione.....	25
4.3.2. Gigantismo.....	27
<u>CONCLUSIONI</u> .....	28
<u>BIBLIOGRAFIA</u> .....	30

# INTRODUZIONE

I cetacei (dal greco *kétos*, “balena” o “mostro marino”) sono un ordine di mammiferi placentati completamente adattati alla vita acquatica. La transizione adattativa di questi animali straordinari, avvenuta in un periodo evolutivamente breve, è una tra le più estreme avvenute nei vertebrati (Coombs *et al.*, 2022): in circa 10 milioni di anni si trasformarono da animali terrestri a quattro zampe a perfetti nuotatori dall'aspetto simile ai pesci, diffondendosi in tutti gli oceani. I cetacei moderni, che comprendono balene, delfini e focene, hanno corpi affusolati, dotati di arti anteriori trasformati in pinne, una pinna dorsale adiposa e una pinna caudale orizzontale all'estremità della coda e sono privi di arti posteriori visibili esternamente. Inoltre, in quanto mammiferi, possiedono i due caratteri esclusivi di questa classe: la produzione di latte per nutrire i piccoli e la presenza sulla superficie del corpo di follicoli piliferi secondariamente privi di pelo.

La storia evolutiva di questo gruppo è delineabile grazie ad un'eccezionale documentazione fossile che inizia nell'Eocene Inferiore (circa 53 Ma) e testimonia la totale riorganizzazione del corpo di questi animali, attraverso lo sviluppo di nuovi adattamenti e neomorfie, passando da quadrupedi terrestri a mammiferi completamente acquatici (Coombs *et al.*, 2022).

In questo elaborato verranno affrontate le principali tappe della storia evolutiva dei cetacei, con un particolare focus sui cambiamenti che comparvero durante la loro evoluzione e sulle vastissime differenze morfologiche e fisiologiche osservabili tra i rappresentanti odierni e quelli più arcaici, che trasformarono questi animali nelle creature spettacolari che oggi solcano i nostri mari.

## CAPITOLO 1 - Classificazione e distribuzione

I cetacei sono suddivisi in tre sottordini secondo la classificazione dell'International Whaling Commission (IWC):

- **Archeoceti**: rappresentano i cetacei più antichi e meno specializzati, contrapposti ai neoceti (odontoceti e misticeti, che comprendono i cetacei moderni), comparvero nelle acque dolci del dominio della Tetide da cui diedero inizio alla colonizzazione dell'ambiente acquatico. Comprendono Pakicetidae, Ambulocetidae, Remingtonocetidae, Protocetidae, Basilosauridae.
- **Odontoceti**: il loro nome significa “balene dentate”; ad essi appartengono 10 delle 14 famiglie di cetacei odierni: Physeteridae (la cui unica specie esistente è il capodoglio *Physeter macrocephalus*), Kogiidae, Platanistidae e Iniidae (delfini di fiume), Pontoporiidae, Lipotidae, Monodontidae (beluga

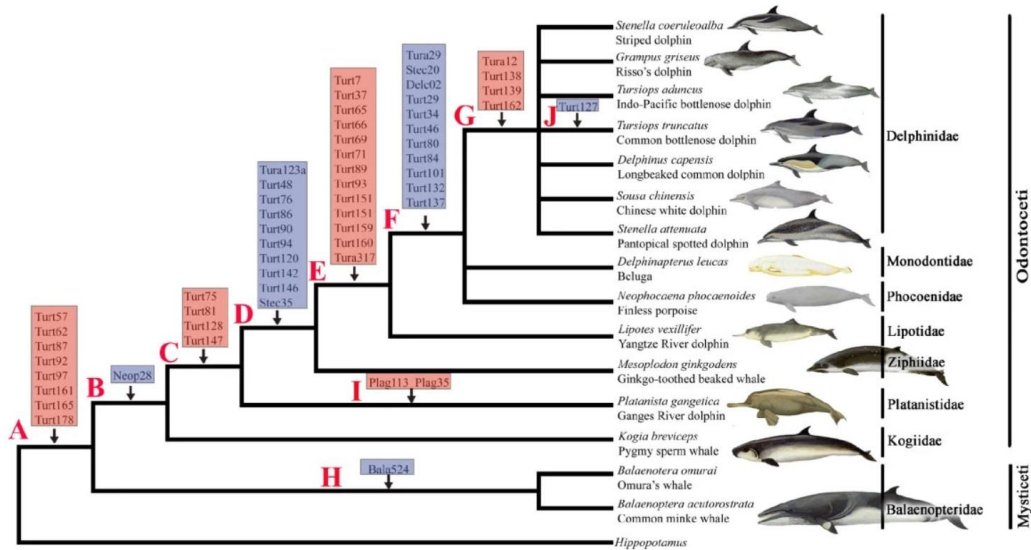
e narvali), Phocoenidae (focene), Delphinidae (cui appartengono il tursiopo, *Tursiops truncatus*, e l'orca assassina *Orcinus orca*), Ziphiidae (balene dal becco).

- **Misticeti:** sono le balene con fanoni, cui appartengono le 4 rimanenti famiglie: Balaenidae, Neobalaenidae (cui appartengono le balene franche del genere *Eubalaena*), Eschrichtiidae (con l'unica specie *Eschrichtius robustus*, la balena grigia) e Balaenopteridae (cui appartengono la balenottera azzurra, *Balaenoptera musculus*, e la megattera, *Megaptera novaeangliae*).

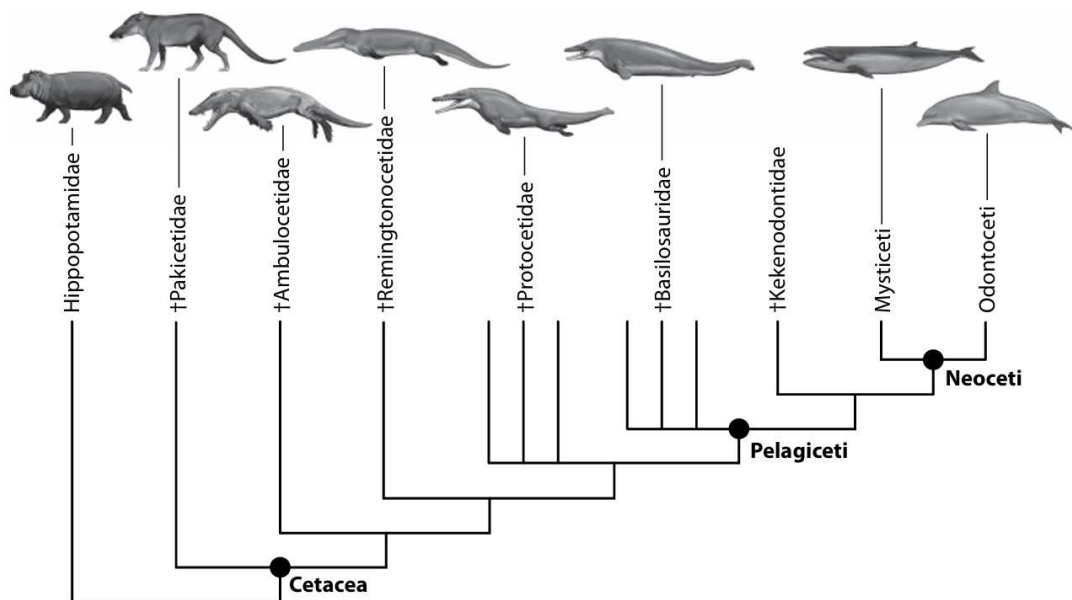
I cetacei sono distribuiti in tutti gli oceani e mari del mondo: alcune specie sono cosmopolite, mentre altre hanno il proprio areale, ad esempio i monodontidi, che vivono solamente nelle regioni polari, o i delfini di fiume che, come dice il nome, frequentano solo i grandi sistemi fluviali del Sudamerica e dell'Asia. Procurarsi il cibo in un ambiente così vasto come l'oceano non è facile, pertanto questi animali hanno sviluppato diversi adattamenti per un'efficace sua localizzazione e assunzione. La ricerca del cibo è inoltre spesso spazialmente e temporalmente separata dalla riproduzione, il che costringe i cetacei a compiere lunghe migrazioni ogni anno: molti misticeti (ad esempio le megattere, *Megaptera novaeangliae*, tra i più studiati) sfruttano l'alta produttività estiva delle acque del circolo polare per alimentarsi, migrando poi nelle acque subtropicali durante l'inverno, dove avviene l'accoppiamento e la nascita dei piccoli, per tornare successivamente con questi nelle acque fredde (Boyd, 2004).

## **CAPITOLO 2 - Origine e filogenesi**

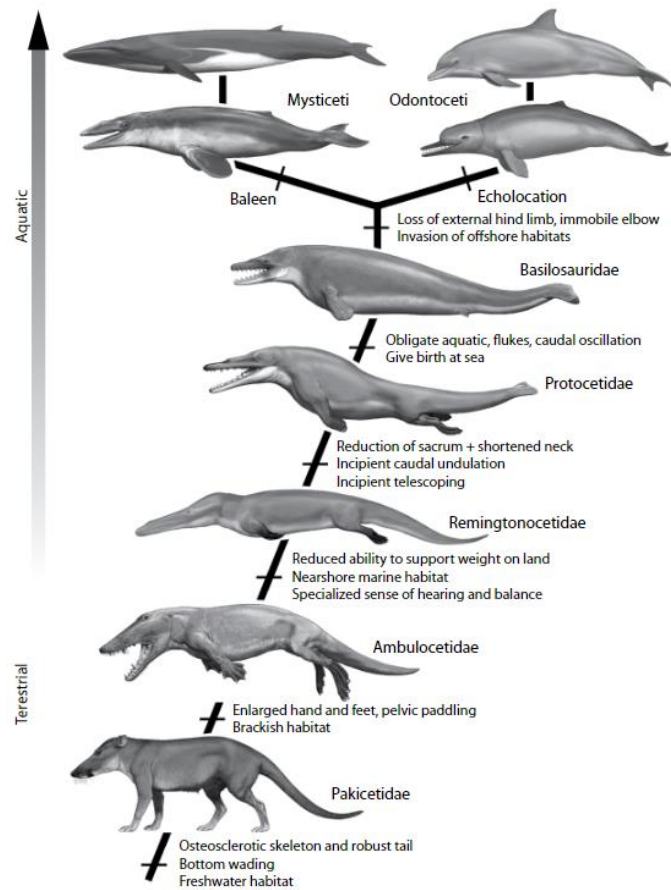
La filogenesi dei cetacei, ancora non completamente chiarita, è stata ricostruita recentemente integrando dati molecolari e paleontologici (Figg. 1 e 2). La documentazione fossile raccolta negli ultimi vent'anni, in particolare nel subcontinente indiano, ha contribuito enormemente alla ricostruzione dell'origine ed evoluzione di questo gruppo, che rappresenta forse l'esempio meglio compreso di macroevoluzione proprio grazie alle scoperte paleontologiche (Fig. 3) (Thewissen *et al.*, 2007).



**Figura 1.** Relazioni filogenetiche delle principali linee dei cetacei attuali ricostruite utilizzando i dati di inserimento dei retroposoni, indicati dalle frecce. Tutti i loci mappati sull'albero sono stati isolati e caratterizzati nello stesso studio. Le famiglie attuali dei cetacei sono delimitate da linee verticali a destra dell'albero insieme ai membri rappresentativi (Chen *et al.*, 2011).



**Figura 2.** Filogenesi semplificata degli archeoceti e loro relazione con i neoceti sulla base di dati paleontologici. Si noti che sia *Protocetidae* che *Basilosauridae* sono probabilmente gruppi parafiletici (Marx *et al.*, 2016).

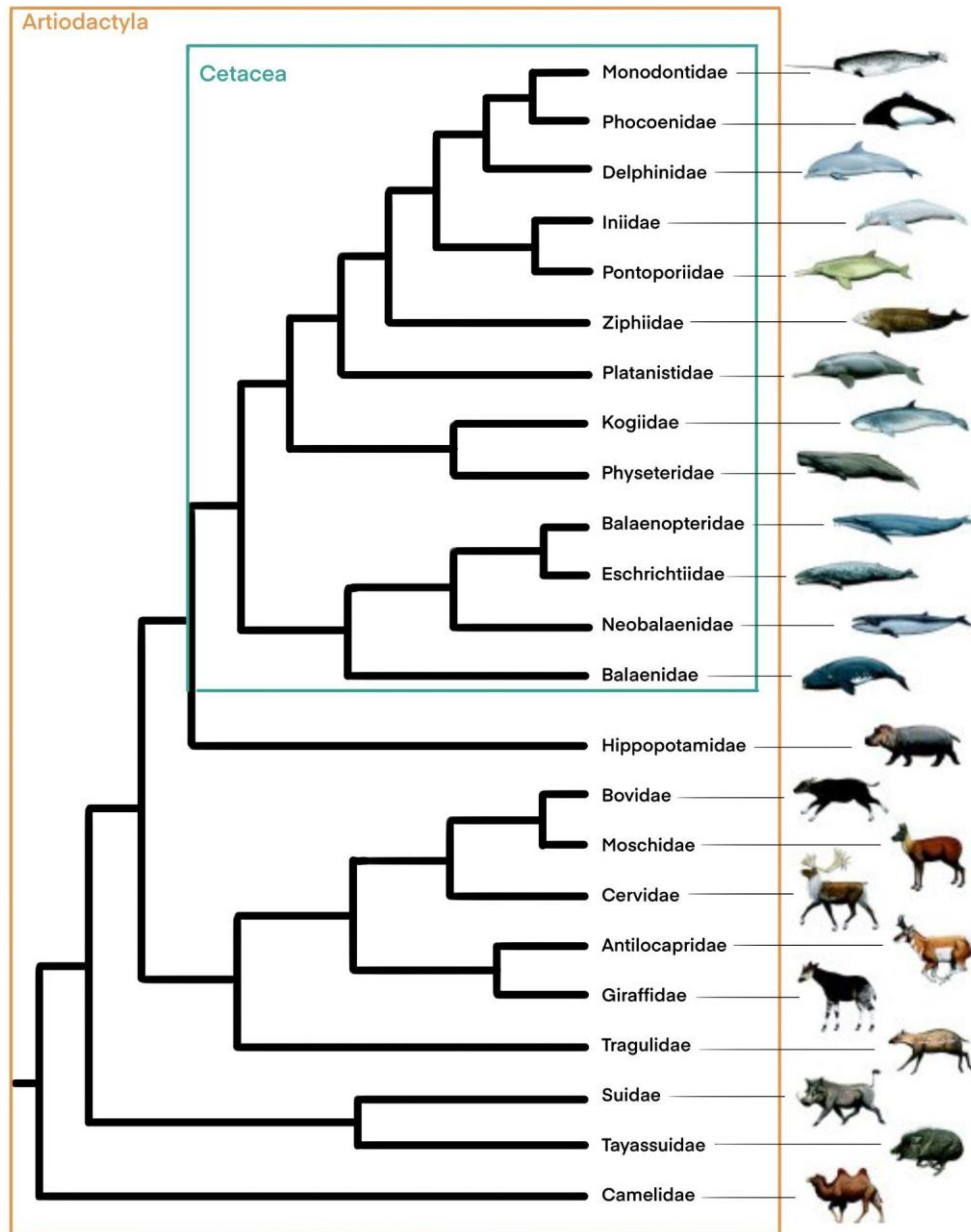


**Figura 3.** Panoramica della transizione dalle prime balene terrestri (in basso) ai taxa acquatici obbligati (in alto) di oggi. Le annotazioni mostrano importanti cambiamenti nella morfologia, nell'habitat e nello stile di vita (Ricostruzione di C. Buell in Marx *et al.*, 2016)

## 2.1. Ipotesi sull'origine

Dati molecolari relativi a eventi retrotrasposizionali sembrano sostenere l'ipotesi che i cetacei, in passato ritenuti affini all'ordine dei carnivori, siano in realtà un gruppo monofiletico profondamente radicato all'interno degli artiodattili, un ordine di mammiferi euteri ungulati caratterizzati da arti con dita pari (due o quattro), comprendenti ruminanti, maiali, giraffe e ippopotami (Fig. 4). All'interno degli artiodattili inoltre, i dati molecolari identificano gli ippopotamidi come "sister group" dei cetacei e le stesse analisi dimostrano che cetacei e ippopotami sono un gruppo monofiletico (Shimamura *et al.*, 1997; Nikaido *et al.*, 1999) e formano il clade dei "Cetancodonta" (Springer *et al.*, 2021) all'interno del clade "Cetartiodactyla", il quale comprende l'ultimo antenato comune di cetacei e artiodattili. Le specializzazioni alla vita acquatica condivise tra cetacei e ippopotamidi, tra cui la mancanza di peli e ghiandole

sebacee e le vocalizzazioni subacquee apparentemente comunicative, vengono pertanto confermate dalla filogenesi come effettive sinapomorfie e non come convergenze evolutive (Nikaido *et al.*, 1999).



**Figura 4.** Posizione filogenetica dei cetacei rispetto ad altri artiodattili viventi. Nell'analisi di parsimonia di tutte le famiglie di artiodattili, 26 loci nucleari e inserzioni di trasposoni raggruppano i cetacei più vicini agli ippopotami. Il cladogramma è radicato utilizzando come "outgroup" rappresentanti di perissodattili (ungulati con dita dispari, non mostrati) (Gatesy *et al.*, 2013).



### 2.1.1. Prima ipotesi: gli ippopotamidi

Secondo i dati molecolari, l'origine dei cetacei potrebbe risalire agli ippopotamidi, "sister group" all'interno degli artiodattili odierni, anche se la questione è ancora irrisolta a causa dell'incongruenza con i dati paleontologici: i più antichi ippopotami sono troppo recenti (circa 15 milioni di anni fa, quasi 35 milioni di anni dopo la comparsa dei primi Archeoceti) perché possano aver dato origine ai cetacei primitivi (Bajpai *et al.*, 2009), perciò è possibile che, solo in seguito a eventuali ritrovamenti di ippopotami più antichi questa ipotesi possa essere confermata.

### 2.1.2. Seconda ipotesi: i mesonichidi

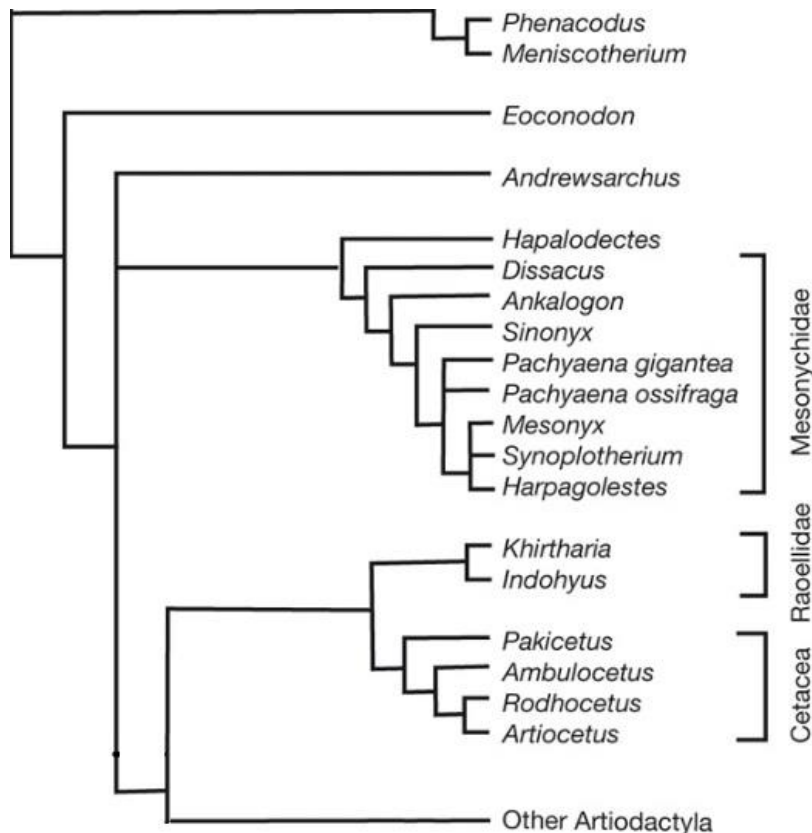
Un'altra ipotesi sull'origine dei cetacei, basata su ritrovamenti fossili, prende in considerazione i mesonichidi (Fig. 5), una famiglia di condilartri dell'emisfero boreale (Nordamerica ed Eurasia) simili a iene per aspetto e dimensioni, vissuta tra il Paleocene Inferiore e l'Oligocene Inferiore (60–30 Ma) e ritenuta strettamente imparentata ai cetacei sulla base di alcune caratteristiche come la morfologia dei denti. Se l'ipotesi venisse avvalorata sposterebbe l'origine dei cetacei molto indietro nel tempo in quanto i condilartri, comparsi già nell'Era Mesozoica, sono considerati il gruppo antenato degli ungulati sia perissodattili che artiodattili. Tuttavia questa somiglianza nella morfologia dei denti non è sufficientemente attendibile e sembra rappresentare una convergenza evolutiva dovuta alla plasticità di questo carattere nei mammiferi, piuttosto che una vera e propria discendenza (Naylor e Adams, 2001).



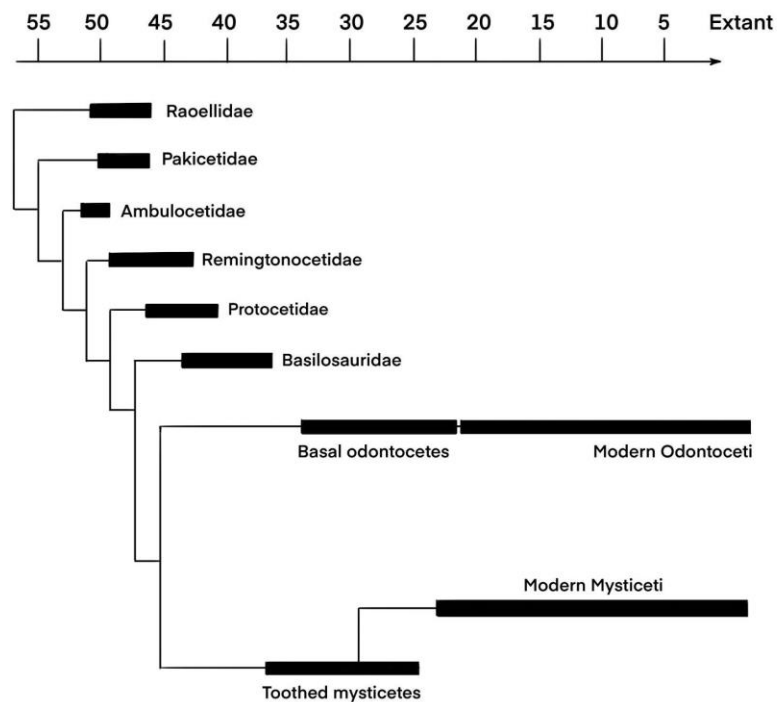
**Figura 5.** Ricostruzione di *Mesonyx obtusidens*, un rappresentante dei mesonichidi, a partire dallo scheletro fossile (illustrazione di Lorenzo Fiorello)

### 2.1.3. Terza ipotesi: i raoellidi

Un'altra famiglia di artiodattili, i raoellidi, endemici dell'India, rappresenta una valida ipotesi alternativa sull'origine dei cetacei. Questo gruppo estinto, vissuto in Asia nell'Eocene Inferiore-Medio, è indicato dalle più recenti ricostruzioni filogenetiche come il "sister group" dei cetacei (Figg. 6 e 7), mentre gli ippopotamidi diverrebbero il "sister group" del clade combinato raoellidi-cetacei. Una conferma di questa ipotesi deriva dal fatto che la pachiostosi (ispessimento delle ossa) in cetacei, raoellidi e ippopotamidi, inizialmente evolutasi per controllare la galleggiabilità in animali a vita anfibia, sia stata successivamente sfruttata soltanto da raoellidi e cetacei per l'evoluzione dell'udito subacqueo basato sulla trasmissione ossea del cranio (Geisler e Theodor, 2009).



**Figura 6.** Filogenesi di artiodattili, cetacei e ungulati arcaici basata su dati paleontologici. I raoellidi rappresentano il "sister group" dei cetacei, mentre i mesonichidi sono più lontani filogeneticamente, anche rispetto al gruppo degli artiodattili (Theewissen *et al.*, 2007).



**Figura 7.** Periodi (in milioni di anni) e filogenesi dei cetacei dell'Eocene e moderni e degli artiodattili raoellidi (Bajpai *et al.*, 2009, modificato)

*Indohyus*, un genere di raoellidi vissuto in India settentrionale e risalente a 47 milioni di anni fa (Eocene Inferiore) con almeno tre specie note, era poco più grande di un gatto, con arti snelli e ricostruito con fitta pelliccia di pelo sottile (Fig. 8); i fossili rivelano che le prime modifiche dell'orecchio medio per l'adattamento all'udito subacqueo erano già presenti in *Indohyus*, che possiede una bolla timpanica molto spessa, struttura presente in tutti i cetacei moderni e fossili ma non così spessa negli altri mammiferi (Nummela *et al.*, 2007), derivante da un fenomeno di pachiososi. Questa somiglianza dell'orecchio medio con quello dei primi cetacei e le analisi cladistiche suggeriscono che possa essere il loro parente più stretto finora trovato (Thewissen *et al.*, 2007). La caratteristica pachiososi, comune nei mammiferi nuotatori come adattamento per appesantire il corpo, la composizione chimica dei suoi denti e il ritrovamento dei fossili in depositi fluviali, indicano che questo animale trascorreva molto tempo della sua vita in acqua (Bajpai *et al.*, 2009).



**Figura 8.** Ricostruzione di *Indohyus indirae*, un probabile antenato dei cetacei, a partire dallo scheletro fossile (illustrazione di Lorenzo Fiorello)

## 2.2. Le tre radiazioni evolutive

All'interno delle serie evolutive le radiazioni avvenute nei cetacei sono state analizzate anche dal punto di vista dell'evoluzione della struttura del cranio, il quale costituisce la parte più importante e significativa dello scheletro. Dalla sua conformazione si possono infatti trarre la maggior parte delle informazioni morfo-fisiologiche, tra cui specializzazioni, abitudini alimentari, sviluppo dei sensi. In particolare, le scelte alimentari, le strategie di caccia e l'ecolocalizzazione hanno avuto gli effetti più marcati sulla variazione delle strutture craniali dei cetacei.

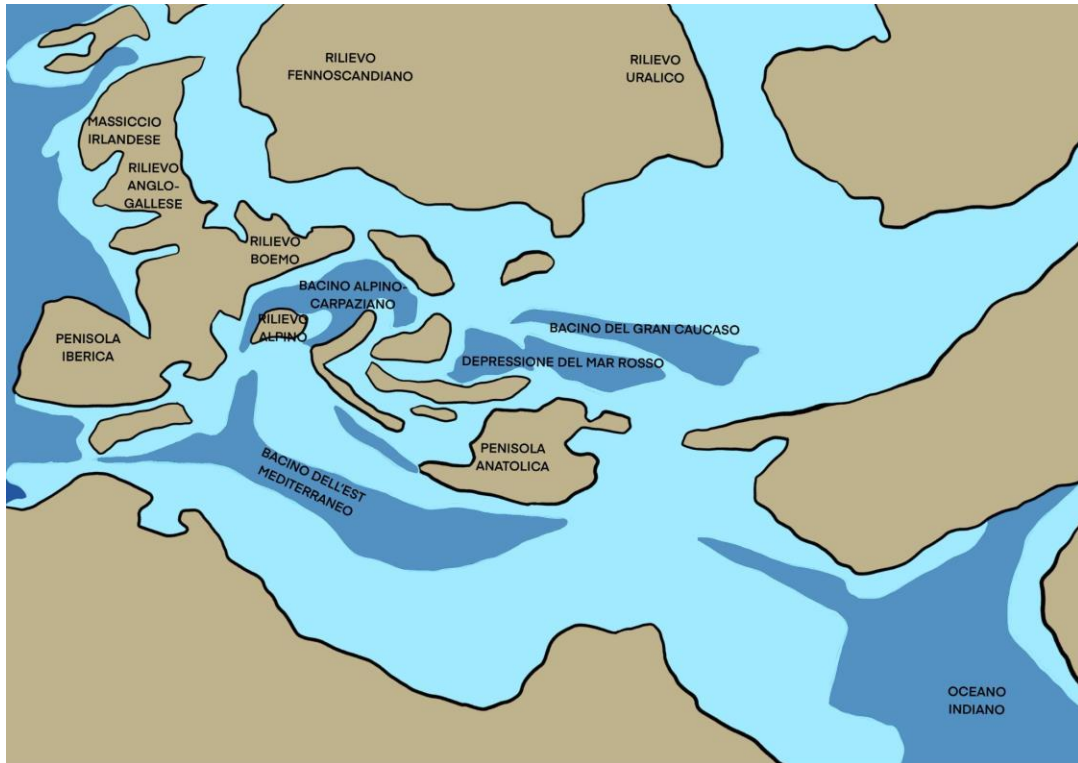
Ricostruendo all'interno del gruppo la variazione della struttura del cranio, la sua variabilità e i tassi evolutivi, sono state riscontrate nello specifico tre ondate-chiave di diversificazione morfologica, che rappresentano tre distinte traiettorie ecologiche ed evolutive dei due principali gruppi di cetacei: archeoceti e neoceti. In particolare, le tre radiazioni hanno interessato gli archeoceti e, all'interno dei neoceti, gli odontoceti e i misticeti (Coombs *et al.*, 2022).

## CAPITOLO 3 - Archeoceti: i primi cetacei

I cetacei considerati più antichi sono gli archeoceti, un raggruppamento in realtà parafiletico di cetacei basali in cui è avvenuta la transizione da ungulati terrestri ai taxa totalmente acquatici (Coombs *et al.*, 2022).

Il punto di partenza dell'espansione dei primi archeoceti furono le calde acque costiere ricche di vita dell'oceano della Tetide, che durante l'Eocene, tra 55 e

34 milioni di anni fa, si estendeva dall'attuale penisola iberica all'Indonesia (Fig. 9). Nella parte orientale dell'oceano della Tetide, in quelli che oggi sono l'India e il Pakistan, sono stati infatti rinvenuti i primi archeoceti fossili. Con il progressivo adattamento alla vita acquatica, questi Cetacei arcaici si spinsero dalle coste fino in mare aperto diffondendosi in tutta la Tetide nell'arco di pochi milioni di anni, per poi colonizzare gli oceani fino alle coste di Africa, America e Australia (Coombs *et al.*, 2022).



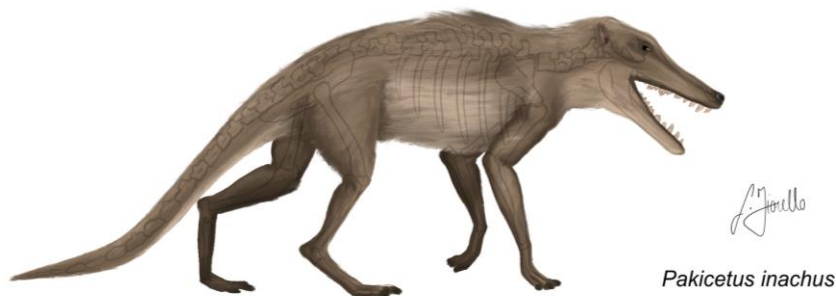
**Figura 9.** Configurazione paleogeografica alla fine del dominio della Tetide (Eocene Superiore, 37-34 Ma). In blu scuro sono indicate le acque profonde, in azzurro quelle superficiali, in marrone le zone di terraferma (Olteanu e Dan, 2006, modificato).

In questo gruppo è avvenuta la prima diversificazione del cranio specialmente in pakicetidi, ambulocetidi e remingtonocetidi. La morfologia cranica di questo gruppo riflette l'alimentazione carnivora e lo sviluppo dei sensi delle varie specie che avevano una vita anfibia e cacciavano prevalentemente all'agguato nascosti nei fiumi o lungo le coste. Questa si è evoluta velocemente, forse a causa dell'iniziale mancanza di competizione e dei rapidi cambiamenti promossi dal vantaggio evolutivo su altre specie che occupavano la stessa nicchia ecologica come, ad esempio, i coccodrilli (Coombs *et al.*, 2022).

### 3.1. Pakicetidi

Gli archeoceti più antichi sono i pakicetidi dell'Eocene Inferiore (53–47 Ma) i cui resti fossili sono stati scoperti nell'India nordoccidentale e Pakistan settentrionale (da cui il nome della famiglia). Molto diversi dai moderni cetacei, avevano la taglia di un lupo, erano coperti di pelo, con arti lunghi e sottili ma ben sviluppati per sorreggere il corpo, camminare e correre con una normale locomozione terrestre, e una coda lunga e stretta (Fig. 10). Vivevano presso le rive dei fiumi in un habitat caratterizzato da un clima caldo e secco, simile a quello della savana; similmente a *Indohyus*, i pakicetidi avevano ossa degli arti spesse, suggerendo che questi cetacei primitivi fossero in grado di camminare sott'acqua ma non fossero ancora attivi nuotatori (Bajpai *et al.*, 2009).

L'adattamento dell'udito all'ambiente acquatico dei cetacei ha le sue radici in questo gruppo, che presenta bolle timpaniche spesse e robuste come già osservato nei raoellidi (Coombs *et al.*, 2022).

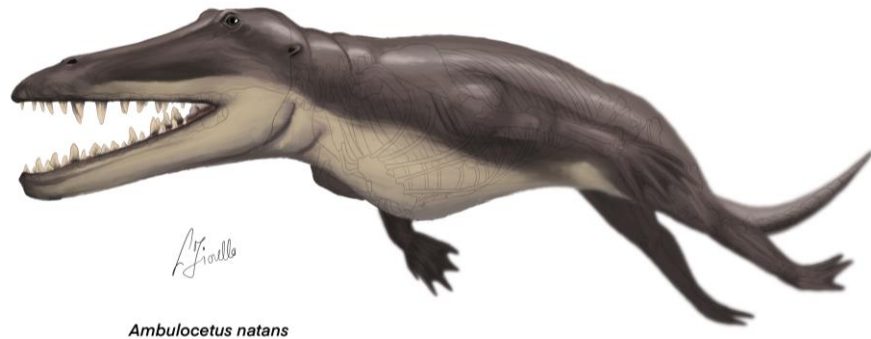


**Figura 10.** Ricostruzione di *Pakicetus inachus* a partire dallo scheletro fossile (illustrazione di Lorenzo Fiorello)

### 3.2. Ambulocetidi

La successiva famiglia divergente di cetacei basali sono gli ambulocetidi (Fig. 11), risalenti all'Eocene Inferiore (47 Ma) e anch'essi scoperti in alcuni siti di India e Pakistan. A differenza dei pakicetidi, con cui condividono la pachiososi, questi animali a vita anfibia si spostarono in un ambiente costiero di estuario, che consentì un aumento delle dimensioni (oltre 3 m di lunghezza) grazie alla maggiore disponibilità di spazio: la tendenza all'aumento di dimensioni sarà ricorrente nella storia evolutiva dei cetacei. Le narici erano vicine all'estremità anteriore del muso e i denti erano ancora diversificati. I grandi arti con dita lunghe probabilmente palmate e la coda robusta indicano che non erano predatori ad inseguimento veloce come i cetacei moderni, ma che

probabilmente tendessero imboscate rimanendo fermi a lungo nelle acque, una tecnica di caccia molto simile a quella dei coccodrilli (Bajpai *et al.*, 2009).



**Figura 11.** Ricostruzione di *Ambulocetus natans* a partire dallo scheletro fossile (illustrazione di Lorenzo Fiorello)

### 3.3 Remingtonocetidi

Un'altra famiglia di cetacei arcaici sono i remingtonocetidi, noti solo in India e Pakistan e risalenti all'Eocene Medio (45–43 Ma). *Kutchicetus*, un rappresentante del gruppo, era dotato di arti corti ma di una coda possente e provvista di vertebre appiattite con cui probabilmente nuotava in una maniera simile all'attuale lontra marina nelle acque costiere e lagunari, pur vivendo sulla terraferma (Fig. 12).

Secondo le prove sedimentologiche i remingtonocetidi vivevano in aree costiere protette come baie e paludi, dove l'acqua poteva essere torbida: insieme alle piccole dimensioni degli occhi, questo suggerisce che la vista doveva essere scarsa (Bajpai *et al.*, 2009). Al contrario, la morfologia dell'orecchio, il primo vero e proprio orecchio subacqueo in cui il suono raggiungeva l'orecchio interno attraverso lo strato adiposo mandibolare, la bolla timpanica e gli ossicini dell'orecchio medio, indicano invece che l'udito era il senso dominante (Nummela *et al.*, 2007) e permettesse loro di percepire le prede nelle acque torbide.



**Figura 12.** Ricostruzione di *Kutchicetus minimus* a partire dallo scheletro fossile (illustrazione di Lorenzo Fiorello)

### 3.3.1. Adattamento del sistema uditivo

La differenza nella modalità di propagazione del suono dall'aria ad un mezzo denso come l'acqua implica la necessità di nuovi adattamenti alla ricezione del suono in un nuovo ambiente, analogamente al problema, seppure opposto, che si è verificato nel passaggio dai pesci ai tetrapodi. L'evoluzione del sistema uditivo dei cetacei è ben documentata dai fossili dal momento che la maggior parte degli elementi sono ossei e fossilizzabili, oltre che essere più grandi rispetto agli altri mammiferi.

In aggiunta al meccanismo di trasmissione del suono per via aerea mediante la catena degli ossicini dell'orecchio medio, nei mammiferi è presente anche una trasmissione del suono inerziale, in cui il suono raggiunge l'orecchio interno attraverso le ossa e i tessuti molli del cranio, che vibrano diversamente a causa delle differenze di inerzia. Questa modalità, particolarmente utile negli animali che vivono in substrati densi come tunnel sotterranei e acqua, non consente tuttavia di distinguere la direzione del suono: soltanto i neoceti, perfezionando questo meccanismo, riusciranno a risolvere questo problema. Negli odontoceti moderni, privi di meato uditivo esterno, i suoni raggiungono l'orecchio passando attraverso la mandibola in un canale laterale pieno di grasso, raggiungono la parete ossea dell'orecchio medio e quindi la cosiddetta finestra timpanica (che sostituisce la membrana timpanica dei mammiferi terrestri). Il suono viene trasmesso nell'osso timpanico che forma la spessa bolla timpanica e da qui le vibrazioni passano finalmente all'orecchio interno (Bajpai *et al.*, 2009).

La trasmissione inerziale del suono sembra essersi evoluta solo successivamente ad *Indohyus*, nella linea degli archeoceti, in particolare in remingtonocetidi e protocetidi, in cui il suono passava attraverso la mandibola e uno strato adiposo, era presente una finestra timpanica nell'osso timpanico

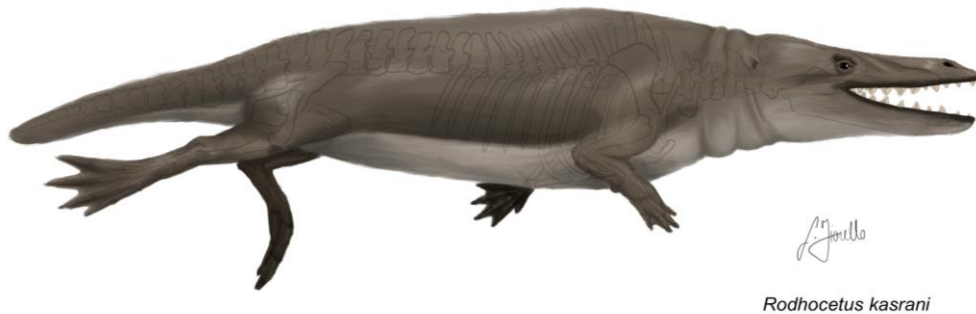


e l'involucro spesso della bolla consentiva la trasmissione inerziale del suono (Bajpai *et al.*, 2009). La bolla timpanica spesso presente in *Indohyus* sembrerebbe pertanto un esempio di "exaptation", inizialmente sviluppatosi con la pachiososi di tutto lo scheletro per il controllo del galleggiamento e acquisendo successivamente la nuova funzione di trasmissione del suono in seguito a pressioni selettive dovute alla necessità di percepire i suoni in un ambiente denso come l'acqua.

### 3.4. Protocetidi

La famiglia successiva nell'albero filogenetico dei cetacei sono i protocetidi (47–41 Ma), con cui inizia la diffusione in tutto il mondo, come testimoniato dai ritrovamenti in Africa, Nord e Sud America. La capacità di colonizzare gli oceani implica che fossero ottimi nuotatori, con forti arti posteriori e una coda possente. I fossili sono stati ritrovati in sedimenti carbonatici, derivanti da formazioni quali antiche barriere coralline, suggerendo che vivessero nelle acque superficiali, limpide e relativamente calde dell'oceano della Tetide: in quel periodo, infatti, il Mar Mediterraneo (più ampio di oggi), la penisola arabica e l'America centrale, in gran parte sommerse, formavano un grande oceano tropicale (Fig. 9) che permise la dispersione dei protocetidi negli altri continenti, influenzando enormemente l'evoluzione del gruppo.

Nonostante i pochi scheletri relativamente completi, i protocetidi presentano una notevole diversità tra le specie, in particolare della morfologia del cranio: la struttura di denti e mascelle è indice di grande varietà nella dieta e nelle abitudini alimentari (Gingerich *et al.*, 2001). Uno dei rappresentanti di questa famiglia è *Rodhocetus* (Fig. 13): secondo le analisi anatomico-paleontologiche, questo protocetide sulla terraferma si spostava ondeggiando con appoggio digitigrado delle mani e plantigrado del piede, similmente a come fanno oggi le otarie. La struttura della mano indica una locomozione limitata sulla terraferma, mentre quella del piede, dotato di lunghe dita probabilmente unite da una membrana, dimostra un nuoto nelle profondità del mare aperto probabilmente simile a quello di una lontra, basato sulla capacità di pagaiare con le grandi zampe posteriori. La coda (la cui lunghezza tuttavia non è nota) era molto robusta e suggerisce che questo animale utilizzasse l'ondulazione caudale per il nuoto durante il quale gli arti anteriori rimanevano lungo i fianchi e le mani non potevano quindi fungere da pinne pettorali: esse infatti sarebbero state necessarie per controllare il rinculo derivante dall'oscillazione verticale di una pinna caudale, di cui è pertanto improbabile la presenza (Gingerich *et al.*, 2001).



*Rodhocetus kasrani*

**Figura 13.** Ricostruzione di *Rodhocetus kasrani* (protocetide primitivo) a partire dalla ricostruzione dello scheletro; la coda è solo congetturale (Gingerich *et al.*, 2001) (illustrazione di Lorenzo Fiorello)

### 3.4.1. Nuoto con quattro arti

La comprensione dell'evoluzione della locomozione nei cetacei si ispira agli studi sul nuoto dei mammiferi nuotatori moderni come visoni, orsi polari, foche, leoni marini, lontre e toporagni, i quali utilizzano diversi tipi di nuoto. Nella zampa anteriore le ossa diventano via via più tozze e robuste ma l'articolazione del gomito rimane.

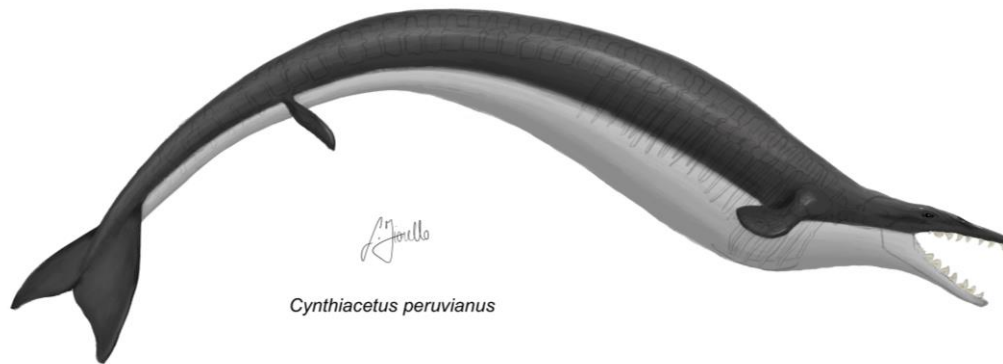
Ambulocetidi e remingtonocetidi avevano proporzioni corporee simili a quelle dei moderni rematori pelvici, in cui il movimento nel piano dorsoventrale degli arti posteriori, molto più grandi di quelli anteriori, può essere potenziato da ondulazioni della colonna vertebrale e della lunga e possente coda (ondulazione caudale), la quale forniva la maggior parte della forza propulsiva, come nella lontra moderna *Pteronura*.

La presenza di una pinna caudale, pur non sostenuta da elementi scheletrici, nei cetacei fossili può essere dedotta dalla presenza di vertebre modificate presenti per esempio nei Basilosauridi, ma assenti nei Protocetidi, i quali pertanto contavano principalmente sulla cosiddetta "remata pelvica" aiutata da un ondeggiamento della coda (Bajpai *et al.*, 2009).

## 3.5. Basilosauridi

Successivamente ai protocetidi, nel Miocene Medio e Oligocene i basilosauridi giunsero a dominare gli oceani. Questi cetacei totalmente acquatici, con narici arretrate, arti posteriori minuscoli e arti anteriori a forma di pinna ma ancora articolabili tra stilopodio e zeugopodio (presenza di gomito e ginocchio),

avevano corpi allungati terminanti con una coda trasformata in pinna molto simili a quelli dei moderni neoceti, ma erano ancora privi delle specializzazioni sviluppate dai neoceti, come l'ecolocalizzazione, l'omodonzia e la presenza di fanoni. Alcune di queste balene erano di grandi dimensioni, come *Cynthiacetus*, (Fig. 14) ritrovato in Perù, e *Basilosaurus*, con un corpo serpentiforme lungo 17 m, ritrovato in Africa e Nord America, ma esistevano anche specie più piccole e simili a delfini come *Dorudon*, un mangiatore di pesci che catturava la preda grazie a rapidi scatti forniti dalla prevalente propulsione caudale (Gingerich *et al.*, 2001; Bajpai *et al.*, 2009).



**Figura 14.** Ricostruzione di *Cynthiacetus peruvianus* a partire dallo scheletro fossile (Martínez-Cáceres *et al.*, 2017) (illustrazione di Lorenzo Fiorello)

Una recentissima scoperta è rappresentata da *Perucetus colossus* (dall'Eocene del Perù) (Fig. 15), le cui iniziali stime del peso corporeo superavano perfino quelle della balenottera azzurra (*Balaenoptera musculus*), rendendolo l'animale più pesante mai esistito e ponendo dei dubbi sui limiti ecologici e fisiologici del gigantismo (Bianucci *et al.*, 2023). Successive revisioni assegnano tuttavia a questa balena un peso di 60-70 t e una lunghezza di 17 m, dimensioni molto inferiori alle precedenti stime e più simili a quelle dei capodogli, ma che lo rendono comunque il più grande cetaceo conosciuto dell'Eocene (Motani e Pyenson, 2024).



**Figura 15.** Ricostruzione di *Perucetus colossus* a partire dallo scheletro fossile (illustrazione di Lorenzo Fiorello)

### 3.5.1. Adattamenti alla vita acquatica

Con i basilosauridi si completa l'adattamento alla vita acquatica dei cetacei. Il passaggio a un nuovo tipo di ambiente come quello acquatico richiede una serie di innovazioni e adattamenti, elencati di seguito, che si svilupparono gradualmente nel corso della loro storia evolutiva:

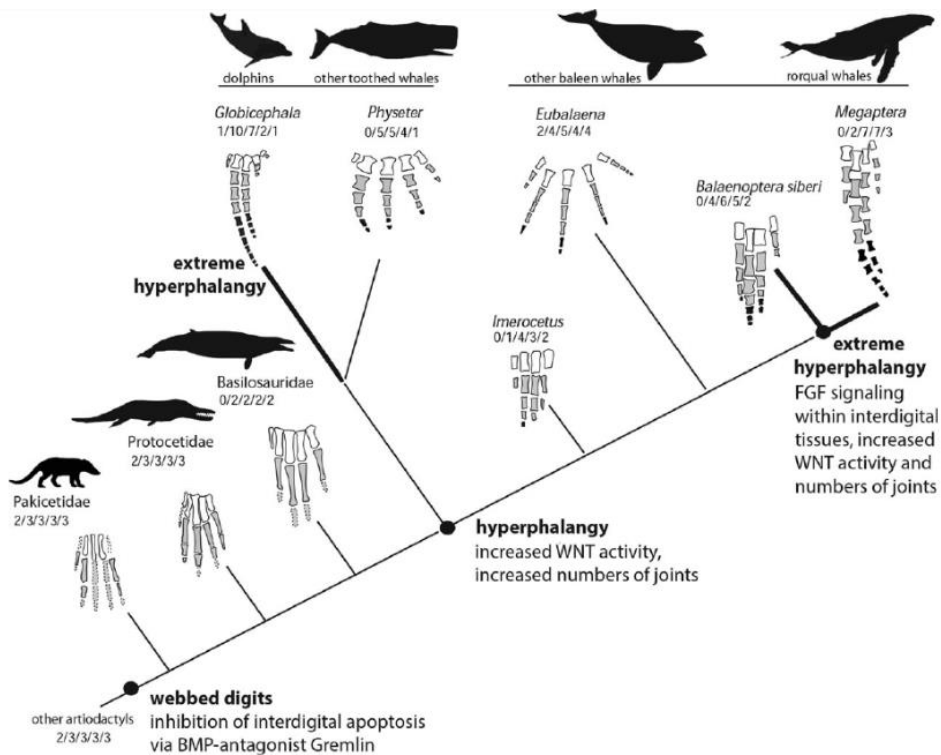
1. Riduzione della resistenza dell'acqua: perdita della pelliccia a favore di un'epidermide più spessa, liscia e impermeabile, distribuzione del grasso sottocutaneo, spostamento dei genitali all'interno del corpo (dove sono anche protetti dalla dispersione di calore), acquisizione di una forma corporea a ellissoide con accorciamento del collo per riduzione dei corpi delle vertebre cervicali.
2. Modifiche dell'occhio: aggiustamento dell'emmetropia (rifrazione della luce che si concentra sulla retina) aerea rispetto a quella subacquea tramite diversi meccanismi, come differenze dell'indice di rifrazione nella cornea o nel cristallino; retina simile a quella dei mammiferi terrestri notturni, a causa delle condizioni di scarsa illuminazione dell'ambiente subacqueo (Reidenberg, 2007).
3. Perfezionamento del sistema uditivo: isolamento morfologico dell'udito inerziale, una novità evolutiva dei basilosauridi che consente di percepire la direzionalità del suono, meccanismo poi ulteriormente perfezionato nei neoceti (Nummela *et al.*, 2007; Bajpai *et al.*, 2009); il meccanismo di trasmissione del suono tramite la catena degli ossicini dell'orecchio medio è tuttavia ancora presente nei basilosauridi.
4. Resistenza all'ipossia e all'alta pressione: sviluppo di sistemi per aumentare la tolleranza all'ipossia, come la presenza di pigmenti respiratori più efficienti ad alte concentrazioni di CO<sub>2</sub>, e per impedire la formazione di emboli con gli sbalzi di pressione nella colonna d'acqua; polmoni soggetti a collasso alveolare grazie a un surfactante modificato per evitare la presenza di gas

all'interno del corpo durante l'immersione che, nei moderni capodogli, può raggiungere il tempo record di un'ora.

5. Termoregolazione: mantenimento/dispersione del calore grazie alla forma del corpo e all'isolamento attraverso il tegumento e uno spesso strato di grasso sottocutaneo, più efficace della pelliccia; l'isolamento per sopportare il freddo è una caratteristica fondamentale nei mammiferi marini, soprattutto quelli che vivono ad alte latitudini o cacciano in profondità.

6. Parto e cure parentali: parto in acqua di tipo podalico per evitare l'annegamento del piccolo. Alla nascita questo viene accompagnato subito dalla madre a respirare in superficie e sviluppa con essa un legame profondo: le cure parentali sono importanti, dal momento che un piccolo è un grosso investimento energetico per questi animali.

7. Controllo del galleggiamento e nuoto: sviluppo di pinne impari, dorsale e caudale, a partire probabilmente dai basilosauridi, non sostenute da scheletro osseo interno per la propulsione e il controllo dell'assetto; a partire dai neoceti, trasformazione delle zampe anteriori in pinne pettorali, efficaci per l'arresto e i cambi di direzione, con ossa corte, larghe e appiattite senza l'articolazione al gomito e dita unite con presenza di iperfalangia (Fig. 16). Forte riduzione degli arti posteriori, che scompariranno esternamente nei neoceti: già nei basilosauridi le zampe posteriori sono più brevi e la funzione più importante del cinto pelvico sembra essere più che altro il sostegno dei genitali. Tutti i cetacei attuali possiedono un osso interno nella parete addominale anteriore corrispondente all'innominato (fusione di ileo, ischio e pube) e alcuni hanno vestigia di femore e tibia che tuttavia non sono visibili esternamente (Bajpai *et al.*, 2009). A partire dai basilosauridi la coda si allarga a formare la pinna caudale: le vertebre diventano ancora più corte e robuste e le ultime, fortemente appiattite, formano l'asse centrale della pinna. È una coda che, agitata verticalmente nell'acqua, fornisce una forte spinta che permette di nuotare velocemente.



**Figura 16.** Evoluzione delle pinne pettorali ed iperfalangia nei Cetacei. I primi Cetacei iniziarono a contrastare l'apoptosi interdigitale della formazione delle zampe sviluppando dita palmate, che sembrano un prerequisito necessario all'iperfalangia. Ossa bianche: metacarpi; ossa grigie: falangi; ossa con linee tratteggiate: non note; ossa nere: iperfalangia estrema (Cooper *et al.*, 2018).

## CAPITOLO 4 – Neoceti: i “nuovi” cetacei

I neoceti, cui appartengono i due sottordini moderni, odontoceti e misticeti, comparvero nel tardo Eocene (circa 39 Ma) sostituendo gli archeoceti, la cui estinzione avvenne circa 37 Ma dopo aver colonizzato tutti gli oceani. Questa nuova radiazione ha portato ulteriori novità evolutive: in questi cetacei gli arti posteriori sono completamente scomparsi o ridotti a vestigia non visibili esternamente, e il corpo ha assunto una forma perfettamente idrodinamica, simile a quella dei pesci. In particolare i denti diventano tutti uguali e di forma conica (odontoceti) o scompaiono secondariamente durante lo sviluppo per essere sostituiti da strutture cornee, dette fanoni (misticeti). Si verifica inoltre lo spostamento delle narici in posizione completamente dorsale (“sfiatatoio”) insieme a un accorciamento della parte posteriore del cranio, consentendo un

efficace adattamento nella respirazione in ambiente acquatico (Coombs *et al.*, 2022).

Nei Neoceti attuali sono state osservate complesse interazioni sociali, basate sull'utilizzo del linguaggio: questi presupposti, molto interessanti dal punto di vista etologico, hanno permesso lo sviluppo di una cultura, ovvero un comportamento specifico del gruppo trasmesso tramite l'apprendimento sociale. La diffusione di determinati comportamenti appresi socialmente, come l'elemosinare cibo da conspecifici ("begging behaviour") in alcuni delfini o l'evoluzione del canto delle megattere nei luoghi di riproduzione, è basata sulla rete sociale, che rappresenta pertanto il motore della cultura (Cantor e Whitehead, 2013).

I comportamenti sociali osservati nei Neoceti comprendono la formazione di alleanze (per esempio per l'accoppiamento), il prendersi cura di altri individui (come quelli feriti), l'alloparenzialità ("babysitting" da parte di altre femmine del gruppo), la cooperazione interspecifica, la caccia cooperativa di gruppo (come la caccia a rete di bolle delle megattere *Megaptera novaeangliae*), la difesa sociale dai predatori (come la disposizione a cerchio adottata dai capodogli *Physeter macrocephalus*), il gioco sociale, e la trasmissione di comportamenti e vocalizzazioni complesse (come la trasmissione orizzontale dei canti nelle megattere *M. novaeangliae*) (Fox *et al.*, 2017).

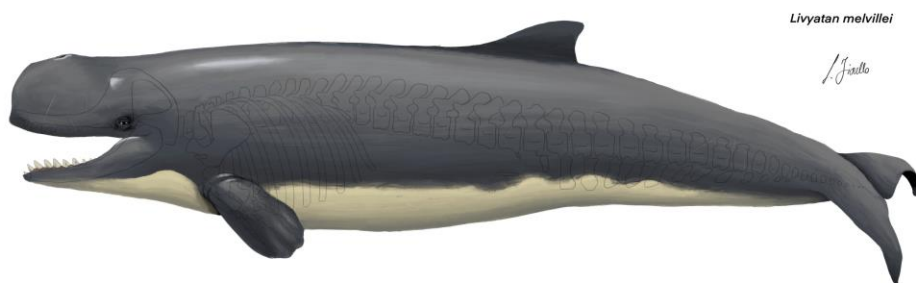
Sono state osservate sofisticate capacità di apprendimento sociale, tra cui l'imitazione vocale e motoria, oltre che complesse e stabili culture vocali e comportamentali che non hanno eguali al di fuori degli esseri umani, dimostrando un'evoluzione indipendente delle facoltà culturali e cognitive tra i cetacei e i primati. La spinta evolutiva che può aver portato al sorgere di una tale complessità culturale trova ragione nelle lunghe migrazioni, nella variabilità degli ambienti marini e nei gruppi sociali stabili presenti in alcune specie (Rendell e Whitehead, 2001).

## 4.1. Odontoceti

La massima radiazione degli odontoceti avvenne durante il Miocene (circa 18–10 Ma). In Italia sono numerosi i fossili di odontoceti ritrovati nelle rocce mioceniche del Bellunese, data la sua storia geologica e posizione geografica nel mezzo dell'oceano della Tetide: sono stati ritrovati e ampiamente studiati in particolare squalodontidi e fiseteridi (si rimanda per approfondimenti a Dal Piaz, 1916). L'Università degli Studi di Padova ospita un'importante collezione di cetacei fossili nel Museo della Natura e dell'Uomo: costituita da più di 300 reperti, tra i quali numerosi olotipi, è una delle più fornite e importanti del mondo e un valido punto di riferimento per lo studio dei cetacei, in particolare gli

odontoceti, che sono “tra i più antichi a noi noti e costituiscono un incredibile esempio di biodiversità” (Fornasiero e Del Favero, 2014).

La storia degli odontoceti vede anche l’ascesa di feroci predatori di balene, come i capodogli del Miocene *Zygophyseter varolai* e *Livyatan melvillei* (Fig. 17), che avevano probabilmente un’alimentazione rapace simile a quella delle moderne orche; la presenza di un vasto avvallamento sopracranico in *L. melvillei*, che si estende sul rostro come in *Physeter*, indica inoltre la presenza del melone e dell’organo dello spermaceti che, nei moderni capodogli, accumulano una sostanza cerosa che costituisce una parte fondamentale nelle funzioni di ecolocalizzazione, utile come cassa di risonanza per amplificare i suoni in uscita e per il controllo del galleggiamento (Lambert *et al.*, 2010).



**Figura 17.** Ricostruzione di *Livyatan melvillei*, di cui è stato ritrovato solamente il cranio fossile nel deserto costiero del Perù. Lo scheletro e le dimensioni sono stati ricostruiti sulla base delle proporzioni di *Physeter macrocephalus* e l’estinto *Zygophyseter varolai*. Con una lunghezza intorno ai 15 m, una lunghezza del cranio di circa 3 m, denti lunghi fino a 36 cm e robuste mascelle, questo antico fiseteride possedeva il più potente morso di tetrapode mai scoperto (illustrazione di Lorenzo Fiorello).

La scomparsa dei giganteschi capodogli rapaci coincide con una diversificazione e aumento di dimensioni nei misticeti del Miocene: è probabile che *L. melvillei* si nutrisse principalmente di balene di piccole e medie dimensioni e, insieme al contemporaneo squalo gigante *Carcharocles megalodon*, abbia avuto un profondo impatto nella strutturazione delle comunità marine del Miocene (Lambert *et al.*, 2010). Una possibile ipotesi è che per i grandi predatori solitari come questi capodogli, l’aumento delle dimensioni delle prede si rivelò un ostacolo per la loro cattura, spingendo la selezione naturale a premiare un altro adattamento comportamentale più efficace, oggi ampiamente osservabile tra gli odontoceti: la caccia di gruppo. Questa strategia, ben documentata nelle orche, permetterebbe la cattura di prede più grandi di loro (Jefferson *et al.*, 1991) nonostante gli attacchi delle



orche contro i misticeti siano spesso rivolti a specie di piccole dimensioni o a giovani individui (Goldbogen e Madsen, 2018).

Per quanto riguarda gli odontoceti moderni, il capodoglio *Physeter macrocephalus* merita sicuramente un posto in prima fila: con una lunghezza fino a 18 m, è uno dei più grandi macropredatori mai esistiti, testimone dell'incredibile divario fenotipico con i suoi antenati terrestri. Caccia a grandi profondità e pressioni elevatissime, nutrendosi principalmente di calamari: è in grado di immergersi fino a 2000 m sotto la superficie, trattenendo il respiro per più di un'ora (Gatesy *et al.*, 2013). Data la forte riduzione della dentatura superiore, questa specie ingerisce e ingoia la preda tramite risucchio (alimentazione per aspirazione), mentre i denti inferiori sono utilizzati principalmente nelle interazioni sociali (Lambert *et al.*, 2010).

#### **4.2.1. Novità evolutive: ecolocalizzazione, omodonzia e alimentazione per aspirazione**

La radiazione evolutiva degli odontoceti coincide con lo sviluppo di nuove specializzazioni, tra cui l'ecolocalizzazione, la dentatura e l'alimentazione per aspirazione.

L'ecolocalizzazione, la più importante neomorfia degli odontoceti, è una sorta di "biosonar" che consente la localizzazione della preda sfruttando l'emissione del suono e l'eco di ritorno, data la poca utilità della vista in acque profonde e con poca luce. Questi cetacei emettono un raggio focalizzato di "click" ad alta frequenza (ultrasuoni) nella direzione in cui punta la loro testa. Questi suoni vengono generati dal passaggio di aria dalle ossa delle narici attraverso le labbra foniche e sono riflessi da un denso osso concavo del cranio e da una sacca aerea alla sua base. Il raggio focalizzato è infine modulato da un grande organo grasso anteriore chiamato melone che costituisce una sorta di lente per il suono. L'eco di ritorno viene ricevuto in prima istanza dalla mandibola, da cui vengono trasmesse all'orecchio interno. Questa novità evolutiva è associata a tassi evolutivi elevati e ad un'ampia diversificazione del cranio a causa della rapida riorganizzazione della regione naso-facciale, con la formazione di un avvallamento sopracranico per l'alloggiamento del melone (Coombs *et al.*, 2022). Nei capodogli, oltre al melone è presente, al di sopra di questo, l'organo spermaceti: la sua funzione è quella di fornire all'animale un assetto quasi neutro sia in superficie che a grande profondità, in modo da consentire, controllando la temperatura del materiale ceroso che costituisce lo spermaceti, di risalire in superficie da una grande profondità senza alcuno sforzo fisico in seguito all'immersione profonda per la ricerca di prede (Clarke, 1970).

La dentatura negli odontoceti subisce delle profonde modifiche: una progressiva semplificazione rende i denti uniformi, conici e a radice singola, una condizione nota come omodonzia. Inoltre il numero di denti è di solito superiore a quello dei mammiferi terrestri (poliodonzia) (Armfield *et al.*, 2013). L'alimentazione per aspirazione, che avviene aspirando insieme acqua e preda grazie alla rapida retrazione della lingua che crea una depressione all'interno della cavità boccale, è un metodo particolare di alimentazione che si pensa essere tipico di odontoceti con teste smussate, mascelle corte e una bocca rotonda e terminale con apertura laterale limitata come gli zifidi, piuttosto che di quelli dal muso più lungo e dentato come i delfini (Werth, 2006).

#### **4.2.2. Lo sviluppo del cervello**

Secondo la “social brain hypothesis”, cervelli più grandi sono una risposta evolutiva a contesti sociali complessi e ricchi di stimoli (Fox *et al.*, 2017): comparsa piuttosto tardi nella storia evolutiva dei cetacei, l'elevata encefalizzazione degli odontoceti sembra infatti correlata alla loro struttura sociale complessa e altamente comunicativa, piuttosto che un adattamento alla vita acquatica. Con cervelli tra i più grandi nel mondo animale, la cui complessità cognitiva è dimostrata dalla voluminosa regione neocorticale, gli odontoceti sono il sottordine di mammiferi con encefalizzazione più elevata, insieme alla nostra specie (Marino, 2007).

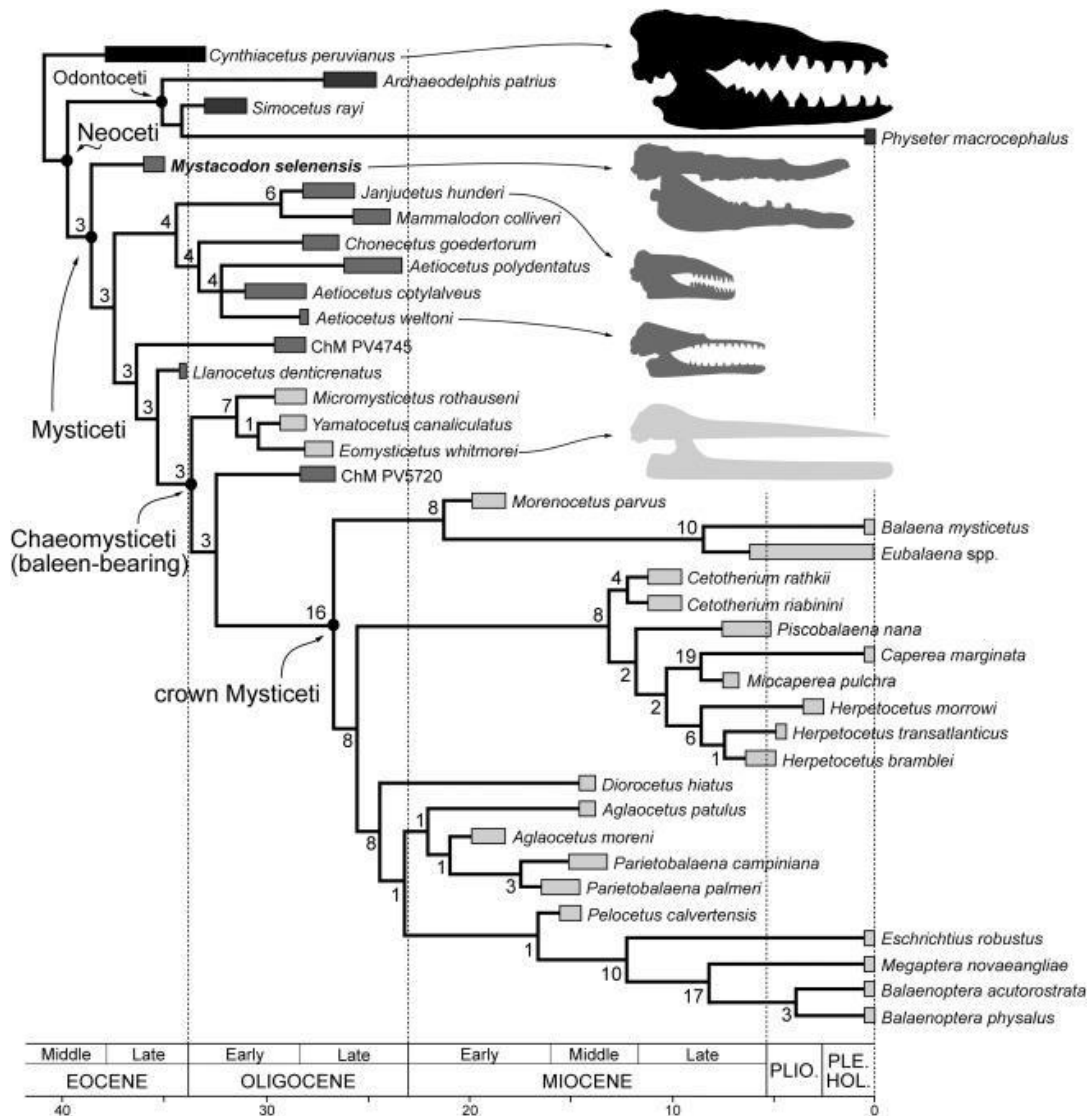
Secondo l'ipotesi ecologica (DeCasien *et al.*, 2017), applicata agli odontoceti, l'intelligenza complessa di questi animali sarebbe dovuta a fattori ecologici come la ricchezza della dieta e l'ampiezza dell'areale.

Le due ipotesi, entrambe valide, non si escludono a vicenda e portano a credere che lo sviluppo del cervello negli odontoceti possa essere stato guidato in sinergia sia da fattori sociali che ecologici.

#### **4.3. Mysticeti: i cetacei più specializzati**

L'ultima radiazione evolutiva nei Cetacei interessò i misticeti tra la fine dell'Eocene e l'inizio dell'Oligocene (circa 39–36 Ma).

Lo studio della struttura del cranio mostra una rapida diversificazione (Fig. 18), che “spinse al raggiungimento della morfologia ottimale per l'occupazione di una nuova nicchia ecologica”, fino ad allora mai occupata dai mammiferi: quella dell'alimentazione per filtrazione (Coombs *et al.*, 2022).



**Figura 18.** Albero filogenetico risultante dall'analisi di 272 caratteri e 38 taxa di mysticeti basali. I rettangoli indicano gli intervalli temporali dei taxa. Rettangoli neri: basilosauridi; rettangoli grigio scuro: odontoceti; rettangoli grigio medio: mysticeti con denti; rettangoli grigio chiaro: Chaemysticeti (misticeti con fanoni). Tutte le sagome dei crani sono alla stessa scala (Lambert *et al.*, 2017).

### 4.3.1. Alimentazione per filtrazione

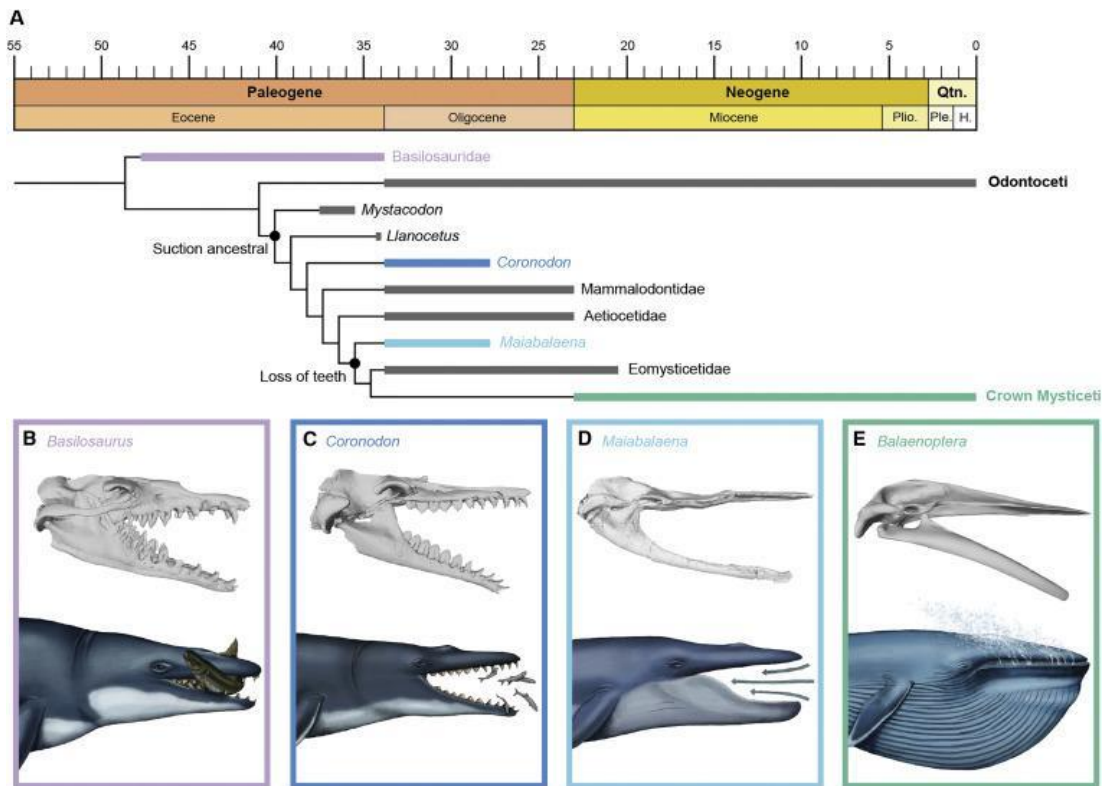
L'alimentazione per filtrazione è una specializzazione tipica dei misticeti che, al pari di alcuni elasmobranchi di grandi dimensioni come lo squalo balena e lo squalo elefante, inghiottono acqua carica di prede nella cavità orofaringea per poi trattenere gli organismi in sospensione (plancton). A differenza di questi, non disponendo di un filtro branchiale, i misticeti hanno evoluto un altro sistema

per il filtraggio: i fanoni (Fig. 19). Usati come setaccio per trattenere le prede di piccole dimensioni (come eufasiacei e copepodi), sono delle lamine cornee frangiate che, inserite nei processi palatini dell'osso mascellare, pendono in gran numero dal palato (fino a 400 per lato). La cattura delle prede può avvenire in diversi modi: filtrando l'acqua nuotando con la bocca aperta ("skim feeding"), grazie ad una mascella molto arcuata, come avviene nella famiglia Balaenidae; inghiottendo un grande volume d'acqua, grazie ad una gola espandibile dotata di solchi golari ("lunge feeding"), trattenendo le prede in seguito all'espulsione forzata dell'acqua dalla bocca, come osservato in *Balaenoptera musculus* (Fig. 20E) (Lanzetti *et al.* 2023); setacciando il substrato, come in *Eschrichtius robustus* (balena grigia).

L'origine dei fanoni e dell'alimentazione tramite filtrazione nei mysticeti, risalente all'Oligocene (circa 34-24 Ma), "rappresenta il più importante cambiamento macroevolutivo nella morfologia ed ecologia dei mysticeti, paragonabile alla comparsa delle penne nei dinosauri" (Berta *et al.*, 2016). Nello sviluppo embrionale dei mysticeti attuali si formano inizialmente denti che rimangono all'interno dell'osso delle mascelle e vengono totalmente riassorbiti. Studi compiuti su una balena fossile, priva sia di denti che di fanoni, dimostrano che la perdita dei denti ha preceduto la comparsa dei fanoni, tuttavia la transizione ai fanoni rimane ancora poco chiara, data la loro difficile conservazione. La perdita dei denti e l'origine dei fanoni sembrano piuttosto trasformazioni evolutive disaccoppiate, ciascuna con una base morfologica e genetica separata, anche se è probabile che la perdita dei denti abbia favorito lo sviluppo dei fanoni (Peredo *et al.*, 2018).



**Figura 19.** I fanoni sono delle lamine cheratinizzate pendenti verticalmente e fittamente dalla mascella superiore che trattengono le minuscole prede come un setaccio (collezione didattica del Dipartimento di Biologia, Università degli Studi di Padova, presso Complesso Didattico "Fiore di Botta").



**Figura 20.** Relazioni filogenetiche semplificate dei misticeti che illustrano la perdita evolutiva dei denti e la successiva origine dei fanoni (Peredo *et al.*, 2018)

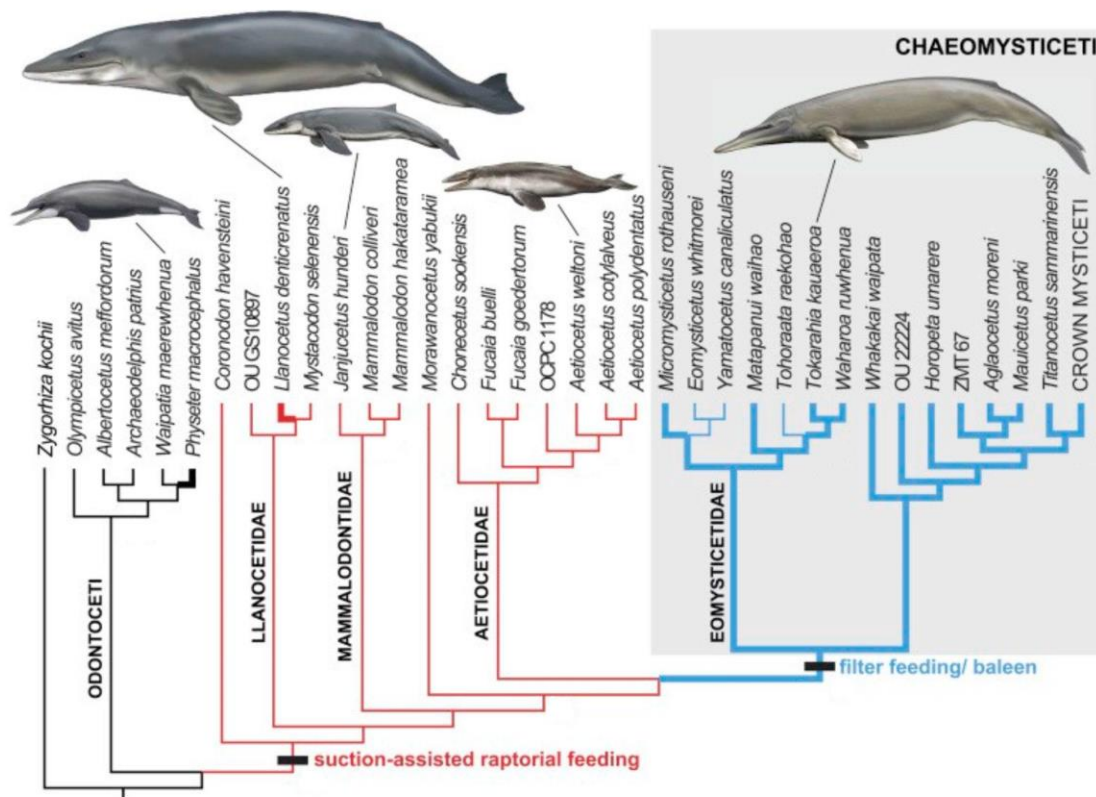
### 4.3.2. Gigantismo

Tra i misticeti vi sono gli organismi più grandi mai apparsi sulla Terra: la balenottera azzurra (*Balaenoptera musculus*) è probabilmente la specie animale più grande mai esistita, con una lunghezza di 30 m per 150 t di peso (Cummings e Thompson, 1971), primato incrinato solo per breve tempo da *Perucetus colossus*, a causa della sovrastima delle sue dimensioni.

Si ritiene che l'aumento delle dimensioni di questi animali (Fig. 21) sia dovuto a diversi fattori:

- l'aumento della produttività, della frammentazione e densità delle prede negli oceani del Plio-Pleistocene (Goldbogen e Madsen, 2018), che consentirono maggiori possibilità di accrescimento grazie all'abbondante disponibilità di cibo;
- il metodo di alimentazione, in particolare l'alimentazione di massa nel caso dei misticeti, ma anche l'alimentazione rapace e l'immersione profonda (come reazione metabolica alle alte pressioni e a causa del rallentamento del metabolismo per via del freddo) negli odontoceti (Coombs *et al.*, 2022);

- il comportamento migratorio, dal momento che i cetacei più grandi sono solitamente quelli che compiono le migrazioni più lunghe: dimensioni maggiori implicano un maggior fabbisogno energetico e quindi la necessità di cercare il cibo in regioni in cui è abbondante, ma conferiscono anche maggiori capacità di digiuno (il tasso metabolico non è lineare e diminuisce con le dimensioni), consentendo migrazioni più lunghe alla ricerca di zone alimentari più ricche (Boyd, 2004).



**Figura 21.** Evoluzione del gigantismo nei neoceti. Le linee spesse indicano specie di grandi dimensioni (> 5 m). Notare le dimensioni notevolmente maggiori di *Llanocetus denticrenatus* rispetto ad altri mysticeti basali (illustrazione di Carl Buell in Fordyce e Marx, 2018, modificato).

## CONCLUSIONI

Alla fine di questo viaggio nel tempo, in cui è stato raccontato il ritorno dalla terra all'acqua dei cetacei, si possono apprezzare ancor più la specializzazione di questi mammiferi per l'adattamento all'ambiente acquatico e le innovazioni evolutive. La storia evolutiva dei cetacei (Fig. 22) è un ottimo esempio di macroevoluzione e completo adattamento a un nuovo ambiente, paragonabile,

anche se non della stessa portata, alla conquista della terraferma da parte dei primi tetrapodomorfi (pesci-anfibi). La conquista di un nuovo ambiente pone di fronte a nuove sfide e problemi da affrontare, portando allo sviluppo di adattamenti e specializzazioni unici.



**Figura 22.** Rappresentazione artistica della storia evolutiva dei cetacei. L'illustrazione ripercorre le tappe dell'evoluzione del gruppo, unendo le illustrazioni realizzate per questo elaborato (non in scala). Dal basso centrale verso sinistra: *Pakicetus* (ancora terrestre), seguito da *Ambulocetus*, *Rodhocetus* e *Kutchicetus* (già adattati alla vita anfibia), per arrivare ai basilosauridi (con adattamento completo alla vita acquatica) con *Cynthiacetus* e *Perucetus*, e infine ai neoceti, rappresentati dal leviatano (*L. melvillei*, odontoceti) e dalla megattera (*M. novaeangliae*, misticeti) (illustrazione di Lorenzo Fiorello; le illustrazioni sono state create confrontando e integrando dati paleontologici, comportamentali, morfologici e illustrazioni di altri artisti, oltre all'osservazione di specie attuali somiglianti).

L'ecologia ci insegna tuttavia che specie molto specializzate sono svantaggiate, rispetto a quelle generaliste, in caso di catastrofi naturali o modifiche repentine dell'ambiente, il che ci porta a temere che anche molti taxa di cetacei come i misticeti e i capodogli, già in diminuzione e vulnerabili, possano andare incontro a estinzione in seguito ai cambiamenti climatici, alla caccia sregolata attuata da alcuni Paesi e alle attività antropiche che

interferiscono con le abitudini di questi animali, come le rotte navali, il traffico marittimo e portuale, l'inquinamento acustico, che disturbano i percorsi dei cetacei e le loro migrazioni, e l'abbandono di attrezzatura da pesca che può ferire mortalmente non solo i cetacei ma anche altri animali marini: l'uomo deve fare la sua parte per salvaguardare queste maestose creature, testimoni della potenza della selezione naturale.

La storia evolutiva dei cetacei è tra le più incredibili nel mondo animale, un intricato cespuglio di specie i cui rami, alcuni dei quali mozzati dall'estinzione, percorrono la storia più recente del nostro pianeta, mentre i rami più nuovi sono visibili ancora oggi nei nostri mari e oceani: una straordinaria testimonianza dell'evoluzione.

## BIBLIOGRAFIA

- Armfield B.A., Zheng Z., Bajpai S., Vinyard C.J., Thewissen J.G.M., 2013. Development and evolution of the unique cetacean dentition. *PeerJ*, 1: e24. <https://doi.org/10.7717/peerj.24>.
- Bajpai S., Thewissen J.G.M., Sahni A., 2009. The origin and early evolution of whales: macroevolution documented on the Indian subcontinent. *J. Biosci.*, 34: 673–86. <https://doi.org/10.1007/s12038-009-0060-0>.
- Berta A., Lanzetti A., Ekdale E.G., Deméré T.A., 2016. From teeth to baleen and raptorial to bulk filter feeding in mysticete cetaceans: the role of paleontological, genetic, and geochemical data in feeding evolution and ecology. *Integr. Comp. Biol.*, 56: 1271–1284. <https://doi.org/10.1093/icb/icw128>.
- Bianucci G., Lambert O., Urbina M., Merella M., Collareta A., Bennion R., Salas-Gismondi R., et al., 2023. A heavyweight early whale pushes the boundaries of vertebrate morphology. *Nature*, 620 (7975): 824–29. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06381-1>.
- Boyd I.L., 2004. Migration of marine mammals. In: Werner D. (Ed.), *Biological Resources and Migration*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 203–210. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-06083-4\\_20](https://doi.org/10.1007/978-3-662-06083-4_20).
- Cantor M., Whitehead H., 2013. The interplay between social networks and culture: theoretically and among whales and dolphins. *Phil. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.*, 368: 20120340. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0340>.
- Chen Z., Xu S., Zhou K., Yang G., 2011. Whale phylogeny and rapid radiation events revealed using novel retroposed elements and their flanking sequences. *BMC Evol. Biol.*, 11: 314. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-314>.
- Coombs E.J., Felice R.N., Clavel J., Park T., Bennion R.F., Churchill M., Geisler J.H., Beatty B., Goswami A., 2022. The tempo of cetacean cranial evolution. *Curr. Biol.*, 32: 2233–2247.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.04.060>.
- Cooper L.N., Sears K.E., Armfield B., Kala B., Hubler M., Thewissen J.G.M., 2018. Review and experimental evaluation of the embryonic development and evolutionary history of flipper development and hyperphalangy in dolphins (Cetacea: Mammalia). *Genesis*, 56: 23076. <https://doi.org/10.1002/dvg.23076>.
- Cummings W.C., Thompson P.O., 1971. Underwater sounds from the blue whale, *Balaenoptera musculus*. *J. Acoust. Soc. Am.*, 50: 1193–1198.



- <https://doi.org/10.1121/1.1912752>.
- Dal Piaz G., 1916. Gli Odontoceti del Miocene bellunese, introd. generale in Mem. d. Ist. di geol. d. R. U. di Padova, IV, introd. e parte I: Rassegna storica e studio stratigrafico; II: *Squalodon*, pp. 1-94; III: *Squalodelphis fabianii*; IV: *Eoplatanista italica*, Suppl., pp. 1-127. Società Cooperativa Tipografica, Padova.
- DeCasien A.R., Williams S.A., Higham J.P. 2017. Primate brain size is predicted by diet but not sociality. *Nat. Ecol. & Evol.* 1: 112. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0112>.
- Fordyce R.E., Marx F.G., 2018. Gigantism precedes filter feeding in baleen whale evolution. *Curr. Biol.*, 28: 1670-1676.e2. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.04.027>.
- Fornasiero M., Del Favero, 2014. I cetacei fossili del Museo di Geologia e Paleontologia dell'Università di Padova. In: Bianucci G., Vomero V. (Eds), *Museologia Scientifica Memorie*, 13: 62-69.
- Gatesy J., Geisler, J.H., Chang J., Buell C., Berta A., Meredith R.W., Springer M.S., McGowen M.R., 2013. A phylogenetic blueprint for a modern whale. *Mol. Phylogen. Evol.*, 66: 479–506. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.10.012>.
- Geisler J.H., Theodor J.M., 2009. Hippopotamus and whale phylogeny. *Nature*, 458: E1–4. <https://doi.org/10.1038/nature07776>.
- Gingerich P.D., Haq M., 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: 2239–2242. <https://doi.org/10.1126/science.1063902>.
- Goldbogen J.A., Madsen P.T., 2018. The evolution of foraging capacity and gigantism in cetaceans. *J. Exp. Biol.*, 221: 166033. <https://doi.org/10.1242/jeb.166033>.
- Jefferson T.A., Stacey P.J., Baird R.W., 1991. A review of killer whale interactions with other marine mammals: predation to co-existence. *Mammal Rev.*, 21: 151-180. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1991.tb00291.x>.
- 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. *Nature*, 466: 105–108. <https://doi.org/10.1038/nature09067>.
- Lambert O., Martínez-Cáceres M., Bianucci G., Di Celma C., Salas-Gismondi R., Steurbaut E., Urbina M., de Muizon C., 2017. Earliest mysticete from the Late Eocene of Peru Sheds: new light on the origin of baleen whales. *Curr. Biol.*, 27: 1535-1541.e2. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.04.026>.
- Lanzetti A., Portela-Miguez R., Fernandez V., Goswami A., 2023. Testing heterochrony: connecting skull shape ontogeny and evolution of feeding adaptations in baleen whales. *Evol. Dev.*, 25: 257–273. <https://doi.org/10.1111/ede.12447>.
- Marino L., 2007. Cetacean brains: how aquatic are they? *Anat. Rec.*, 290: 694–700. <https://doi.org/10.1002/ar.20530>.
- Martínez-Cáceres M., Lambert O., de Muizon C., 2017. The anatomy and phylogenetic affinities of *Cynthiacetus peruvianus*, a large *Dorudon*-like basilosaurid (Cetacea, Mammalia) from the Late Eocene of Peru. *Geodiversitas*, 39: 7–163. <https://doi.org/10.5252/g2017n1a1>.
- Marx F.G., Lambert O., Uhen M.D., 2016. *Cetacean Paleobiology*. 1<sup>a</sup> ed., John Wiley & Sons, <https://doi.org/10.1002/9781118561546>.
- Motani R., Pyenson N.D., 2024. Downsizing a heavyweight: factors and methods that revise weight estimates of the giant fossil whale *Perucetus colossus*. *PeerJ*, 12: e16978. <https://doi.org/10.7717/peerj.16978>.
- Naylor G.J., Adams D.C., 2001. Are the fossil data really at odds with the molecular data? Morphological evidence for Cetartiodactyla phylogeny reexamined. *Syst. Biol.*, 50: 444–453.
- Nikaido M., Rooney A.P., Okada N., 1999. Phylogenetic relationships among cetartiodactyls

- based on insertions of short and long interspersed elements: hippopotamuses are the closest extant relatives of whales. *PNAS*, 96: 10261–10266. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.18.10261>.
- Nummela S., Thewissen J.G.M., Bajpai S., Hussain T., Kumar K., 2007. Sound transmission in archaic and modern whales: anatomical adaptations for underwater hearing. *Anat. Rec.*, 290: 716–733. <https://doi.org/10.1002/ar.20528>.
- Olteanu R., Jipa D.C., 2006. Dacian basin environmental evolution during Upper Neogene within the Paratethys domain. *Geo-Eco-Marina*, 12: 91–105. <https://doi.org/10.5281/zenodo.57381>.
- Peredo C.M., Pyenson N.D., Marshall C.D., Uhen M.D., 2018. Tooth loss precedes the origin of baleen in whales. *Curr. Biol.*, 28: 3992-4000.e2. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.10.047>.
- Reidenberg J.S., 2007. Anatomical adaptations of aquatic mammals. *Anat. Rec.*, 290: 507-513. <https://doi.org/10.1002/ar.20541>.
- Rendell L., Whitehead H., 2001. Culture in whales and dolphins. *BBS-Behav. Brain Sci.*, 24: 309–324. <https://doi.org/10.1017/S0140525X0100396X>.
- Shimamura M., Yasue H., Ohshima K., Abe H., Kato H., Kishiro T., Goto M., Munechika I., Okada N., 1997. Molecular evidence from retroposons that whales form a clade within even-toed ungulates. *Nature*, 388: 666–670. <https://doi.org/10.1038/41759>.
- Springer M.S., Guerrero-Juarez C.F., Huelsmann M., Collin M.A., Danil K., McGowen M.R., Oh J.W., *et al.* 2021. Genomic and anatomical comparisons of skin support independent adaptation to life in water by cetaceans and hippos. *Curr. Biol.*, 31: 2124-2139.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.02.057>.
- Thewissen J.G.M., 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: 1190–1194. <https://doi.org/10.1038/nature06343>.
- Werth A.J., 2006. Odontocete suction feeding: experimental analysis of water flow and head shape. *J. Morphol.*, 267: 1415–1428. <https://doi.org/10.1002/jmor.10486>.