



UNIVERSITÀ POLITECNICA DELLE MARCHE

**DIPARTIMENTO SCIENZE DELLA VITA E
DELL'AMBIENTE**

**Corso di Laurea Magistrale
Biologia Marina**

“Analisi del comportamento sociale di superficie del grande squalo bianco *Carcharodon carcharias*, in presenza di prede passive, nella riserva naturale di Dyer Island (Sud Africa)”

“Analysis of the surface social behavior of the great white shark *Carcharodon carcharias*, in the presence of passive prey, in the Dyer Island Nature Reserve (South Africa)”

Relatore:

Chiar.ma Prof.ssa Emanuela Fanelli

Tesi di Laurea Magistrale di:

Naomi Massaccesi

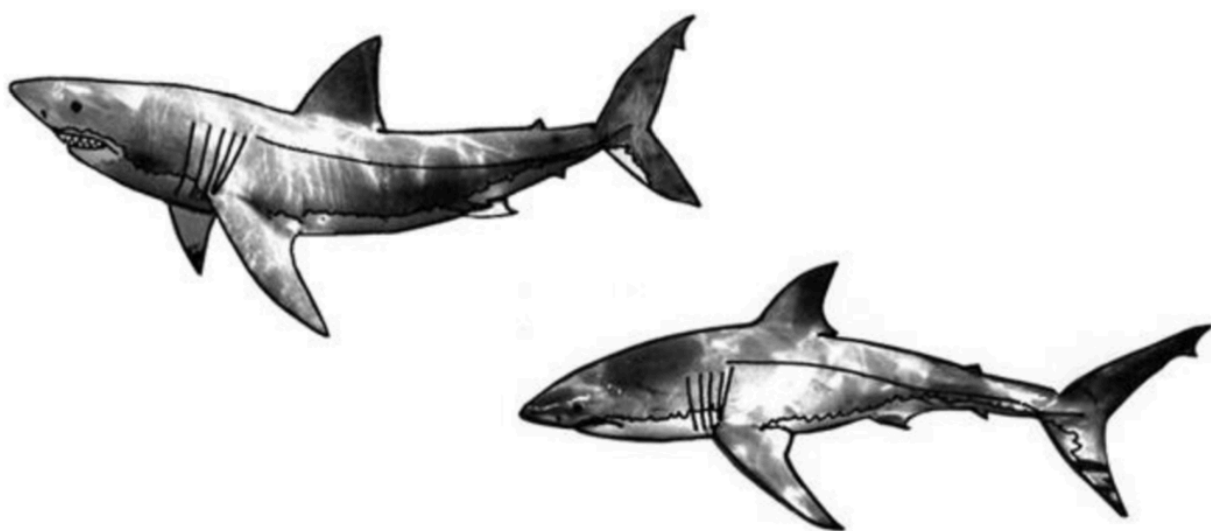
Correlatori:

Dott.ssa Francesca Romana Reinero

Dott. Primo Micarelli

Sessione Straordinaria

Anno Accademico 2019-2020



*Al Mare,
che è il mio Ikigai, la mia ragione di vita.*

INDICE

INTRODUZIONE	p. 6
CAPITOLO I: SPECIE INDAGATA E INQUADRAMENTO TASSONOMICO: IL GRANDE SQUALO BIANCO	p. 8
1.1 - Ricerca paleontologica e filogenesi	p. 11
1.2 – Anatomia e morfologia	p. 13
1.2.1 – Scheletro	p. 17
1.2.2 – Bocca e dentatura	p. 21
1.2.3- Cute.	p. 25
1.2.4 – Galleggiamento e nuoto	p. 27
1.3 – Breve descrizione della fisiologia degli organi interni	p. 27
1.3.1 – Apparato muscolare	p. 27
1.3.2 – Sistema respiratorio.	p. 29
1.3.3 – Apparato cardiovascolare e termoregolazione	p. 32
1.3.4 – Apparato digerente	p. 34
1.3.5 – Apparato urogenitale e osmoregolazione	p. 36
1.3.6 – Sistema endocrino	p. 41
1.3.7 – Sistema nervoso	p. 43

1.4 – Fisiologia degli organi sensoriali	p. 43
1.4.1 – Il sistema visivo	p. 44
1.4.2 – Il sistema olfattivo	p. 48
1.4.3 – Il sistema gustativo	p. 49
1.4.4 – Il sistema uditivo	p. 49
1.4.5 – Il sistema della linea laterale	p. 50
1.4.6 – Il sistema tattile	p. 51
1.4.7 – Le ampolle di Lorenzini	p. 51
 CAPITOLO II: ECOLOGIA ED ETOLOGIA DEL GRANDE SQUALO BIANCO	 p. 55
2.1 – Habitat e diffusione	p. 55
2.2 – La migrazione	p. 57
2.3 – Ecologia, conservazione e alimentazione	p. 60
2.4 – Etologia	p. 65
2.4.1 – Descrizione generale sul comportamento sociale degli squali	p. 65
2.4.2 – Il comportamento sociale dello squalo bianco	p. 78
 CAPITOLO III: MATERIALI E METODI	 p. 90
3.1 – Area di studio	p. 90

3.2 – Comunità biotiche	p. 92
3.3 – Osservazioni etologiche	p. 94
3.3.1 – Raccolta dei dati etologici e morfologici	p. 100
3.3.2 – Analisi statistiche	p. 102
CAPITOLO IV: RISULTATI	p. 103
CAPITOLO V: DISCUSSIONI E CONCLUSIONI.	p. 110
5.1 – Discussioni	p. 110
5.2 – Conclusioni	p. 114
BIBLIOGRAFIA	p. 116
RINGRAZIAMENTI	p. 133

INTRODUZIONE

Lo squalo bianco *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) è “apex predator”, ossia un super predatore che occupa i vertici della catena alimentare marina e, in quanto tale, riveste un ruolo fondamentale nel mantenimento e nella strutturazione degli ecosistemi marini. Purtroppo, dall’uscita di uno dei film più scenografici del tempo, “Jaws” (1975), del noto regista Steven Spielberg, lo squalo bianco fu percepito come un vero e proprio “mangiatore di uomini”, alla continua e persistente ricerca della carne umana. Questo film ha contribuito notevolmente a radicare nella collettività l’idea che questo animale fosse un mostro marino privo di intelletto e mosso esclusivamente da un istinto predatorio che non gli permettesse di distinguere tra necessità di alimentarsi e volontà di uccidere. Tuttavia, nonostante questa specie incuta terrore nelle menti umane, risulta essere fortemente minacciata e a rischio di estinzione: per questa ragione, dal 1996, lo squalo bianco è stato annoverato come “Vulnerabile” nella Red List della IUCN (International Union for the Conservation of Nature – Unione Internazionale per la Conservazione della Natura). Ad oggi, la situazione non è poi così migliorata: come è noto, infatti, gli squali sono oggetto di innumerevoli minacce, tra cui lo *shark finning*, ovvero la cattura di esemplari di squalo ai quali vengono tagliate le pinne con successivo rigetto dell’animale ancora vivo in mare, ovviamente destinato a morire (Shivji et al., 2005). Le pinne vengono poi messe in commercio illegalmente nel mercato asiatico per la preparazione della *sharkfin soup*, ovvero la “zuppa di pinne di pescecane”. A ciò si aggiungono la pesca sportiva, la pesca commerciale, le reti anti-squalo e la cattura accidentale (*bycatch*) di tali esemplari (Fowler et al., 1997), nonché la riduzione e il degrado dell’habitat che porta ovviamente ad un numero di prede inferiori, come si ipotizza sia avvenuto nel Mediterraneo (Cavanagh & Gibson, 2007). Oltre alla pesca, sussistono anche altre problematiche che vanno ad incidere sulla sopravvivenza della specie: tra queste il lento raggiungimento della maturità sessuale da parte delle femmine di squalo bianco a circa 4,5-5 metri (Hubbel, 1996), che comporta un maggiore rischio di pescare esemplari immaturi, precludendo alla specie la possibilità di riprodursi e perpetuarsi. Negli ultimi trent’anni, è stata rivolta una maggiore attenzione alla conservazione di questi grandi predatori. Sono stati istituiti, infatti, innumerevoli divieti e provvedimenti per la protezione degli squali bianchi: in Sudafrica, ad esempio, l’attività di ecoturismo, ormai largamente diffusa, è un esempio di come si possano unire turismo, conservazione e ricerca scientifica, senza contare l’interesse suscitato da questa specie nei turisti che, spinti dalla curiosità di ritrovarsi faccia a faccia con il più grande predatore dell’oceano, partecipano ad attività come lo shark diving. Quest’ultima, infatti, ha il pregio di consentire l’osservazione diretta degli squali bianchi nel loro habitat naturale, con la conseguente dimostrazione di quanto siano inconsistenti molti luoghi comuni su questo animale. Durante le attività di *shark diving* è possibile anche studiare il comportamento predatorio di superficie individuale o sociale e le strategie di attacco

messe in atto dagli squali bianchi verso una preda passiva. Lo scopo di questa tesi mira a comprendere le interazioni sociali di uno degli animali più affascinanti dell'oceano, confutando l'idea che i comportamenti sociali intraspecifici siano molto rari e, soprattutto, casuali. Di fatti, sembra che vi sia un rapporto pacifico nei confronti dei conspecifici e un rapporto sociale molto complesso dove le gerarchie sembrano essere dettate dal sesso e dalla maturità degli individui. I dati della presente tesi analizzano un dataset inerente 10 anni di osservazioni, dal 2009 al 2019, svolte a Gansbaai (Sudafrica) a cura del Centro Studi Squali-Istituto Scientifico di Massa Marittima (GR). Queste attività sono fondamentali per apportare un contributo significativo alla ricerca e per approfondire ulteriormente le nostre conoscenze su una specie ancora molto poco conosciuta come *Carcharodon carcharias*, con la speranza che, in un futuro non troppo lontano, la comprensione di tutti questi aspetti possa allontanare la minaccia di estinzione di uno degli animali più affascinanti e fondamentali del nostro pianeta.

CAPITOLO I

SPECIE INDAGATA e INQUADRAMENTO TASSONOMICO: IL GRANDE SQUALO BIANCO

Gli squali sono vertebrati che appartengono alla classe Chondrichthyes, anche nota come classe dei Pesci Cartilaginei o Condroitti, per il fatto che possiedono uno scheletro cartilagineo (Compagno, 1984).

La classe Chondrichthyes, che annovera circa 1200 specie viventi conosciute, comprende a sua volta la sottoclasse Elasmobranchii (o elasmobranchi), che include i superordini Batoidea (o batoidei) e Selachimorpha (o selaci) e la sottoclasse Holocephali (od olocefali), che include le chimere (Compagno, 1984).

Gli elasmobranchi costituiscono un gruppo numeroso: infatti, di circa 60 famiglie, 185 generi, e 1106 specie di pesci cartilaginei, il 96% è rappresentato dagli elasmobranchi, mentre le chimere (olocefali) ne rappresentano solo il 4% (Compagno, 1999; Hamlett, 2005; Trentini, 1997). Tra gli elasmobranchi i batoidei, che comprendono razze e torpedini, sono caratterizzati da un corpo appiattito dorso-ventralmente, si muovono grazie al movimento ad onda delle pinne pettorali e, a differenza degli squali (o selaci), presentano le branchie in posizione ventrale (Compagno *et al.*, 2005). I selaci comprendono approssimativamente il 45% delle circa 1100 specie della classe degli elasmobranchi e presentano 5, 6 o 7 fessure branchiali su ciascun lato del capo (Compagno *et al.*, 2005). Sono caratterizzati da un corpo affusolato, da una o due pinne dorsali, da un paio di pinne pettorali, da un paio di pinne pelviche o ventrali, da una pinna anale (che può essere assente) e da una pinna caudale eterocerca che presenta un lobo superiore più sviluppato rispetto all'inferiore; è comunque necessario sottolineare che diverse specie, tra cui lo squalo bianco, hanno una pinna caudale quasi omocerca.

Ad oggi, il superordine Selachimorpha è suddiviso in otto ordini: Hexanchiformes, Squaliformes, Squatiniformes, Pristiophoriformes, Heterodontiformes, Lamniformes, Orectolobiformes e Carcharhiniformes (Compagno, 1990; Compagno *et al.*, 2005; Eschmeyer & Stannard Herald, 1999; Voigt & Weber, 2011).

Lo squalo bianco *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758), oggetto della presente tesi di laurea, appartiene alla sottoclasse Elasmobranchii, al superordine Selachimorpha, all'ordine Lamniformes e alla famiglia Laminidae (Kennet & Kardong, 2002) (Fig. 1).

Classe Chondrichthyes (Huxley,1880)
Subclasse Elasmobranchii (Bonaparte,1838)
Ordine Lamniformes (Berg,1958)
Famiglia Lamnidae (Müller & Henle, 1838)
Genere *Carcharodon* (Linnaeus,1758)
Specie *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758)

Figura. 1. Inquadramento tassonomico di *Carcharodon carcharias*

Nel 1758 Carlo Linneo, zoologo, botanico, ecologo e fisico svedese, battezzò lo squalo bianco col nome di *Squalus carcharias*, ma poi fu proprio Andrew Smith, nel 1838, a conferirgli il nome scientifico di *Carcharodon carcharias* (Compagno, 1984).

Tale denominazione deriva dal greco “kàrkharos” che significa “appuntito”, mentre “odón” significa “dente”.

L’ordine dei lamniformi, a cui appartiene lo squalo bianco (Compagno, 1973) (fig. 2), include sette diverse famiglie, tra cui i lamnidi, che sono accomunate da una serie di caratteristiche quali: l’assenza di una membrana nittitante a protezione dell’occhio, bocca al di sotto degli occhi o in posizione arretrata e riproduzione ovovivipara.

Oltre al genere *Carcharodon*, la famiglia dei lamnidi comprende anche il genere *Isurus*, che include il mako dalle pinne corte *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810) e il mako dalle pinne lunghe *Isurus paucus* (Guitart Manday, 1966) e il genere *Lamna*, che include lo smeriglio *Lamna nasus* (Bonnaterre, 1788) e lo squalo salmone *Lamna ditropis* (Hubbs & Follett, 1947).



Figura. 2. *Carcharodon carcharias* (Foto di Sergio Riccardo)

1.1. RICERCA PALEONTOLOGICA E FILOGENESI

Gli squali sono sicuramente un esempio di successo evolutivo duraturo.

L'appartenenza degli squali alla classe dei condroitti delinea come principale caratteristica il fatto di avere uno scheletro interamente costituito da cartilagine: questo rappresenta uno dei principali problemi di conservazione dei reperti fossili in quanto la cartilagine si decompone velocemente, lasciando solo i denti e le scaglie placoidi parzialmente ossificati come testimonianza fossile (Benton, 2005).

I primi ritrovamenti fossili, limitati ai dentelli dermici, risalgono al tardo Siluriano (439 milioni di anni fa) ed appartenevano ad animali di piccola taglia. I primi resti di denti risalgono invece a 406 milioni di anni fa con la scoperta di *Doliodus problematicus* che ne era dotato (Cuny, 2013): la presenza di denti bifidi in questo squalo ha fatto ipotizzare che i primi elasmobranchi fossero animali filtratori, così come la presenza di spine pettorali simili a quelle degli Acantodi ha fatto supporre che questi ultimi potrebbero essere stati gli antenati comuni sia degli elasmobranchi che dei pesci ossei (Cuny, 2013). Altri resti fossili rinvenuti appartengono ai generi *Antarctilamna* e *Cladoselache*: per il primo è stato possibile ricostruirne la morfologia con una certa precisione; per il secondo, risalente a 370 milioni di anni fa, è stato possibile definire i dettagli anatomici dello scheletro rinvenuto nella Cleveland Shale, lungo la costa meridionale del lago Erie (USA) (Cuny, 2013).

Gli squali moderni, invece, risalgono al Giurassico (215 milioni di anni fa) (Martin, 2003; Shimada, 2009; Masey, 2012) e, nello specifico, la famiglia dei lamnidi si è evoluta alla fine del Cretaceo distinguendosi, durante l'Oligocene, nei tre generi: *Carcharodon*, *Isurus* e *Lamna*.

Pur essendo complessa la possibilità di tracciare con precisione la filogenesi dello squalo bianco, attualmente sono state riconosciute due teorie ritenute valide: la prima è quella di Compagno (1990) che propone i due generi *Carcharodon* e *Isurus* come sister taxa, in quanto entrambi condividono le medesime sinapomorfie, equali denti anteriori larghi, cambio delle cuspidi laterali negli adulti, forma dei margini dentali, numero di valvole intestinali e numero di vertebre dorsali.

Tale teoria è stata confermata anche da Martin (1993) in seguito ad uno studio sulla sequenza completa del citocromo all'interno della famiglia dei lamnidi. La seconda teoria è quella di Waggoner (Long & Waggoner, 1996) il quale, in seguito ad un'analisi cladistica su 23 caratteri dentari di 10 generi di squali dell'ordine dei lamniformi, propone i due generi *Carcharodon* e *Lamna* come sister taxa. Quest'ultima teoria vede la derivazione del clade da un progenitore che appartiene al genere *Isurus* e viene condivisa anche da chi pone come sister taxa più prossimo il genere *Carcharocles*,

definendo lo squalo bianco come una forma di microsomia (Ehret & Hubbel, 2009; Gottfried *et al.*, 1996; Purdy *et al.*, 2001) (Fig. 3).

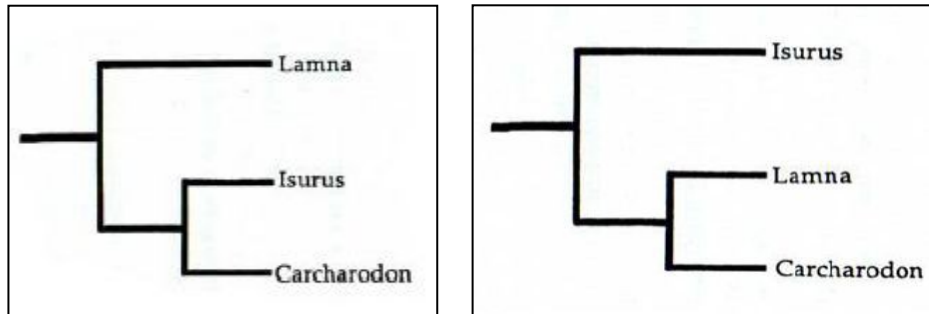


Figura. 3. Albero filogenetico di Compagno (sinistra) e di Waggoner (destra) (Andreotti, 2007).

I primi resti fossili di squalo bianco risalgono a 11 milioni di anni fa (Fergusson *et al.*, 1996), mentre i primi fossili del genere *Carcharodon* si rinvenivano a partire dal Paleocene (65 milioni di anni fa) ed appartengono a *Paleocarcharodon orientalis*. La teoria evolutiva più accreditata afferma che lo squalo bianco derivi da *Cretolamna appendiculata* (Agassiz, 1843) passando per *Paleocarcharodon orientalis* (Applegate & Espinosa-Arrubarrena, 1996; Maisey, 1987). Questo smentisce l'ipotesi che *Otodus megalodon* (Agassiz, 1843) sia la forma ancestrale diretta dello squalo bianco (Fergusson *et al.*, 1996; Applegate & Espinosa-Arrubarrena, 1996). Di fatti *Otodus megalodon* deriva dalla specie preistorica *Cretolamna appendiculata* passando attraverso la specie *Megalolamna paradoxodon* e *Otodus obliquus* (Shimada *et al.*, 2017). I resti dell'estinto *Otodus megalodon* o Megalodonte sono datati al Miocene (15-20 milioni di anni fa): si trattava di uno squalo che raggiungeva una lunghezza massima stimata di 18-20 metri di lunghezza e, secondo molti autori, fu il più grande squalo macro-predatore che sia mai vissuto (Gottfried *et al.*, 1996), estintosi circa 3-3.5 milioni di anni fa nel Pliocene. Fino a pochi anni fa i tassonomi lo inserivano nel genere *Carcharodon* ma poi, grazie a studi genetici effettuati su resti fossili di denti ritrovati in Virginia, è emerso che sulle cuspidi dei denti dello squalo Megalodonte ci sono circa 20 dentellature per cm di dente contro le 12 che si hanno nello squalo bianco (Fig. 4), per cui è stato collocato nel genere *Otodus* (Shimada *et al.*, 2017).

Ad oggi dunque, nonostante la scarsità di materiale a disposizione, si può affermare che sia lo squalo bianco che il Megalodonte si siano originati da un progenitore comune sviluppandosi però secondo due linee filogenetiche differenti.



Figura. 4. Dente di *Carcharocles megalodon* (da Catalina Pimiento, Christopher F. Clements, When Did *Carcharocles megalodon* Become Extinct? A New Analysis of the Fossil Record. PlosONE,2014)

1.2. ANATOMIA E MORFOLOGIA

Lo squalo bianco è uno squalo di dimensioni importanti.

Le catture degli esemplari più grandi riportano un caso non verificabile, e probabilmente poco attendibile, di un esemplare catturato a Dakar in Senegal nel 1982, al quale venne attribuita una lunghezza di 8 metri (De Maddalena *et al.*, 2001).

Altre catture di esemplari di grandi dimensioni sono state le seguenti: una femmina di più di 7 metri di lunghezza catturata a Filfla, Malta, nell'Aprile del 1987; un'altra femmina di 6,66 metri di lunghezza catturata a Ganzirri, in Sicilia, nel giugno del 1961 (De Maddalena *et al.*, 2001) e, infine, un esemplare di 6,40 m di lunghezza catturato a Castillo de Cojimar, Cuba (Bigelow & Schroeder, 1948; Guitart-Manday & Milera, 1974). In seguito a diversi studi di comparazione delle mascelle appartenenti a vari esemplari di squali bianchi catturati, Castro (2012) ha definito che la misura media più attendibile sia quella di 6 metri (fig. 5).

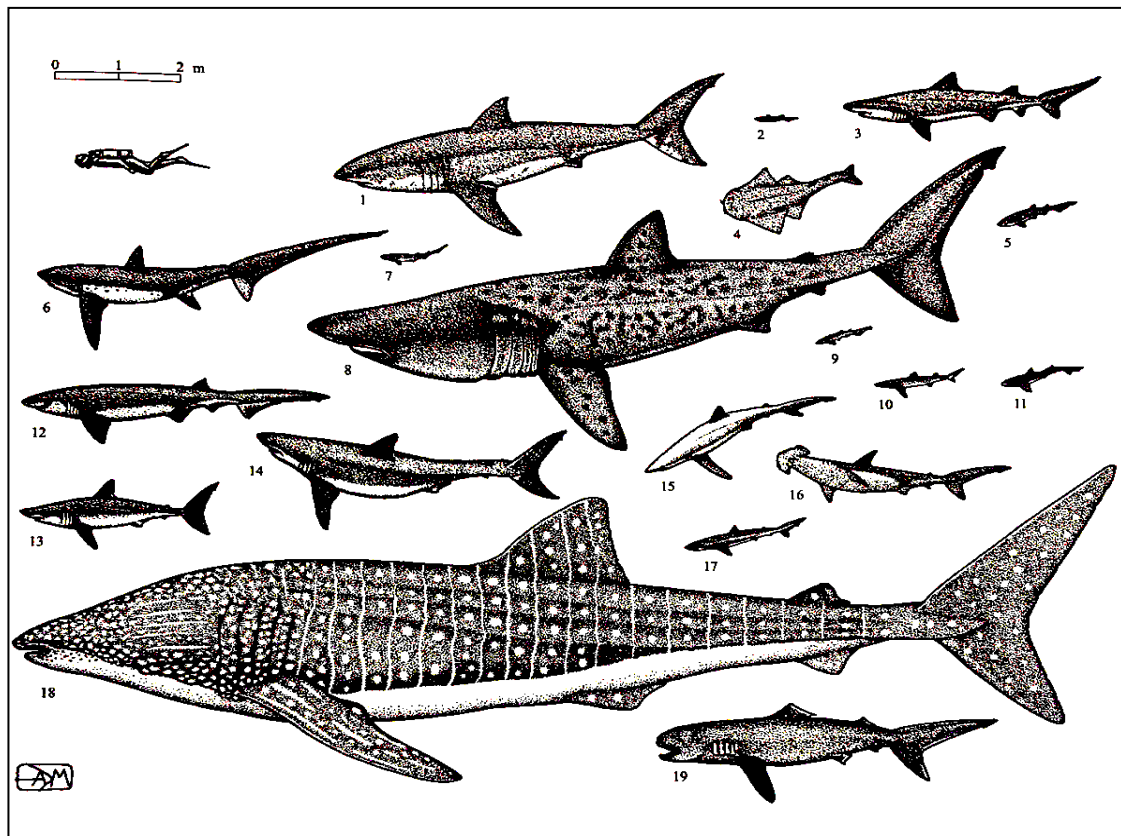


Figura. 5. Dimensioni dello squalo bianco (n°1) raffrontate a quelle di alcune delle specie di squali più rappresentative (Disegno di Alessandro De Maddalena)

Il tasso di crescita dello squalo bianco è molto lento e questo pesce raggiunge la maturità sessuale solo in fase tardiva: infatti, contando gli anelli di crescita delle vertebre, è possibile osservare che i maschi divengono maturi verso gli 8-9 anni, ovvero tra i 3,5 e i 4,1 metri, mentre le femmine intorno ai 14-16 anni, ovvero tra i 4,5 e i 5 metri.

Recentemente è stato stimato che gli squali bianchi possano raggiungere un'età di 70-80 anni (Hamady *et al.*, 2014).

Per quanto riguarda la morfologia (fig. 6), il corpo dello squalo bianco è affusolato, massiccio e molto robusto e il muso è grande, conico e appuntito.

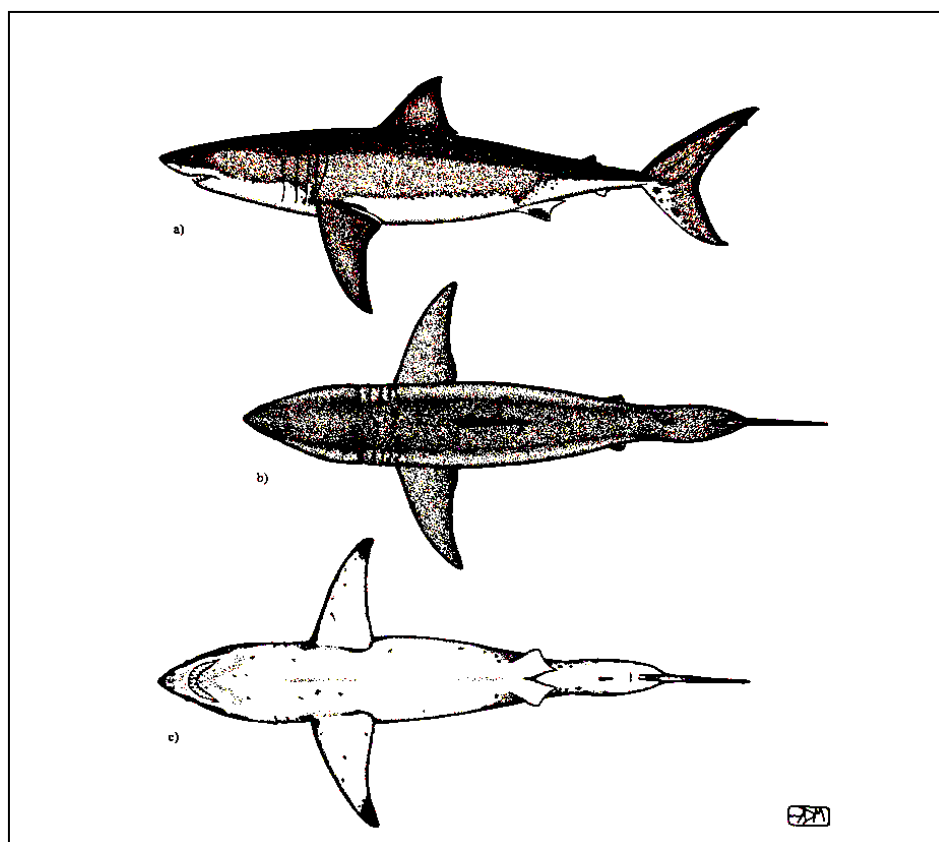
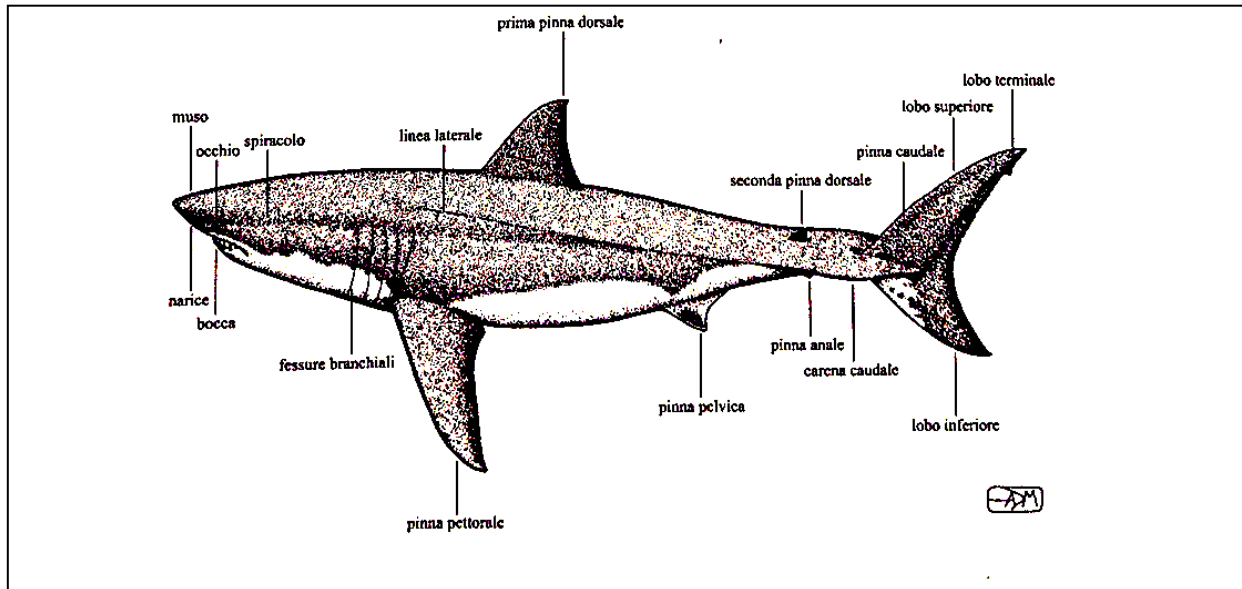


Figura. 6. Anatomia esterna dello squalo bianco (Disegno di Alessandro De Maddalena)

Gli occhi sono tondi, di medie dimensioni, di color blu scuro e privi di membrana nittitante. Le narici sono relativamente piccole, disposte in posizione latero-ventrale sul muso. Ai lati della testa, posteriormente agli occhi e anteriormente alle fessure branchiali, vi è la presenza di piccolissimi spiracoli che precedono le cinque paia di fessure branchiali (fig. 7), di cui l'ultima è leggermente più obliqua rispetto alle altre.



Figura. 7. Nell'immagine son ben visibili le cinque
paia di fessure branchiali (Sergio Riccardo)

Come la maggior parte degli squali, lo squalo bianco è dotato di otto pinne: due pinne dorsali, di cui la prima, a triangolo equilatero, è decisamente più grande rispetto alla seconda; due pinne pettorali, due pinne pelviche, una pinna anale e una pinna caudale quasi omocerca per via della lunghezza molto simile tra i due lobi, tipica dei grandi nuotatori.

Proprio per questo motivo i lamnidi sono caratterizzati da un moto tunniforme in cui l'oscillazione è confinata alla coda e al peduncolo caudale consentendogli di mantenere velocità di crociera molto elevate (Carrier *et al.*, 2012).

Per incrementare l'idrodinamicità, lo squalo bianco è dotato di carene caudali: il peduncolo caudale è espanso lateralmente e forma un paio di carene dermiche assai sviluppate che si estendono fino ai lati della pinna caudale. Sulle superfici superiore e inferiore del peduncolo caudale sono presenti pozzetti precaudali (Bigelow & Schroeder, 1948; Compagno, 1984; De Maddalena, 2002; Last & Stevens, 1994).

La colorazione dello squalo bianco può essere blu scuro, bruno ardesia o grigio-piombo sul dorso e bianco latte sul ventre. Solitamente, all'apice delle pinne pettorali sulla superficie ventrale è presente una macchia nera (Compagno *et al.*, 2005). Il nome dello squalo bianco deriva proprio dalla sua colorazione: scura a livello del dorso e bianca ventralmente (Kardong, 2002): essendo scuro sul dorso, lo squalo bianco riesce a mimetizzarsi con il fondale se osservato dall'alto, mentre la colorazione bianca del ventre gli permette di confondersi con i raggi solari della superficie se osservato dal basso (*counter-shadow coloration*). Pertanto, tale colorazione è d'aiuto ai fini degli attacchi, acquisendo un ruolo importante nella predazione.

1.2.1. SCHELETRO

Lo squalo bianco, così come tutti gli squali, ha uno scheletro composto da cartilagine e il tessuto osseo è presente solo nei denti e nelle scaglie placoidi. La cartilagine è un tessuto connettivo di sostegno più leggero e flessibile dell'osso e ha una notevole resistenza allo stiramento, poichè nella matrice intercellulare presenta fibre elastiche e collagene ed è inoltre resistente alla compressione (Kardong, 2012). Le cellule presenti in questo tipo di tessuto sono i condroblasti e i condrociti. Dal punto di vista istologico, la cartilagine si distingue in tre tipologie: ialina, caratterizzata dalla scarsità di proteine fibrose; fibrosa che, come si evince dal nome, ha una percentuale maggiore di proteine fibrose ed elastica, che contiene una rete molto fitta di fibre elastiche di collagene nella matrice (Kardong, 2012) (fig. 8).

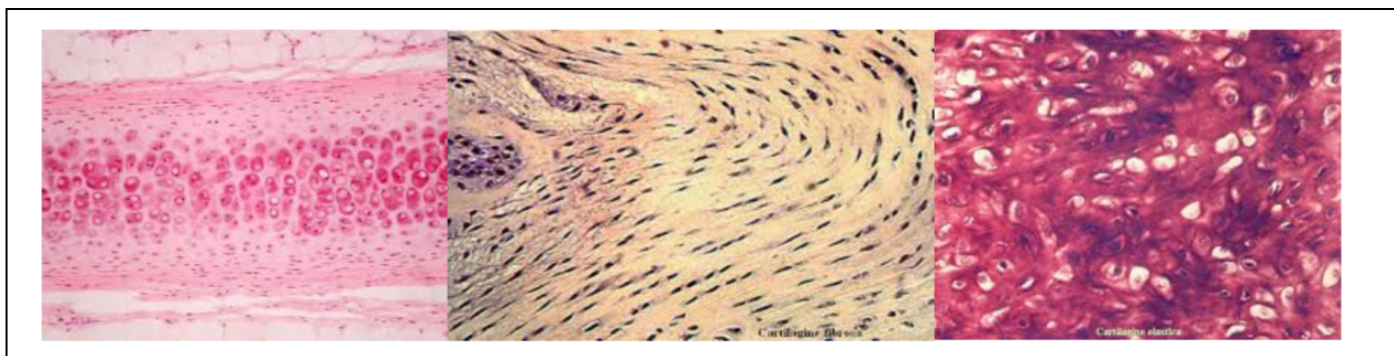


Figura. 8. Da destra verso sinistra: la cartilagine ialina, l'elastica e la fibrosa (da Kardong, 2002)

Nello specifico, nelle regioni assiali dello scheletro dei pesci cartilaginei, la cartilagine può essere irrobustita da inserzioni di sali di calcio (Kardong, 2012): di fatti, alcune cartilagini del corpo dello squalo, come ad esempio le mascelle, la scatola cranica e le vertebre sono irrobustite dalla deposizione di sali di calcio e, per questo motivo, risultano parzialmente calcificate. Lo scheletro degli squali si divide in una porzione assiale e una porzione appendicolare. Lo scheletro assiale è costituito dal cranio e dalla colonna vertebrale (Mollen, 2012) (fig.9).

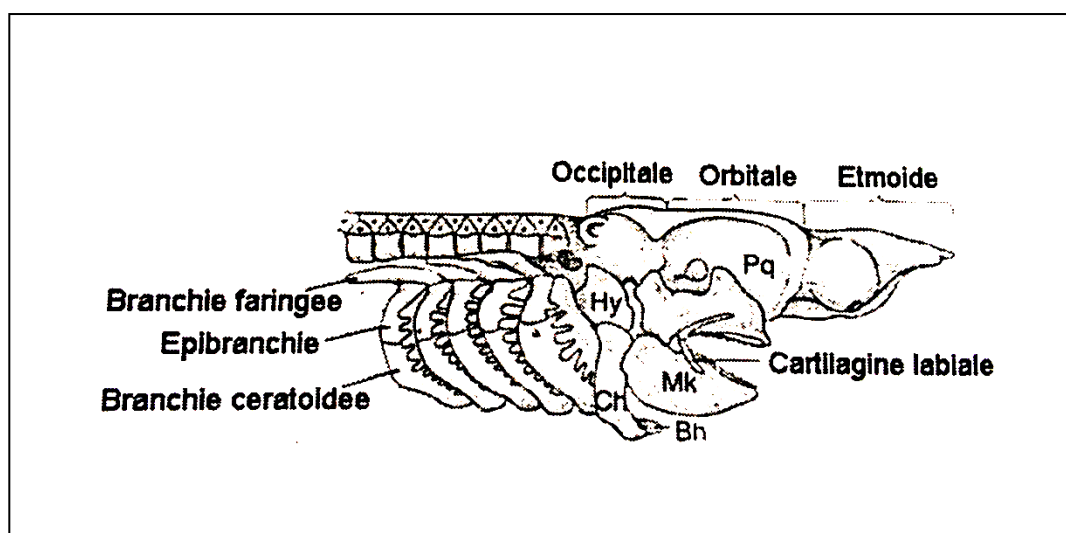


Figura. 9. Scheletro assiale degli squali (da Kardong,2002)

Il cranio ha la funzione di proteggere l'encefalo e gli organi di senso ed è costituito dal condrocranio (detto anche scatola cranica) e dallo splancnocranio. Il cranio è composto da un rostro robusto che costituisce la porzione anteriore della regione etmoidale (Mollen, 2012) la quale, assieme alle regioni

orbito-temporale e ottico-occipitale con le quali è fusa, costituisce una vera e propria scatola cranica. Lo splancnocranio, invece, è composto dall'arcata mandibolare, che a sua volta è costituita dal palatoquadrato e dalla cartilagine di Meckel (rispettivamente la parte superiore e inferiore delle mascelle), dall'arco ioideo e da cinque archi branchiali. L'arco mandibolare e l'arco ioideo si sono sviluppati a partire da archi branchiali primitivi (Castro, 1983; Randall, 1986; Tortonese, 1956): tuttavia, la mascella superiore non si articola direttamente al condrocranio e l'arco ioideo si connette tramite legamenti alla regione otica (neurocranio) e alla cartilagine di Meckel, costituendo la sospensione iostilica (Huxley, 1876) (fig. 10).

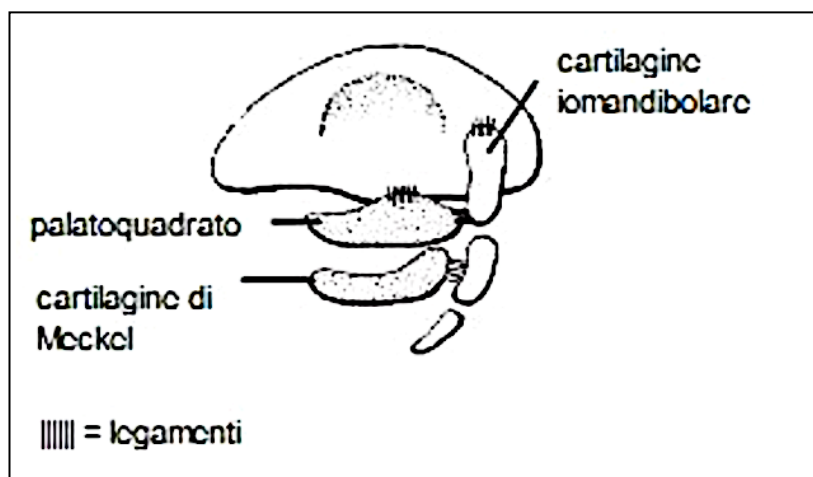


Figura. 10. Sospensione iostilica (modificata da Helfman *et al.*, 2009)

Quest'ultima permette allo squalo sia una protrusione delle mandibole durante l'atto del morso (Tricas, 1985), sia una maggior stabilità nei movimenti laterali di chiusura della bocca. Tale sospensione è utile allo squalo durante la predazione per permettergli una migliore presa, facendo in modo che l'arco ioideo slitti in avanti facendo fuoriuscire in avanti e verso il basso la mascella superiore. Le ultime strutture craniche, appartenenti allo splancnocranio e posteriori all'arco ioideo, sono le arcate branchiali cartilaginee: queste, assieme al pavimento della cavità orofaringea e allo ioide, svolgono un ruolo fondamentale nella fase di ingestione del cibo (Dean *et al.*, 2005). Infine, nel cranio, in posizione laterale, troviamo due grandi occhi sfruttati ai fini della predazione. A protezione del midollo spinale per tutta la sua lunghezza, partendo dalla regione otica sino al lobo dorsale della pinna caudale, vi è la colonna vertebrale, la cui funzione è quella di sostegno e inserzione

dei muscoli. La colonna vertebrale percorre tutto il corpo dello squalo, dal condrocranio al lobo superiore della pinna caudale ed è costituita da 172-215 vertebre (Last & Stevens, 1994) (fig. 11).

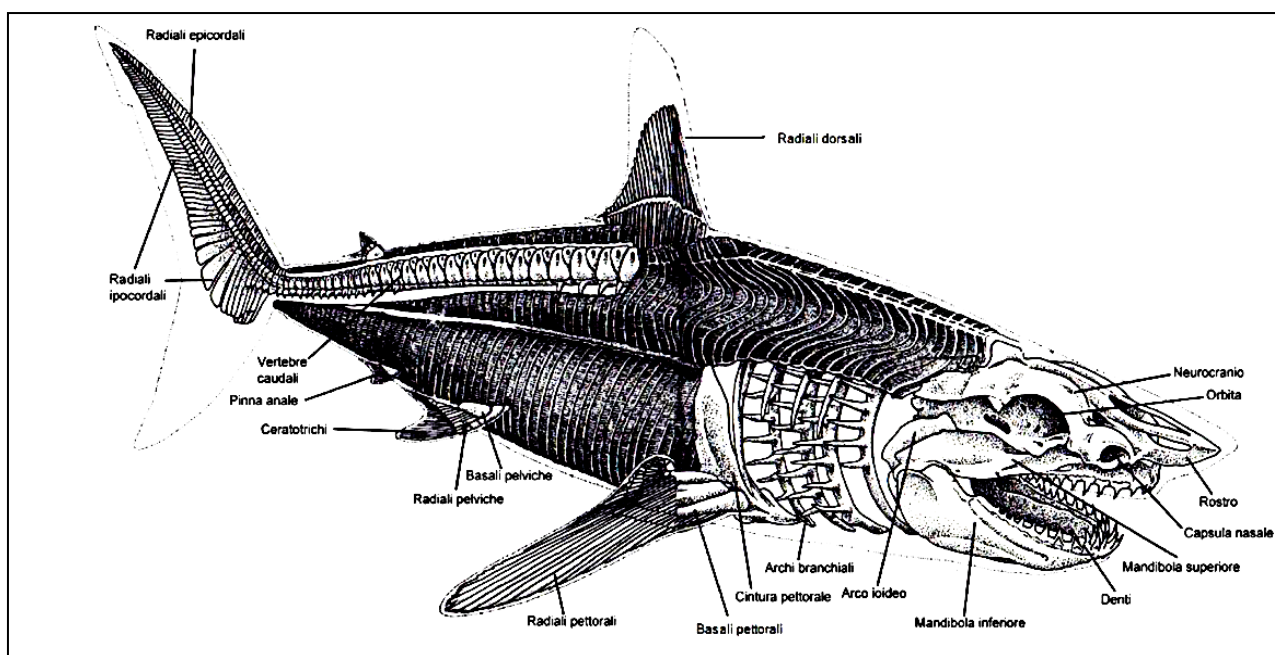


Figura. 11. Scheletro di *C. charcharias* (modificato da Andreotti, 2007)

Di queste ultime se ne riconoscono due tipologie (Last & Stevens 1994): precaudali o del tronco, le quali si estendono fino alla fine della cavità corporea e caudali, che partono dalla prima vertebra, la quale presenta una lunga spina ematica, fino a terminare al livello della coda. Le vertebre sono composte da tre parti: l'arco neurale (che si trova dorsalmente al corpo centrale ed è provvisto di un canale che va a protezione del midollo spinale); un corpo centrale (che si sviluppa attorno alla notocorda) e un arco emale che protegge importanti vasi sanguigni (Randall, 1986) (Fig. 12).

Effettuando una sezione trasversale delle vertebre, è possibile distinguere all'interno della cartilagine calcificata una serie di bande di accrescimento distinte in "opache" (ipermineralizzate e più ampie, tipiche della stagione estiva) e "traslucide" (ipomineralizzate e più strette, tipiche della stagione invernale): esiste infatti una correlazione tra la tipologia di banda e il periodo dell'anno che è data dalla velocità di deposizione dei sali di calcio e dalla quantità di nutrienti presenti nell'ambiente. Contando quindi gli anelli di crescita è possibile calcolare l'età dell'animale preso in analisi (Cailliet & Goldman, 2004), anche se questa metodologia è stata di recente messa in discussione (Harry, 2018).

Lo scheletro appendicolare è costituito invece dal cinto pelvico e pettorale e dai supporti cartilaginei delle pinne (Kent, 2001).

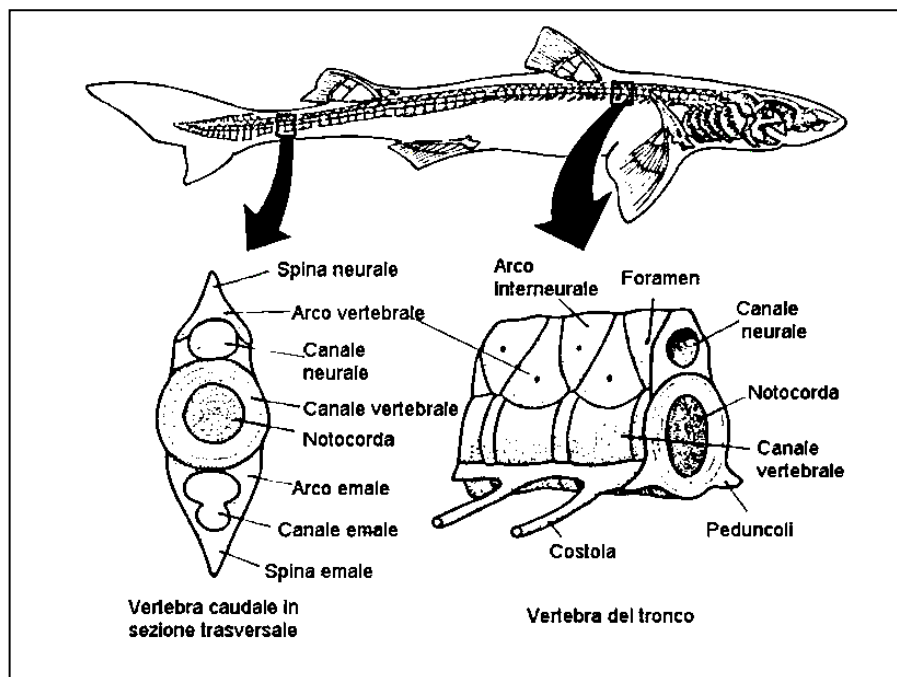


Figura. 12. Vertebre caudali e del tronco (modificata da Kardong, 2012).

I due cinti non si congiungono alla colonna vertebrale per cui rimangono liberi all'interno della muscolatura. Nello specifico, il cinto pettorale è costituito da tre porzioni cartilaginee: un coracoide, due scapole a cui sono connesse le pinne pari e due regioni sovra-scapolari unite tra loro a formare un anello incompleto. Diversamente, il cinto pelvico è composto da due piastre unite tra loro che prendono il nome di cartilagine ischio-pubica a cui si collegano le pinne pelviche (Kent, 2001). Lo scheletro delle pinne consiste di supporti cartilaginei detti pterigiofori (basali e radiali), che portano raggi dermici paralleli di elastoidina detti ceratotrichi (Castro, 1983; Randall, 1986). Nei maschi, le pinne pelviche presentano due prolungamenti modificati ad organo copulatore che prendono il nome di *claspers* o pterigopodi e vengono utilizzati per l'inseminazione interna (Kent, 2001).

1.2.2. BOCCA E DENTATURA

La bocca dello squalo bianco è situata, in genere (ma non sempre), sulla superficie ventrale del capo e non costituisce un impedimento all'alimentazione, in quanto l'elevazione del muso e

l'estroflessione della mascella superiore portano la bocca in posizione quasi terminale. L'azione del morso dello squalo bianco comprende una sequenza di movimenti delle mascelle e del muso. I componenti separati della sequenza sono i seguenti: innalzamento del muso, abbassamento della mandibola, estroflessione della mascella superiore, innalzamento della mandibola ed infine abbassamento del muso (Kardong, 2012) (fig. 13).

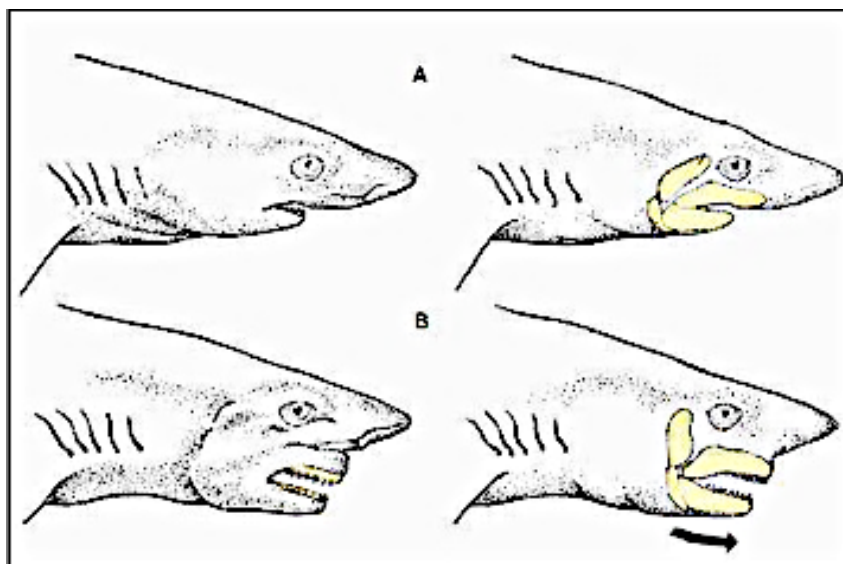


Figura. 13. Sequenza della protusione mandibolare: A = fauci a riposo; B= fauci aperte (modificata da Kardong, 2012)

L'intera durata del morso è di circa 0,9 secondi e, nell'intervallo tra un morso e quello successivo, il muso dello squalo bianco resta parzialmente alzato (Tricas & McCocker, 1984). La dentatura del grande squalo bianco è definita omodonte e polidonte, con formula dentaria 13-13/11-11 che, tuttavia, mostra una certa variabilità (Cadenat & Blache, 1981). Dunque, lo squalo bianco ha mediamente 48 denti nella prima serie: questi vengono suddivisi in anteriori, laterali e posteriori sia nella mascella superiore che in quella inferiore (Applegate & Espinosa-Arrubarrena, 1996). Ad oggi l'origine tissutale dei denti è ancora oggetto di studi scientifici: secondo alcuni autori, i denti si sarebbero originati similmente alle scaglie placoidi dei pesci primitivi che, riducendosi in modo progressivo, sarebbero diventate dentelli dermici per poi invaginarsi all'interno della cavità orale (Kardong, 2012). Dunque, i denti degli squali non sono altro che denticoli dermici modificati per cui, andando dall'interno verso l'esterno, il dente è costituito da polpa, dentina e vitrodentina simile a smalto (Lipej, 2004). Ogni dente ha una radice tramite la quale il dente stesso è inserito nel tessuto connettivo (letto dentario) delle mascelle e una corona la cui sporgenza è detta cuspid (fig. 14). Una caratteristica molto importante negli squali è il polifiodontismo, ossia la capacità in caso di perdita,

danneggiamento o rottura dei denti, di rimpiazzare quelli della fila principale con quelli delle file posteriori (Kardong, 2012).

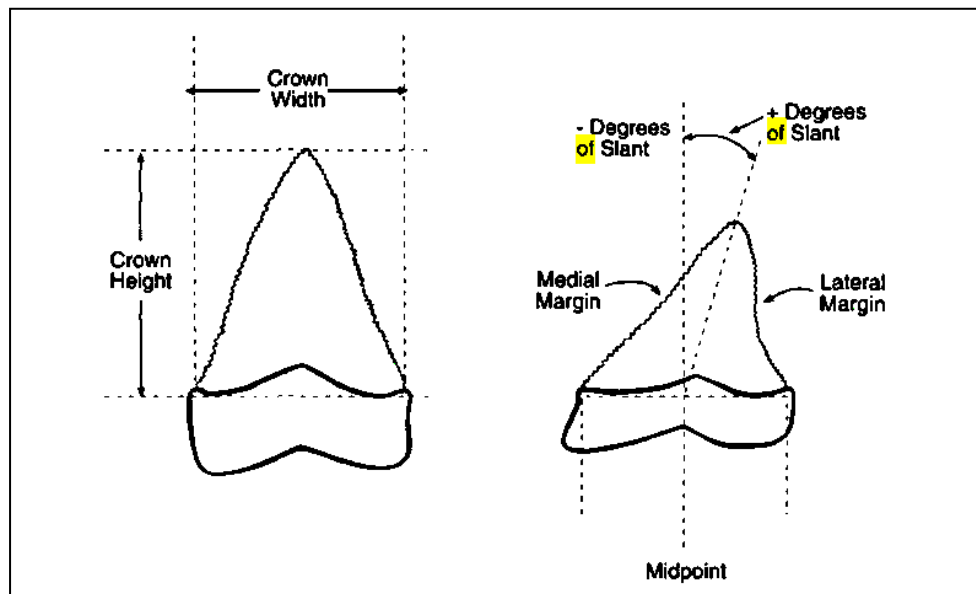


Figura. 14. Descrizione del dente di squalo bianco

Gli squali presentano diverse serie parallele di denti di ricambio il cui numero varia da specie a specie. Nello squalo bianco vi sono cinque fila di denti che possono arrivare fino a sette in ogni mascella e, a rotazione, i denti vengono sostituiti con un sistema a scorrimento detto a *tapis-roulant*. Ogni dente della mascella superiore e inferiore è sostituito ogni 106,24/113,59 giorni negli esemplari giovani, mentre negli adulti la sostituzione rallenta, per cui ogni dente subisce un ricambio ogni 225,90/242,18 giorni (Bruner, 1998). Il riposizionamento dentario impiega circa 15 giorni nella fase giovanile e un numero maggiore di giorni nell'adulto. La lunghezza dei denti più grandi di uno squalo bianco adulto è stimata intorno ai 5 cm (Hubbell, 1996) (fig. 15).

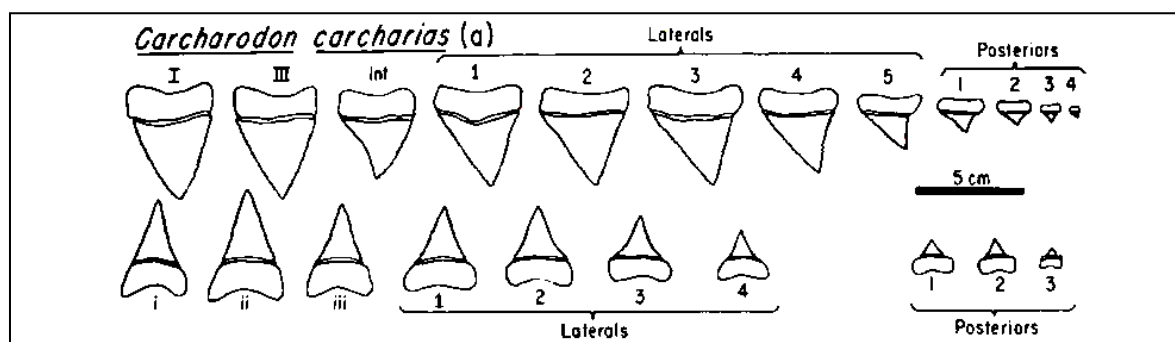


Figura. 15. Descrizione e lunghezza dei denti dello squalo bianco

L'ontogenesi dentaria dello squalo bianco ha un ruolo ecologico importante poiché, la differente dentatura tra giovani e adulti, implica un cambiamento nella dieta degli individui, comportando quindi la possibilità di sfruttare risorse trofiche differenti evitando la competizione (Notarbartolo Di Sciara & Bianchi, 1998; Deacon *et al.*, 1998) (fig. 16).



Figura.16. Esempio di rigenerazione dentaria tipica di *C. carcharias* (Foto di Sergio Riccardo)

In un individuo giovane i denti hanno una seghettatura che può essere meno accentuata o parzialmente assente e presentano due piccole cuspidi accessorie ai lati di quella principale e sono molti simili ai denti di Squalo mako (*Isurus*). Nel momento in cui l'animale raggiunge la maturità sessuale, la corona diventa più larga e sottile, mentre le cuspidi laterali scompaiono (eterodonzia temporale) (Uchida *et al.*, 1996). Il cambio morfologico dei denti inizia tuttavia prima della maturità sessuale già intorno ai 2-3m di lunghezza sia nei maschi che nelle femmine (Cliff *et al.*, 1989; Bruce, 1992; Compagno, 2001; Malcolm *et al.*, 2001; Bruce, 2006; Estrada *et al.*, 2006; Hussey *et al.*, 2012).

Come nella maggior parte delle specie, anche nello squalo bianco vi è una differenza della morfologia tra i denti della mascella e quelli della mandibola, anche se non è molto marcata: i denti inferiori sono

leggermente più piccoli e più stretti dei superiori (eterodonzia temporale). Questa differenza riflette il diverso ruolo del morso: i denti inferiori hanno la funzione di fare presa sulla preda e trattenerla, mentre quelli superiori di tagliare la carne (Ellis&McCosker, 1991). Questo consente la predazione di grosse prede come otarie e leoni marini o di staccare pezzi di carne dalle carcasse di balene (Martin, 2003). Lo squalo bianco, infatti, rimuove grossi tranci dalla preda mordendola e contemporaneamente scuotendo la testa lateralmente: in questo modo, attraverso un singolo morso la cui potenza è stata stimata essere pari a 1,8 tonnellate/cm² (Wroe *et al.*, 2008), possono asportare alcune decine di chilogrammi di carne.

1.2.3. CUTE

Come negli altri squali, anche nello squalo bianco la pelle è rivestita da minute strutture dette denticoli dermici o scaglie placoidi, che rappresentano un carattere diagnostico per il riconoscimento delle specie (fig. 17). Le dimensioni dei denticoli dermici sono microscopiche, pari a 0,25 mm.

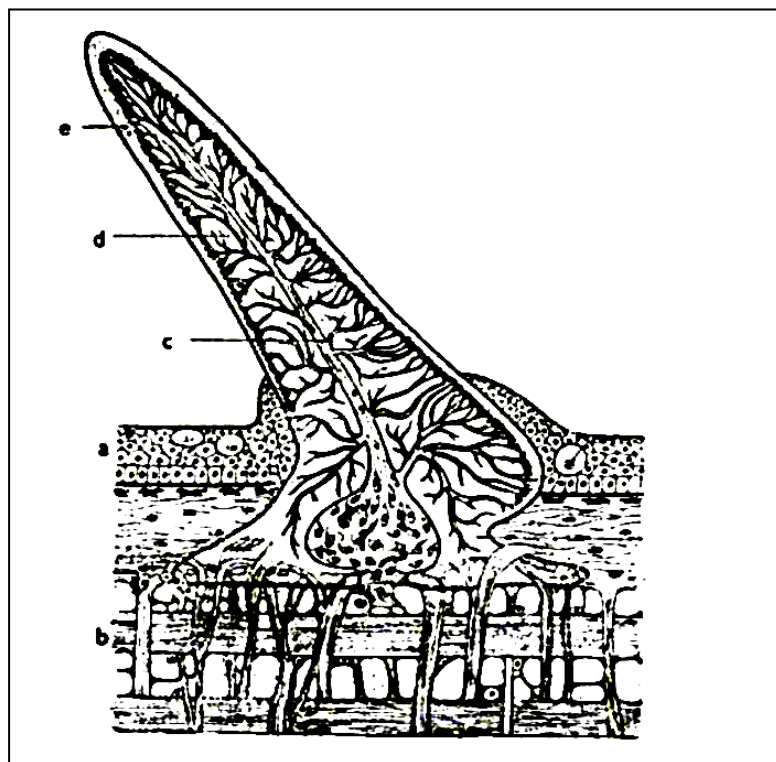


Figura. 17. Schema scaglia placode: a-epidermide; b-derma; c-papilla dermica; d-dentina; e-vitrodentina (Hamlett, 1999)

Ogni scaglia è composta, dall'interno verso l'esterno, da polpa, dentina e vitrodentina analoga allo smalto, con una piastra basale ossea o radice che è inserita nel derma e una cuspid e che si sviluppa esternamente (Kardong,2002). Tali denticoli sono densamente distribuiti ed embricati, sovrapponendosi gli uni agli altri lungo i margini anteriori e laterali. Presentano una forma appiattita con tre carene longitudinali che formano tre punte in corrispondenza del margine posteriore (Bigelow & Schroeder, 1948) (fig. 18). Grazie alla forma carenata dei dentelli e alla loro posizione parallela al moto, durante il nuoto vengono ridotte le forze di attrito. I denticoli svolgono anche funzione di protezione e rivestimento, rendendo la cute notevolmente abrasiva se si sfrega lo squalo dalla parte posteriore a quella anteriore.

Man mano che l'animale cresce, i denticoli non crescono in dimensioni ma aumentano di numero (Kardong, 2012).

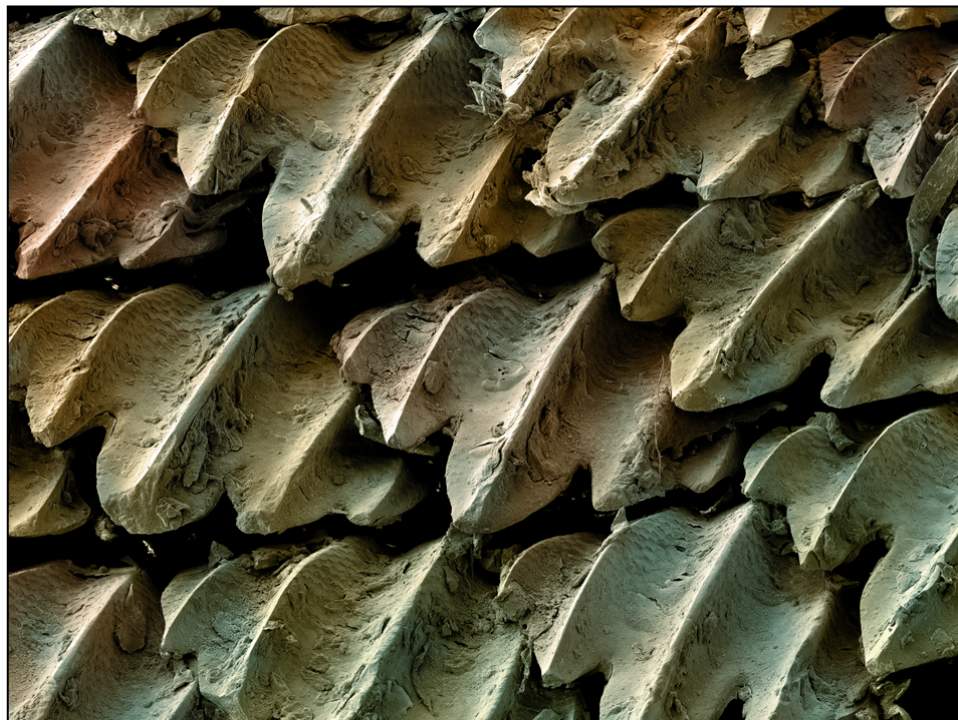


Figura. 18. Denticoli dermici o scaglie placoidi (Foto di Ted Kinsman)

Al livello del derma sono presenti i cromatofori, ovvero cellule ricche di pigmento che conferiscono allo squalo bianco la colorazione caratteristica della specie (Kardong, 2002).

1.2.4. GALLEGGIAMENTO E NUOTO

Come tutti gli squali, anche lo squalo bianco è sprovvisto di vescica natatoria, tipica invece dei pesci ossei. La galleggiabilità degli squali avviene per mezzo di uno scheletro cartilagineo molto leggero e di un fegato oleoso di grandi dimensioni (il cui composto principale è lo squalene) che garantisce a questi pesci un assetto quasi neutro e non risente di variazioni pressorie dipendenti dalla profondità, al contrario della vescica natatoria (Stevens, 1987).

Nello squalo bianco il fegato ha dimensioni che raggiungono anche il 25-28% del peso corporeo totale dell'animale e lo squalene è 5-6 volte meno denso dell'acqua di mare, per cui tende a ridurre la gravità specifica dello squalo controbilanciando le parti aventi densità più elevata, come muscolatura e scheletro (Kardong, 2012).

La differenza di densità delle varie specie di squali varia in base al tipo di habitat: le specie pelagiche, ad esempio, risultano essere meno dense rispetto a quelle bentoniche (Stevens, 1987).

Tuttavia, gli squali, per poter galleggiare, devono nuotare costantemente, altrimenti affonderebbero (Hickman *et al.*, 2007).

Nel caso dello squalo bianco, la forma del corpo altamente idrodinamica gli garantisce un nuoto efficiente in cui la direzione è impartita dalle pinne pettorali, mentre la propulsione dalla pinna caudale. Infine, anche la prima pinna dorsale coadiuva il lavoro delle pettorali, facilitando i repentini cambi di direzione.

1.3. BREVE DESCRIZIONE DELLA FISIOLOGIA DEGLI ORGANI INTERNI

1.3.1. APPARATO MUSCOLARE

Come molti vertebrati superiori, lo squalo bianco è dotato di muscolatura striata, cardiaca e liscia (Gemballa *et al.*, 2006). La muscolatura assiale (ipo- ed epi-assiale) dei pesci, a differenza di quella delle appendici, è responsabile della forza propulsiva di locomozione ed occupa il volume maggiore della muscolatura del corpo.

Tale muscolatura si sviluppa a livello embrionale dalla differenziazione di masse asimmetriche del mesoderma embrionale dette somiti in miotomi, che non sono altro che gruppi di tessuti che costituiranno i muscoli. Tali miotomi si sviluppano lungo tutto il corpo costituendo una muscolatura associata alla notocorda, alle costole e alla parte laterale del corpo (Martin, 2003). In particolare, il

setto orizzontale divide i miotomi nella regione dorsale e ventrale, destinate a diventare rispettivamente la muscolatura epi-assiale e ipo-assiale.

L'estremità ventrale di miotomi adiacenti cresce verticalmente fino alla radice delle pinne, per poi differenziarsi nella muscolatura delle appendici.

I miotomi che costituiscono i muscoli hanno una struttura a blocchi a forma di W (Poli, 2006).

Il movimento ondulatorio laterale del corpo è reso possibile grazie all'impulso nervoso che si diffonde all'interno del muscolo assiale. Nel caso dello squalo bianco, la propulsione è data dalla pinna caudale, la quale rappresenta la struttura "lacriminiforme" rigida, tipica degli squali più veloci (Compagno *et al.*, 2005).

In particolare, si riconoscono due tipologie di tessuto muscolare: rosso e bianco, separati da uno strato di tessuto connettivo (Gemballa *et al.*, 2006).

La muscolatura rossa è localizzata in profondità nel tronco, vicino alla colonna vertebrale ed è connessa al sistema circolatorio grazie ad un complesso di vene ed arterie (detto *rete mirabilis* o rete mirabile) in cui il sangue decorre in controcorrente (fig. 19): il calore passa dai muscoli alla rete mirabile e da qui torna verso il cuore e viene messo di nuovo in circolazione. Tale fenomeno di endotermia regionale permette allo squalo bianco di nuotare in acque che per altri squali risulterebbero troppo fredde (Martin, 2003). È una caratteristica peculiare dei lamini e di alcune specie di tonno che permette loro di aumentare la temperatura viscerale al di sopra della temperatura dell'acqua (anche di 15 gradi).

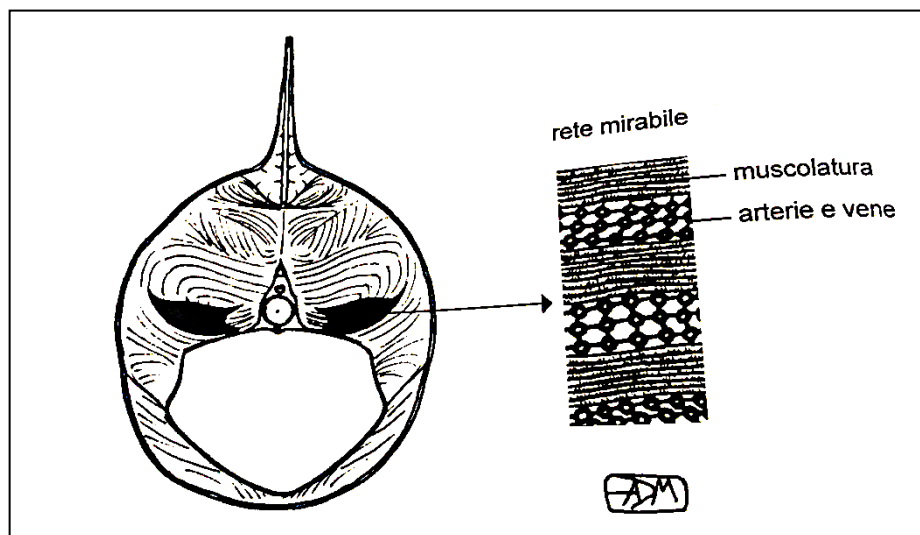


Figura. 19. Sezione trasversale del tronco di uno squalo bianco.
Struttura della rete mirabile a destra (Disegno di Alessandro De Maddalena)

Le fibre 'slow' della muscolatura rossa sono relative ai movimenti volontari e sono connesse allo scheletro: di queste fanno parte anche le fibre cardiache. Tali fibre sono molto vascolarizzate, contengono lipidi e mioglobina e ricavano energia dall'ossidazione aerobica dei grassi. Inoltre, viste le loro caratteristiche anatomiche e fisiologiche, sono in grado di sostenere prolungati e costanti sforzi che sono tipici dei grandi migratori, come appunto lo squalo bianco (Kardong, 2012).

La muscolatura bianca, invece, è attiva nel nuoto veloce e nei movimenti involontari o viscerali; essa occupa circa il 50% della massa corporea (Syme, 2011) e le fibre 'fast' del muscolo bianco sono lisce, povere di mioglobina e il loro funzionamento si basa sulla rottura anaerobica del glicogeno. È proprio questo il motivo per cui il muscolo bianco non può sostenere a lungo velocità elevate e si affatica rapidamente (Stevens, 1987).

Altre tipologie di muscolatura presenti nello squalo bianco e di notevole importanza sono: la muscolatura mascellare e i muscoli dell'apparato oculare.

I muscoli mascellari derivano da due sorgenti distinte a livello embrionale: il primo gruppo riguarda la muscolatura ipobranchiale, la quale deriva dai miotomi del tronco e le sue estremità crescono verticalmente attraversando la gola lungo la parete ventrale degli archi branchiali; il secondo gruppo di muscoli mascellari e faringei, detta muscolatura branchiomerica, deriva dai somitomeri posti nel capo ed è controllata dai nervi cranici.

A livello della parete faringea sono presenti gli archi branchiali e i loro muscoli, i quali permettono l'instaurarsi, con il movimento, di un flusso d'acqua continuo verso le branchie. Tra questi, il muscolo più importante è l'adduttore della mandibola che permette alle mascelle di serrarsi con forza (Randall, 1986).

I muscoli dell'apparato oculare, invece, posti all'interno del bulbo oculare, sono muscoli intrinseci di dimensioni ridotte importanti per il moto o la deformazione del cristallino sulla retina; nella superficie esterna del bulbo oculare sono inseriti i 6 muscoli estrinseci che si originano dalla parete dell'orbita e il loro attacco permette la rotazione dell'occhio all'interno dell'orbita e, nel caso dello squalo bianco, consentono una rotazione all'indietro di 180 gradi nell'istante di attacco della preda (Martin, 2003).

1.3.2. SISTEMA RESPIRATORIO

L'organo respiratorio degli squali è rappresentato dalle branchie. Il sistema respiratorio degli squali è costituito da cinque a sette paia di fessure branchiali per lato. Lo squalo bianco, così come la maggior parte degli squali, ne presenta cinque paia, di cui l'ultima è leggermente obliqua rispetto alle altre (Kardong, 2002) (fig. 20).



Figura. 20. Lo squalo bianco presenta cinque paia di fessure branchiali
(Foto di Sergio Riccardo)

Ogni fessura branchiale è costituita da un setto cartilagineo interbranchiale, due fila di filamenti branchiali che sono posti trasversalmente (emi-branchie) ed infine una spina a protezione. Tale formazione prende il nome di olobranchia (Kardong, 2002) e l'intera superficie permette lo scambio di gas (ossigeno e anidride carbonica) fra l'ambiente interno ed esterno. In particolare, l'ossigeno viene estratto dall'acqua e l'anidride carbonica viene rilasciata tramite le lamelle branchiali che non sono altro che membrane vascolarizzate (fig. 21). Tramite il movimento natatorio ed il gradiente di pressione che si crea tra la cavità para-branchiale e orofaringea l'acqua, entrando dalla bocca, si dirige verso le camere branchiali (Kardong, 2012). Così come in molti altri squali, lo squalo bianco presenta due piccole aperture rudimentali che derivano dalla modificazione della prima coppia di fessure branchiali e sono definite spiracoli.

Tali spiracoli sono situati posteriormente agli occhi e vengono utilizzati come via alternativa di ingresso dell'acqua rispetto alla bocca; nelle specie bentoniche gli spiracoli sono particolarmente sviluppati ed evidenti in quanto, considerata la vicinanza delle branchie e della bocca al sedimento, coadiuvano l'ingresso dell'acqua mentre nello squalo bianco, essendo una specie pelagica, sono particolarmente minuti.

L'ossigeno disciolto nell'acqua si diffonde nei capillari presenti nei filamenti branchiali, andando ad ossigenare il sangue. La diffusione avviene solo quando la concentrazione dell'ossigeno è maggiore

nell'acqua che nel sangue, poiché il sangue arriva alle branchie impoverito dopo aver attraversato tutto il corpo dell'animale, distribuendo l'ossigeno laddove richiesto. Man mano che l'ossigeno si diffonde dall'acqua al sangue circolando nei capillari, la concentrazione dell'ossigeno nell'acqua diminuisce e aumenta nel sangue andando così a ridurre l'efficienza degli scambi gassosi.

Proprio per questo motivo i pesci hanno sviluppato un adattamento chiamato "flusso in controcorrente", grazie al quale il sangue venoso nelle branchie scorre in direzione opposta a quella dell'acqua che passa su di esse, consentendo agli squali di respirare anche in acque torbide (Hamlett, 1999). Una volta che l'ossigeno viene ceduto alle branchie, l'acqua incontra il sangue impoverito dell'ossigeno.

Nel momento in cui il sangue passando attraverso le branchie ha assorbito ossigeno, incontra l'acqua appena entrata nella camera branchiale che è ricca di ossigeno rispetto al sangue. Il sangue proveniente dal corpo e fluente nelle branchie ha una concentrazione di anidride carbonica dovuta alla respirazione e la rilascia allo stesso modo. Una volta che l'ossigeno entra nel sangue viene veicolato nel corpo attraverso l'emoglobina contenuta negli eritrociti, permettendo così di rilasciare ossigeno ai tessuti che ne necessitano.

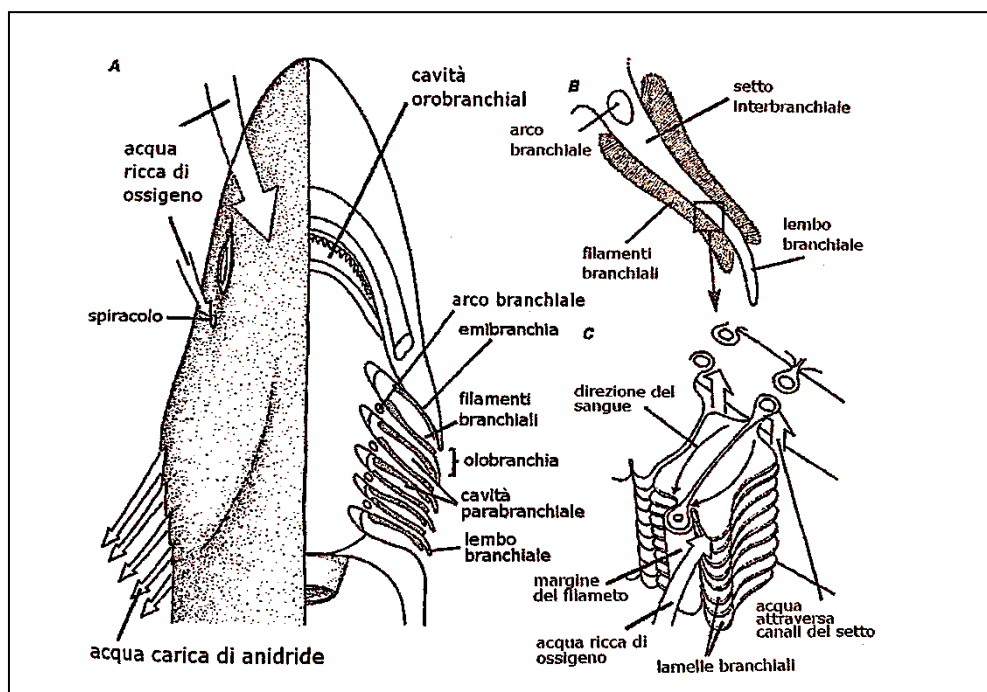


Figura. 21. Sistema respiratorio di uno squalo (Kardong,2012)

Infine, l'anidride carbonica disciolta nel sangue viene trasportata alle branchie, dove viene rilasciata nell'acqua: questo permette di prevenire l'eccessiva acidificazione del sangue (Martin,2003).

Molte specie di squali bentonici o demersali non devono necessariamente nuotare per spingere l'acqua verso le branchie ma possono farlo semplicemente aprendo e chiudendo la bocca, potendo così riposare sul fondale marino per lunghi periodi; tale comportamento non è mai stato osservato nello squalo bianco in quanto il suo fabbisogno di ossigeno non gli consente di restare fermo. Questo è stato confermato anche dal fatto che solo il 14,4% degli squali bianchi che sono stati catturati nelle reti protettive anti-squalo poste in Sudafrica è stato ritrovato vivo (Cliff *et al.*, 1996). Infine, sempre a causa delle sue esigenze respiratorie, lo squalo bianco non è adatto ad essere tenuto in cattività: difatti, non riuscirebbe a sopravvivere in acquario per un periodo superiore a pochi mesi. In merito a questo, sono stati fatti oltre quaranta tentativi per tenere degli squali bianchi in acquario negli USA, ma tutti sono falliti. I tentativi relativamente più riusciti sono stati quelli condotti presso l'acquario di Monterey Bay, in California, USA, che hanno permesso di registrare un periodo di sopravvivenza in cattività di circa 195 giorni. Tali tentativi hanno riguardato squali bianchi giovanissimi che, in seguito alla cattura, sono stati tenuti in cattività per alcune settimane in aree cinte da reti nell'oceano in modo da farli abituare al movimento in uno spazio confinato.

Da qui sono stati poi portati all'acquario e immessi in una grande vasca seminaturale.

1.3.3. APPARATO CARDIOVASCOLARE E TERMOREGOLAZIONE

Così come tutti gli squali, lo squalo bianco ha un sistema circolatorio semplice (fig. 22).

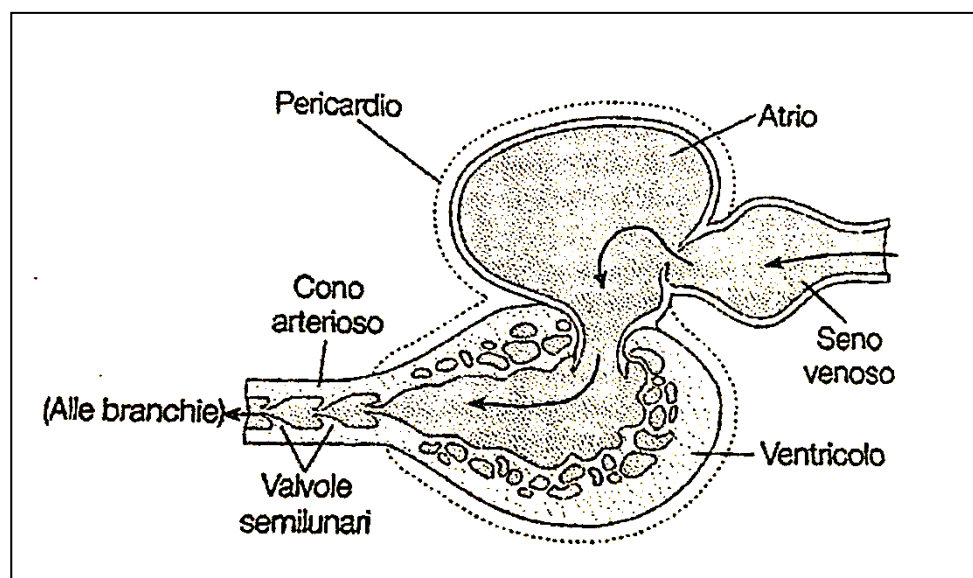


Figura. 22. Sistema cardio-circolatorio dello squalo bianco

Il cuore è un muscolo situato subito dietro alle branchie, rivestito di una membrana definita pericardio ed è costituito da due cavità: l'atrio e il ventricolo. L'apparato cardiovascolare è connesso a quello

respiratorio in quanto il sangue deossigenato proveniente dal corpo dell'animale entra, attraverso il seno venoso, nella prima camera, ossia l'atrio; da qui viene pompato nella seconda camera, il ventricolo. Qui, tramite il cono arterioso, viene spinto a livello delle branchie dove avviene lo scambio gassoso. Il sangue ossigenato a questo punto, tramite le arterie che si dividono in capillari, circola in tutto il corpo dell'animale permettendo all'ossigeno e alle sostanze nutritive di raggiungere ogni cellula dell'organismo (Ellis&McCosker,1991). Successivamente il sangue depauperato di ossigeno viene raccolto da altri capillari che lo riportano fino al cuore (Castro, 1983; Randall,1986) (fig. 23).

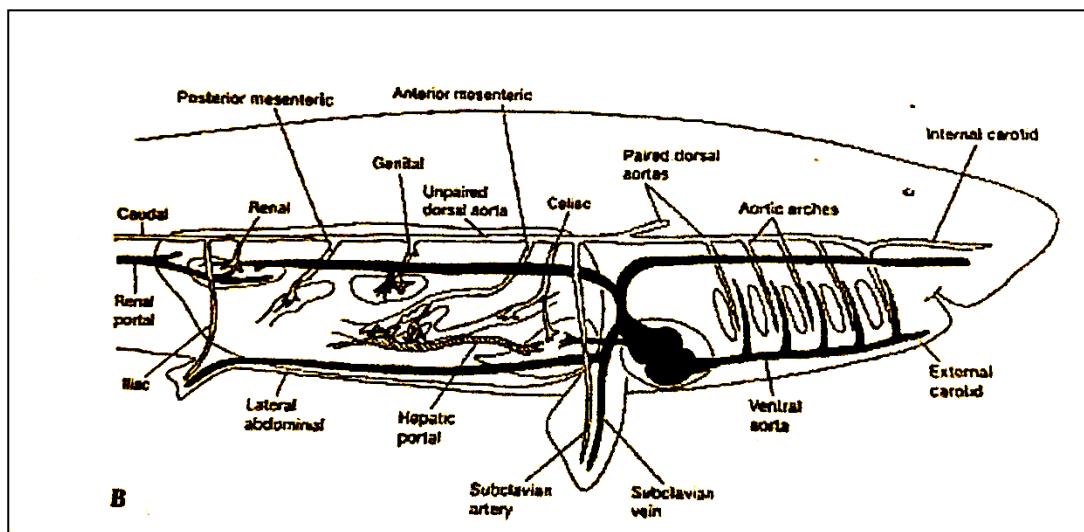


Figura. 23. Circolazione sanguigna degli squali (Tota,1999)

Il cuore gioca un ruolo importante nella termoregolazione: mentre la maggior parte degli squali ha una temperatura corporea uguale a quella dell'acqua circostante, alcune specie dell'ordine dei lamniformi e più nello specifico la famiglia dei laminidi, incluso dunque lo squalo bianco, presentano endotermia a livello della regione cefalica e viscerale. Tale fenomeno consiste, tramite specifici meccanismi di ritenzione del calore, nel mantenere la temperatura corporea più elevata (anche di 15 gradi) rispetto all'acqua circostante (Bruce, 2005; Kenneth,2002; Goldman *et al.*, 1996). Questo permette allo squalo bianco di ottimizzare la digestione, accelerare l'attività enzimatica di tripsina e chemiotripsina e quindi anche l'assorbimento delle sostanze nutritive. Inoltre, consente il miglioramento dell'attività neuronale al livello di membrane e la possibilità di avventurarsi in qualsiasi area in maniera indipendente dai termoclini.

L'endotermia è garantita sia dalla posizione della muscolatura rossa, sia dalla grandezza del cuore.

Considerando che il calore è una forma di energia e lo squalo bianco ha una maggiore quantità di energia a sua disposizione, questo gli consente di avere uno stile di vita attivo (Ermery, 1985).

1.3.4. APPARATO DIGERENTE

Similmente agli altri vertebrati, anche negli squali l'apparato digerente è costituito da cavo orale, faringe, esofago, stomaco, intestino, retto e cloaca (fig. 24). La principale funzione dell'apparato digerente è quella di catturare e trasformare il cibo per mezzo di azioni meccaniche e chimiche, così da renderlo assimilabile da parte dell'organismo (Kent, 2001). Il canale digerente può essere suddiviso in tre porzioni: anteriore o cefalica, che comprende la cavità orofaringea, l'esofago e lo stomaco; centrale o intestinale ed infine posteriore o caudale, che comprende il tratto rettale (Kardong, 2012).

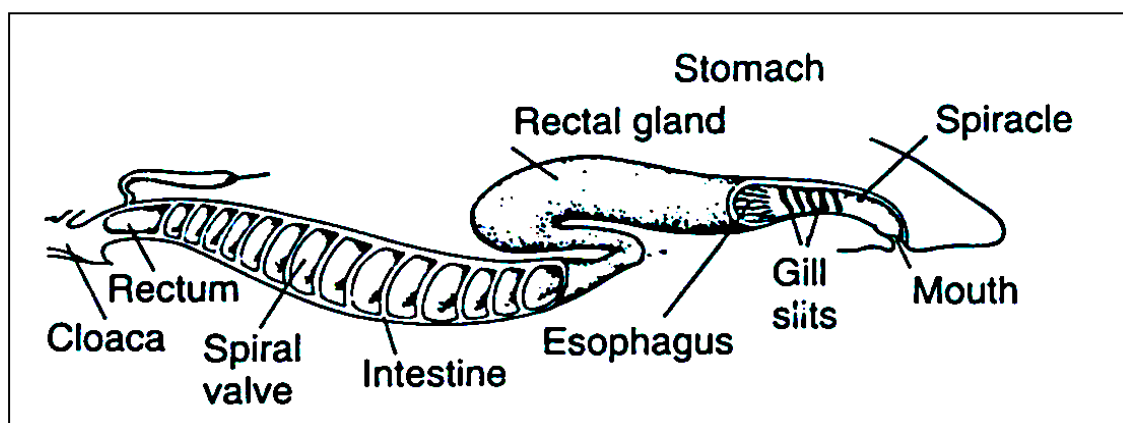


Figura. 24. Tratto digerente dello squalo (modificato da Kardong, 2012)

Il tratto cefalico è implicato nella cattura e ingestione del cibo che viene resa possibile grazie alla presenza dei denti. Dal momento che il cavo orale porta alla faringe e quindi alle branchie, nutrizione e respirazione sono strettamente collegate. In un primo momento, l'ingestione del cibo avviene grazie al movimento degli archi faringei che creano un flusso d'acqua e, successivamente, entra in gioco l'esofago. L'esofago è tappezzato da appendici digitiformi noti come papille: esso conduce allo stomaco il quale è a forma di J e presenta una porzione cardinale e una porzione pilorica.

Gli squali, tra l'altro, sono in grado di estroflettere lo stomaco per rigettare all'esterno oggetti ingeriti accidentalmente. Al livello dello stomaco, il cibo viene processato grazie alla presenza delle ghiandole gastriche che producono enzimi digestivi, tra cui la pepsina e l'acido cloridrico, i quali servono sia a mantenere un pH ideale, sia a digerire materiali più resistenti, sia a creare una barriera contro batteri e parassiti (Bone & Moore, 2008). Lo stomaco, nel caso dello squalo bianco, è caratterizzato da un'immunità ai cambiamenti termici esterni, grazie al fatto che è circondato dalla rete mirabile (Goldman *et al.*, 1996; Goldman, 1997). Una volta che il cibo viene ridotto dalle secrezioni acide passa, attraverso la valvola del piloro, nell'intestino. L'intestino degli squali, corto e rettilineo, è caratterizzato dalla presenza di una "valvola a spirale" (fig. 25) che, avendo una forma a "cavatappi", permette di incrementare il tempo di transito del cibo e di conseguenza l'assorbimento dei nutrienti (Kent, 2001; Kardong, 2002). Nel caso dello squalo bianco, la valvola a spirale è di tipo anulare e risulta costituita da 47 a 55 lamelle strettamente ravvicinate (Compagno, 2001).

Questo adattamento lascia inoltre spazio necessario ad un fegato e ad uno stomaco di notevoli dimensioni. Al livello dell'intestino, vengono riversati i secreti di tre ghiandole fondamentali per la digestione: fegato, cistifellea e pancreas. Tra queste, il fegato è un organo fondamentale negli squali: basti pensare infatti che esso va a costituire circa un quarto della massa corporea dello squalo bianco, raggiungendo un peso che oscilla tra il 6,5% e il 23% del loro peso corporeo (Bone & Roberts, 1969) ed è coinvolto nel metabolismo lipidico, nella detossificazione del sangue e nel controllo della galleggiabilità in acqua. Il pancreas, inoltre, è un importante ghiandola digestiva che si rivela fondamentale non solo per la produzione di secrezioni pancreatiche, ma anche per la produzione di ormoni quali insulina e glucagone, che sono fondamentali per il controllo del valore glicemico del sangue (Kardong, 2012). La parte terminale dell'intestino prosegue col retto che sfocia nella cloaca: il retto è caratterizzato dalla presenza della ghiandola rettale che ha la funzione di eliminare i sali in eccesso nel sangue assunti durante la nutrizione (Kardong, 2012). La cloaca, infine, si apre all'esterno tramite una fessura posta tra le pinne pelviche (Castro, 1983; Randall, 1986).

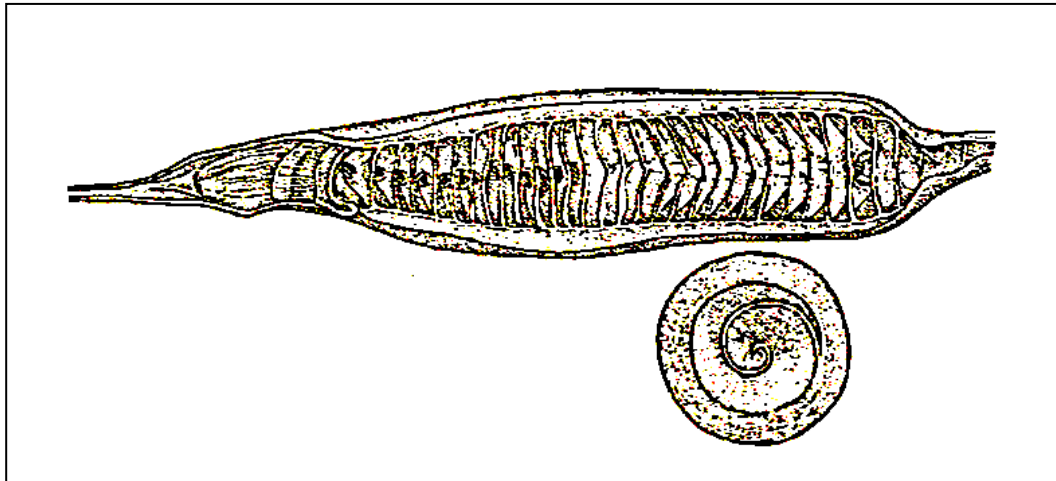


Figura. 25. Valvola a spirale nell'intestino di uno squalo (da Compagno *et al.*, 2005)

1.3.5. APPARATO UROGENITALE E OSMOREGOLAZIONE

I sistemi escretore e genitale costituiscono l'apparato urogenitale (fig. 26). L'apparato escretore è finalizzato all'eliminazione delle tossine e delle scorie di azoto prodotte dal metabolismo degli amminoacidi e alla regolarizzazione del bilancio idrosalino (Martin, 2003) (fig. 27).

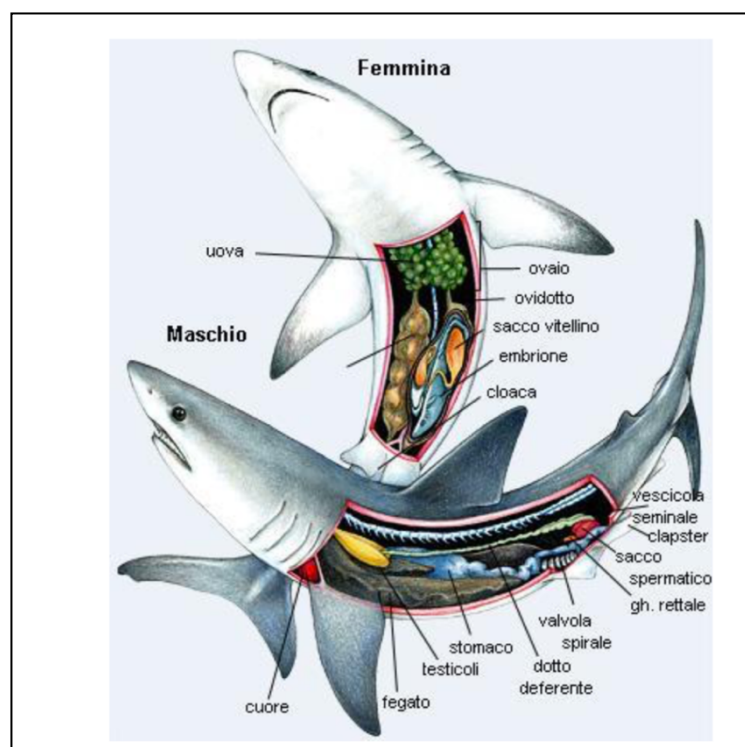


Figura. 26. Sistema urogenitale dello squalo bianco

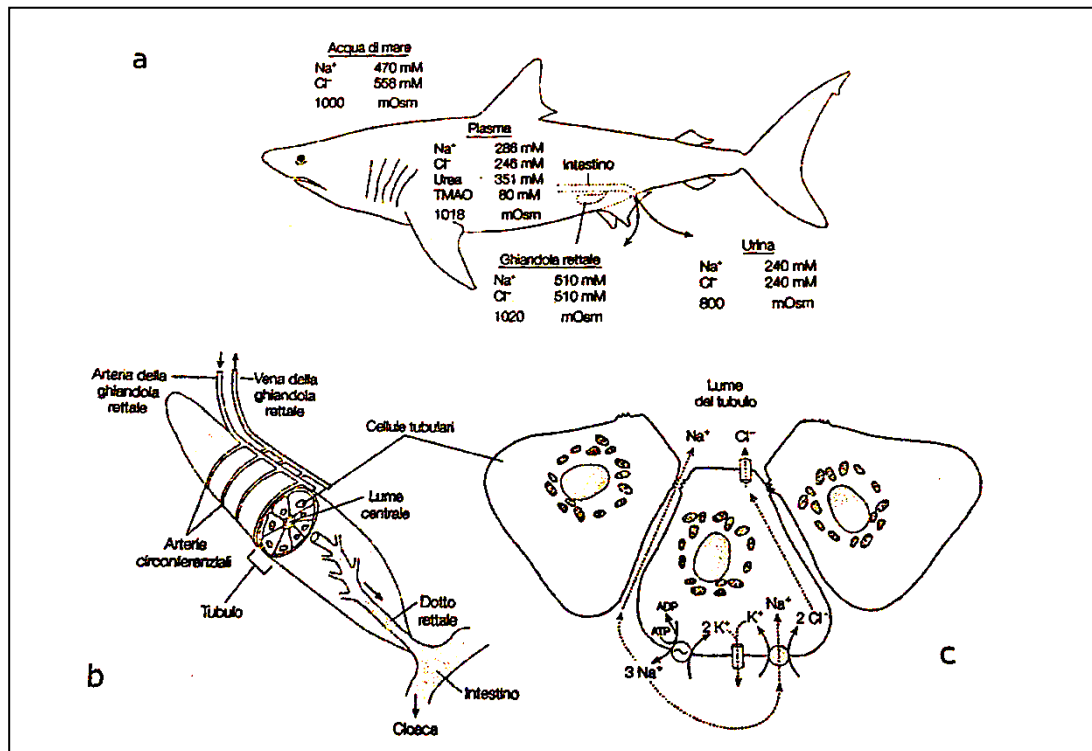


Figura. 27. a) bilancio idrico-salino degli elasmobranchi b) ghiandola rettale c) cellule della ghiandola rettale

I reni mesonefrici degli squali sono organi lunghi e sottili, di colore rosso scuro e sono posti dorsalmente al celoma, ai lati dell'aorta dorsale.

A partire dai due reni mesonefrici si originano gli ureteri che rappresentano i cosiddetti dotti mesonefrici di Wolff: questi ultimi, nel caso dei maschi, confluiscono in una papilla caudale urogenitale che si apre nella cloaca (Lacy & Reale, 1999), mentre nelle femmine restano indipendenti. L'unità funzionale dei reni è rappresentata dai nefroni i quali, dal punto di vista anatomico, sono costituiti da glomeruli molto grandi e tubuli che consentono di riassorbire la maggior parte degli osmoliti dall'ultrafiltrato, consentendo così l'eliminazione di un'urina molto concentrata, ovvero con una bassa quantità di urea (dal 2 al 2,5%). Nonostante la continua acquisizione di sodio mediante la dieta, la concentrazione ematica è la metà di quella marina, grazie alla presenza della ghiandola rettale che elimina il cloruro di sodio in eccesso (Poli, 2006).

Gli squali sono organismi osmoconformi o isosmotici (o leggermente iperosmotici), poiché la concentrazione osmotica corporea è molto simile a quella ambientale, se non leggermente superiore (Kardong, 2012). Questo è reso possibile grazie alla ritenzione di alte concentrazioni, nei loro fluidi corporei, di osmoliti organici di urea e ossido di trimetilammina (TMAO), un'ammina che, insieme

alla betaina e sarcosina, evita che le proteine si destabilizzino, formando un guscio di protezione (Evans *et al.*, 2004).

Si evince così che gli squali, avendo fluidi corporei ipertonici rispetto all'acqua di mare, non hanno bisogno di berla a differenza dei teleostei, in quanto l'acqua per osmosi si diffonde all'interno del corpo (Martin, 2003; Bone & Moore, 2008).

Gli squali presentano un dimorfismo sessuale (riconoscibile grazie alla presenza o assenza degli pterigopodi tra le pinne pelviche) (fig. 28), una fecondazione interna e tre strategie riproduttive: oviparità, ovoviviparità (o viviparità aplacentata) e viviparità placentata (Kardong, 2012).

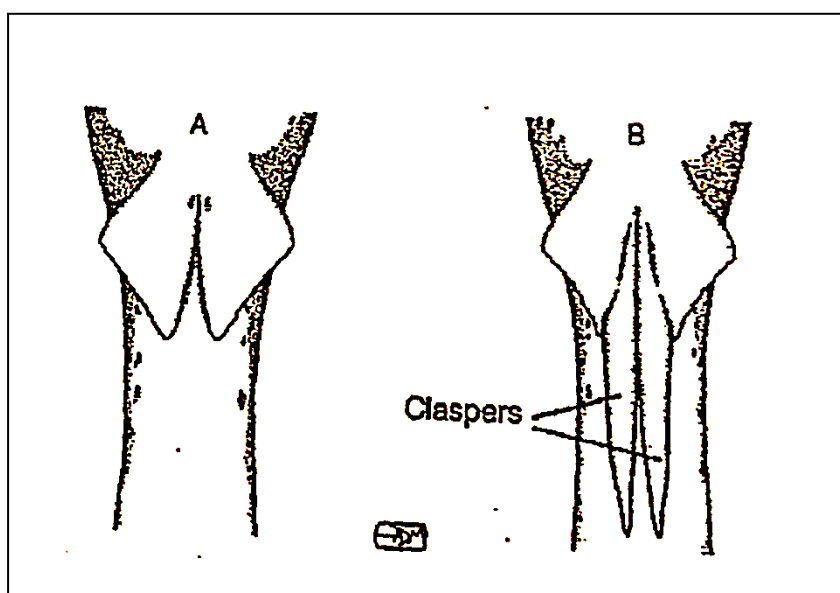


Figura. 28. Dimorfismo sessuale degli squali al livello delle pinne pelviche (disegno di A. De Maddalena)

L'oviparità negli elasmobranchi è considerata una condizione primitiva che contraddistingue il 43% del totale di tutte le specie, mentre il restante 57% risulta essere vivipara aplacentata e vivipara placentata (Carrier *et al.*, 2004).

Nelle specie vivipare aplacentate, la femmina trattiene le uova all'interno dell'utero per fornire loro protezione e gli embrioni traggono nutrimento solo dal vitello dell'uovo; le uova si sviluppano all'interno della femmina fino a quando questa partorisce i giovani esemplari.

In alcuni squali ovovivipari gli embrioni, una volta che il sacco vitellino è stato consumato, si nutrono delle altre uova non ancora fecondate; tale meccanismo prende il nome di oofagia ed è tipica dello squalo bianco ma non solo.

In tal caso gli embrioni nascenti risulteranno essere pochi ma di dimensioni notevoli.

Esistono anche casi di “cannibalismo intrauterino” (adelfofagia), tipico dello squalo toro (*Carcharias taurus*).

In questo caso gli embrioni si nutrono, oltre che delle uova non ancora fecondate, anche degli altri individui (fratelli e sorelle) in via di sviluppo; proprio per questo motivo lo squalo toro partorisce soltanto due giovani individui per volta che vivono nei due uteri della madre.

Nelle specie ovipare, invece, la capsula ovigera costituita da una teca di natura coriacea molto resistente chiamata “borsellino delle sirene” e ha una forma caratteristica a seconda del gruppo. Questa teca viene deposta sul fondale, oppure fatta aderire a rocce o a gorgonie grazie alla presenza di lunghi filamentsottili definiti cirri (è il caso, ad esempio, di molti sciliorinidi come il gattuccio *Scyliorhinus canicula* e il gattopardo *S. stellaris*).

È probabile la capsula ovigera non funga solo da protezione per l’embrione (da eventuali predatori), ma che svolga anche altre funzioni: regolazione dello scambio di soluti, attività antimicrobica e abbia proprietà di anti-fouling (Hamlett & Koob, 1999). Una volta deposte, le uova non ricevono più cure parentali e l’embrione, fino alla nascita, si nutrirà solamente del tuorlo contenuto nel sacco vitellino, il quale è attaccato mediante peduncolo vitellino al suo addome (Notarbartolo di Sciara & Bianchi, 1998).

Infine, una ristretta parte di specie (il 10% del totale delle specie conosciute tra cui gli sfirnidi, quasi tutti i carcarinidi, gli emigaleidi e buona parte dei trakidi) risulta essere vivipara placentata: in queste specie è presente una placenta analoga ma non omologa a quella dei mammiferi che permette alla madre di trasferire i nutrienti direttamente agli embrioni e di rimuovere i prodotti di scarto del loro metabolismo attraverso la propria circolazione sanguigna (Hamlett & Koob, 1999; Hickman *et al.*, 2007). Al momento della nascita, i piccoli sono già del tutto sviluppati.

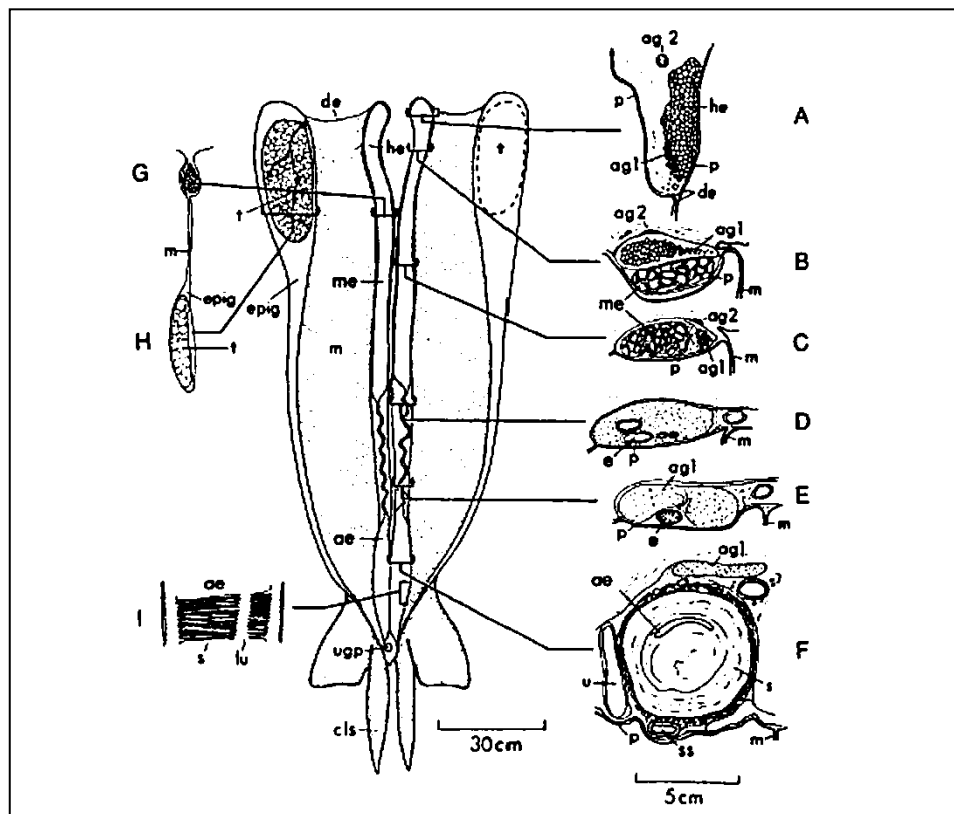


Figura. 29. Apparato riproduttore maschile, visione ventrale; ae: ampolla dell'epididimo, ag1 ghiandola accessoria 1; ag2 ghiandola accessoria 2; cls: clasper o pterigopodio; de: dotto efferente; e: epididimo; epig: organo epigonale; he: testa dell'epididimo; lu: lume; m: mesentere; me: corpo dell'epididimo; p: peritoneo; s: setto; ss: sacca spermatica; t: testicoli; u: uretere; ugp: papilla urogenitale (Harold & Pratt, 1999).

Il sistema riproduttivo maschile (fig. 29) è costituito da due testicoli di forma cilindrica disposti dorsalmente al fegato, dai dotti genitali, da una sacca sifone, una papilla urogenitale e da organi esterni tubiformi (gli pterigopodi) che si originano dal margine mediale delle pinne pelviche e risultano coinvolti nella fecondazione interna.

In tutti gli squali lo sperma è racchiuso in pacchetti protettivi, definiti spermatofore che si accumulano nei dotti deferenti da cui pendono le vescicole seminali che danno vita alle sacche spermatiche (Castro, 1983; Pratt, 1996). Queste ultime si uniscono a formare il seno urogenitale che, racchiuso nella papilla urogenitale, sporge nella cloaca. Le spermatofore vengono spinte nella cloaca della femmina attraverso gli pterigopodi (Pratt, 1996). Nell'atto copulatorio, uno pterigopodio viene inserito nella cloaca, alla quale si ancora grazie alla presenza di uno sperone o altre strutture come uncini, margini seghettati, etc. che differiscono da specie a specie. Mediante una corrente d'acqua fornita dalla contrazione dei sacchi sifone a fondo cieco, il maschio trasferisce le spermatofore nella cloaca femminile (Pratt, 1996).

L'apparato riproduttore delle femmine, invece, è costituito da due grandi ovari, di cui quello destro è ben sviluppato mentre quello sinistro è vestigiale (Ellis & McCosker, 1991). Le ovaie sono situate nell'estremità anteriore della cavità corporea, dorsalmente al fegato. Esistono addirittura specie che presentano un unico ovario, ma nonostante questo, le ghiandole nidamentali, gli ovidotti posteriori e gli uteri sono due. L'ovario ha la funzione di rilasciare le uova nell'infundibolo, il quale, assieme alla ghiandola del guscio, forma l'istmo, il dotto di Müller e l'utero (Kardong & Kennet, 2002). La ghiandola nidamentale (o ghiandola del guscio) ha la funzione sia di secernere una membrana che riveste le uova nel momento in cui queste attraversano l'ovidotto, sia rappresenta il sito di immagazzinamento dello sperma e della fecondazione. Tuttavia, si pensa che i lamnidi non siano in grado di immagazzinare lo sperma come invece è stato osservato in altre specie di squali (Pratt, 1993, Micarelli, 2016)

Nello specifico, lo squalo bianco presenta una strategia riproduttiva di tipo vivipara aplacentata (Compagno, 1984; Uchida *et al.*, 1987; Bruce, 1992; Gilmore, 1993): la madre trattiene le uova nell'utero finché i piccoli non hanno completato lo sviluppo e, una volta che i piccoli escono dalle uova, si nutrono delle altre uova non fecondate: tale fenomeno è noto come oofagia ed avviene semplicemente perché la sostanza vitellina non è sufficiente per lo sviluppo degli embrioni (Carrier *et al.*, 2004). In seguito ad una gestazione di circa un anno, presumibilmente in tarda primavera-estate (Bruce, 2005), vengono partoriti da 2 a 10 individui che misurano 1-1,5 metri (Cliff *et al.*, 2000; Francis, 1996; Uchida *et al.*, 1996). Dopo che partorisce, la femmina ha bisogno di circa un anno o poco più per recuperare le forze ed essere messa nuovamente incinta: è proprio questo, assieme al lento raggiungimento della maturità sessuale, che rende gli squali particolarmente vulnerabili a dannose attività antropiche o modificazioni ambientali che ne derivano (Martin, 2003; Compagno, 2005). Durante la fecondazione si pensa che il maschio adotti una manovra di immobilizzazione della femmina tramite un morso al livello delle pinne anteriori.

1.3.6. SISTEMA ENDOCRINO

Lo squalo bianco presenta un sistema endocrino semplice costituito da un'uroipofisi, simile alla neuroipofisi, che si trova nella regione caudale del midollo spinale.

Si riscontrano inoltre anche altre strutture tra cui ipofisi, epifisi, e aggregati di cellule cromaffini ("midollare surrenale") disposti in maniera segmentale lungo la vena cardinale posteriore. I corpi interrenali corrispondono, invece, alla "corticale surrenale". Infine, troviamo un corpo tiroideo, un corpo ultimo-branchiale e il pancreas endocrino, mentre non sono presenti paratiroidi.

1.3.7. SISTEMA NERVOSO

Il sistema nervoso degli squali è fondamentale ai fini della predazione e, così come negli esseri umani, può essere diviso in due parti: il sistema nervoso centrale, che include l'encefalo e il midollo spinale e il sistema nervoso periferico, che include i nervi cranici e spinali. L'encefalo è contenuto nel condrocranio, mentre il midollo spinale è protetto dalla cartilagine dell'arco neurale di ogni vertebra (Randall, 1986). L'encefalo è costituito da un cervello, un tronco encefalico e un cervelletto. Il cervello (fig. 30) è suddiviso in cinque regioni che sono specializzate nella risposta ai diversi stimoli e, dalle dimensioni di queste ultime, si può stimare la capacità comportamentale dell'organismo (Lisney *et al.*, 2007). La porzione più anteriore del cervello è il telencefalo che, nei carcariniformi, costituisce più del 50% del peso totale del cervello (Nieuwenhuys *et al.*, 1998) ed è composto dagli emisferi cerebrali e dai bulbi olfattivi: la principale funzione di questa regione è l'elaborazione degli impulsi olfattivi (Helfman *et al.*, 2009). La porzione dorsale del cervello è il *pallium* che, ricevendo gli stimoli olfattivi, visivi e acustico-laterali, risulta fondamentale sia nel controllo fisiologico che a livello comportamentale (Kardong, 2012).

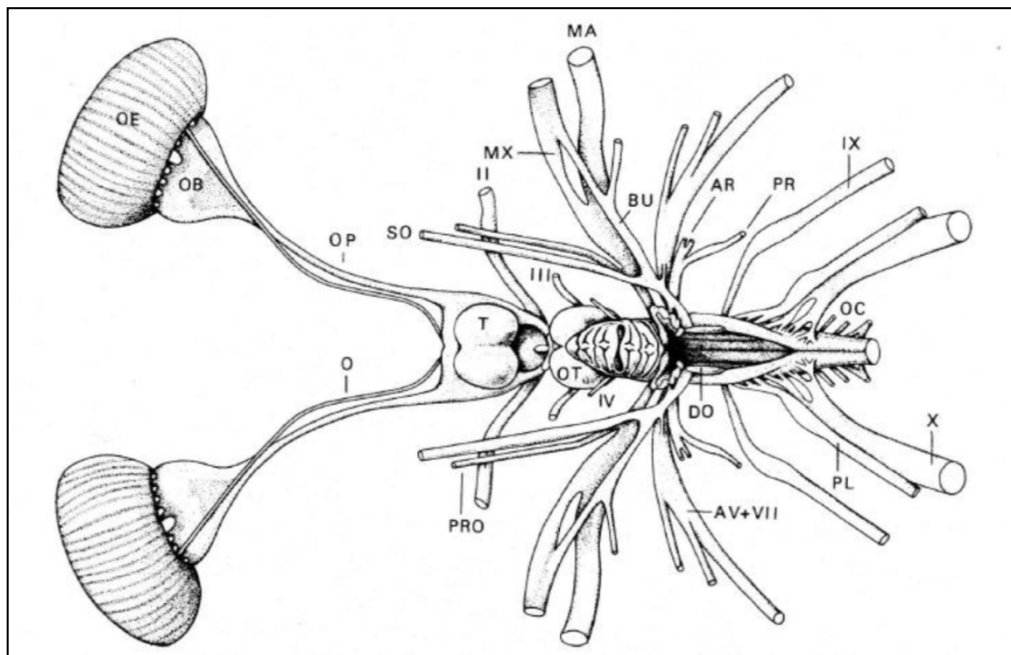


Figura. 30. Visione dorsale del cervello di uno squalo bianco adulto; AR: ramo anteriore dell'ottavo nervo; AV: nervo ante-ventrale della linea laterale; BU: ramo buccale del nervo antero-dorsale linea laterale; DO: nucleo dorsale ottavo laterale; MA: ramo mandibolare del nervo trigemino; MX: ramo maxillo del nervo trigemino; O: nervo terminale; OB: bulbo olfattivo; OC: nervo occipitale; OE: epitelio olfattivo; OP: peduncolo olfattivo; OT: tetto ottico; PL: nervo della linea laterale posteriore; PR: ramo posteriore dell'ottavo nervo; PRO: nervo profondo; SO: ramo oftalmico superficiale del nervo antero-dorsale della linea laterale; T: telencefalo; II: nervo ottico; III: nervo oculomotore; IV: nervo trocleare; VII: nervo facciale; IX: nervo glossofaringeo; X: nervo vago; Bar, 3cm (Demsky & Northcutt, 1996).

La porzione seguente del cervello è il diencefalo, composto dall'epitalamo, dalle pareti laterali e dall'ipotalamo. La prima unità comprende l'epifisi, la tela coroidea e i gangli delle abenule che interessano il senso dell'olfatto, mentre l'ipotalamo comprende il chiasma ottico e l'ipofisi. La frazione mediana del cervello è il mesencefalo che rappresenta la sede di tutti gli stimoli, specie quelli visivi e quelli per l'equilibrio natatorio (Kent, 2001; Kardong, 2012) e comprende un tetto ottico e due lobi ottici. Il cervelletto e il midollo allungato sono le ultime due unità anatomiche del cervello. Il cervelletto è coinvolto nella coordinazione muscolo-scheletrica e nell'analisi degli stimoli provenienti dall'esterno mentre il midollo allungato, oltre che permettere la comunicazione col midollo spinale, rappresenta la sede dei riflessi viscerali e propriocettori (Kardong, 2012). Il midollo spinale, oggetto di numerosi studi, decorre lungo tutta la colonna vertebrale: in seguito ad alcuni esperimenti in cui si è visto che gli squali sono in grado di nuotare per svariato tempo, si è giunti alla conclusione che il midollo spinale sia la sede del movimento natatorio, detto anche "nuoto spinale" (Bone & Moore, 2008). Correlati al cervello vi sono, inoltre, i nervi cranici che fanno parte del sistema nervoso periferico. La maggior parte dei nervi cranici, ovvero quelli che vanno dal V (trigemini) al X (vago), si originano dal midollo allungato. I rimanenti invece sono così disposti: il nervo I (olfattivo) decorre dalle radici al lobo olfattivo; il nervo II (ottico) decorre dalla retina ai lobi ottici e i nervi III (oculomotore), IV (trocleare) e parte del V hanno i nuclei nel pavimento del mesencefalo. Lo squalo bianco è caratterizzato da due particolarità: la prima riguarda i nervi cranici che, a causa di un ispessimento del tessuto connettivo, si presentano molto più larghi rispetto a quelli della maggior parte degli elasmobranchi; la seconda riguarda invece i nervi spinali che sono incentrati sugli stimoli viscerali, muscolari involontari e ghiandolari e vanno a costituire il sistema nervoso autonomo (Kardong, 2012).

1.4. FISIOLOGIA DEGLI ORGANI SENSORIALI

Lo squalo bianco percepisce gli stimoli esterni attraverso diversi organi sensoriali: la fotorecezione attraverso il sistema visivo; l'elettrorecezione attraverso le Ampolle di Lorenzini; la meccanorecezione attraverso il sistema della linea laterale, il sistema uditivo e tattile e, infine, la chemiorecezione attraverso il sistema gustativo ed olfattivo (Lipej *et al.*, 2004). Lo squalo bianco usa tutti questi sensi come guida per accedere alla preda (fig.31).

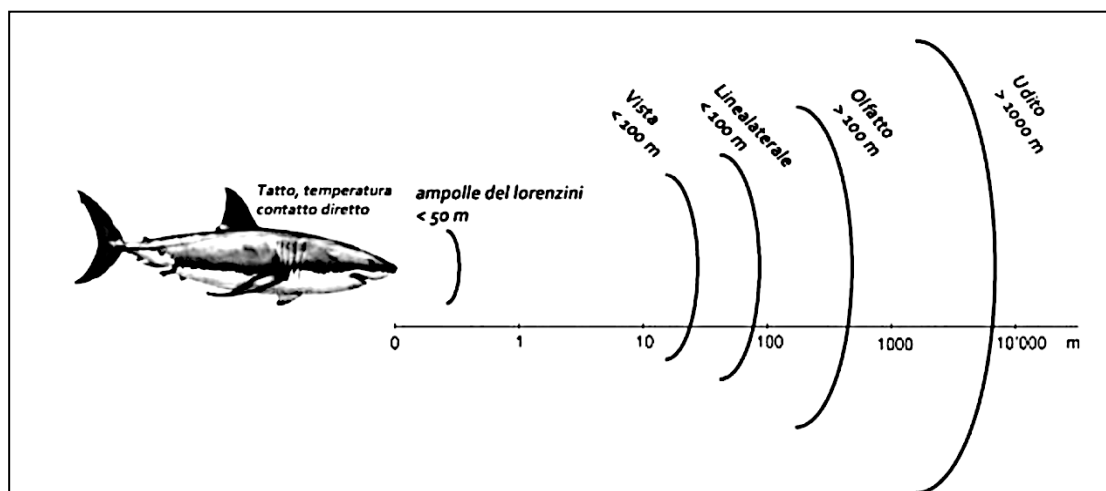


Figura. 31. Rappresentazione schematica dei sensi utilizzati dallo squalo in base alla distanza a cui si trova la preda

1.4.1. IL SISTEMA VISIVO

L'individuazione della preda dipende molto dalla vista. Gli occhi dello squalo bianco sono di medie dimensioni, di colore blu intenso e sono posti lateralmente al cranio. Generalmente gli occhi riescono a coprire una vasta area ma, talvolta, vi possono essere delle aree cieche davanti al rostro che vengono minimizzate grazie al movimento della testa (Hueter, 2004). Analizzando l'occhio nel dettaglio (fig.32), esso si presenta come un organo dalla forma sferica rivestito da una serie di membrane e contenente una massa gelatinosa e trasparente detta umor vitreo.

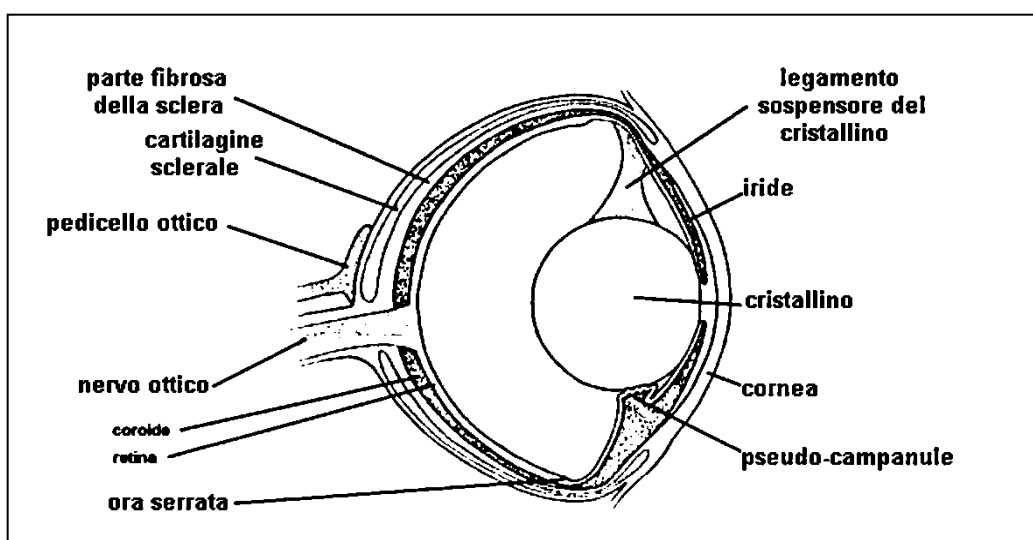


Figura. 32. Rappresentazione grafica dell'occhio di uno squalo (da Martin, 2003)

Partendo dall'esterno, la prima membrana è la sclera che ha una funzione essenzialmente protettiva: la parte anteriore della sclera tende ad estendersi divenendo curva e trasparente e andando così a definire la cornea. Dietro alla cornea è presente il cristallino il quale, oltre ad essere provvisto del muscolo ciliare fondamentale per la messa a fuoco delle immagini, contiene al suo interno le cosiddette microsporine, ovvero dei pigmenti che trattengono i raggi UV. Tra la cornea e il cristallino è interposto l'iride, una lamina pigmentata che, penetrando all'interno della pupilla, permette di regolare la quantità di luce che giunge al livello della retina. Inoltre, si può osservare come il bulbo oculare racchiuda una doppia retina, la quale a sua volta contiene i fotorecettori, detti coni e bastoncelli; i coni sono specializzati nella visione a colori e diurna, mentre i bastoncelli aumentano di densità spostandosi verso la periferia ed agiscono bene in penombra (Compagno *et al.*, 2005; Gruber, 1985; Bone & Moore, 2008). Il rapporto fra coni e bastoncelli, che varia da specie a specie, nel grande squalo bianco è di 1:4 e questo suggerisce che lo squalo bianco ha una vista efficiente e a colori (Gruber & Cohen, 1978; Klimley, 1996). Nonostante la retina possa adattarsi a diversi livelli di luce, si pensa che lo squalo bianco sia un predatore diurno (Martin, 2003) (fig.33).



Figura. 33. Foto che ritrae l'occhio dello squalo bianco (Foto di Sergio Riccardo)

Posteriormente alla retina si trova la coroide, costituita dal *tapetum lucidum* (fig.34), uno strato di cellule ricche di cristalli di guanina che formano uno specchio il quale, in presenza di luce, è ricoperto da un epitelio pigmentato nero provvisto di melanosomi. In condizioni di scarsa illuminazione, tale

struttura riflette la luce in entrata verso la retina, così da stimolare i fotorecettori ed aumentare la sensibilità dell'occhio (Poli, 2006).

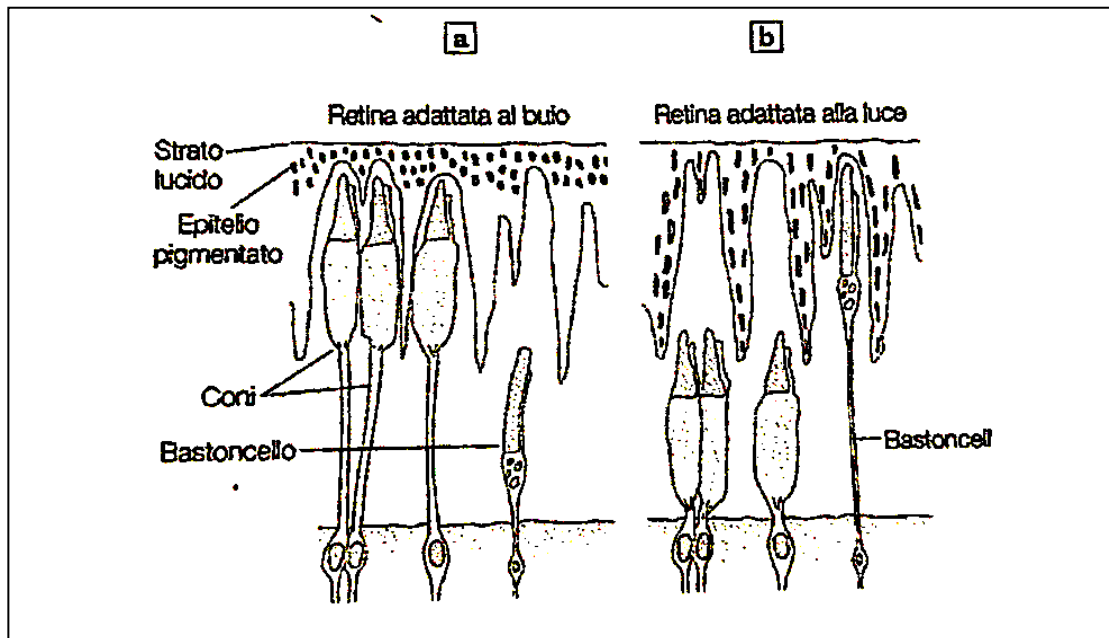


Figura. 34. *Tapetum lucidum* nella retina degli elasmobranchi

I lamnidi, compreso dunque lo squalo bianco, sono privi di membrana nittitante a protezione dell'occhio, a differenza dei carcarinidi (fig.35).



Figura. 35. Nell'immagine è ben visibile la mancanza della membrana nittitante nello squalo bianco

Dunque, al fine di ridurre il rischio di subire ferite, poco prima di mordere la preda, lo squalo bianco ruota gli occhi all'indietro fino a 180 gradi, grazie alla presenza di muscoli oculari retrattori (Tricas & McCosker, 1984). La rotazione dell'occhio, che normalmente si osserva durante la predazione, potrebbe non essere presente quando lo squalo si alimenta di carcasse (Fallows *et al.*, 2013).

1.4.2. IL SISTEMA OLFATTIVO

Gli squali hanno un fine senso dell'olfatto: proprio per questo motivo, la scia prodotta da un pesce sanguinante o da una carcassa di balena, può attirare uno squalo bianco anche da grande distanza. Allo stesso tempo, il sistema olfattivo è utile sia nella ricerca di un partner attraverso la scia di feromoni, sia nella ricerca di aree di nursery, riproduzione e caccia. Elaborando i segnali che ogni narice riceve, gli squali si muovono in modo sinuoso seguendo la traccia odorosa (Compagno *et al.*, 2005). Le narici (fig. 36) sono localizzate sulla superficie ventrale del muso: ogni narice consiste in una coppa che risulta parzialmente coperta da un lembo nasale anteriore che separa l'acqua in ingresso dall'acqua in uscita, in modo che mentre lo squalo nuota, la sacca olfattiva riceva un flusso costante di acqua (Hodgson, 1987; Tester, 1963).

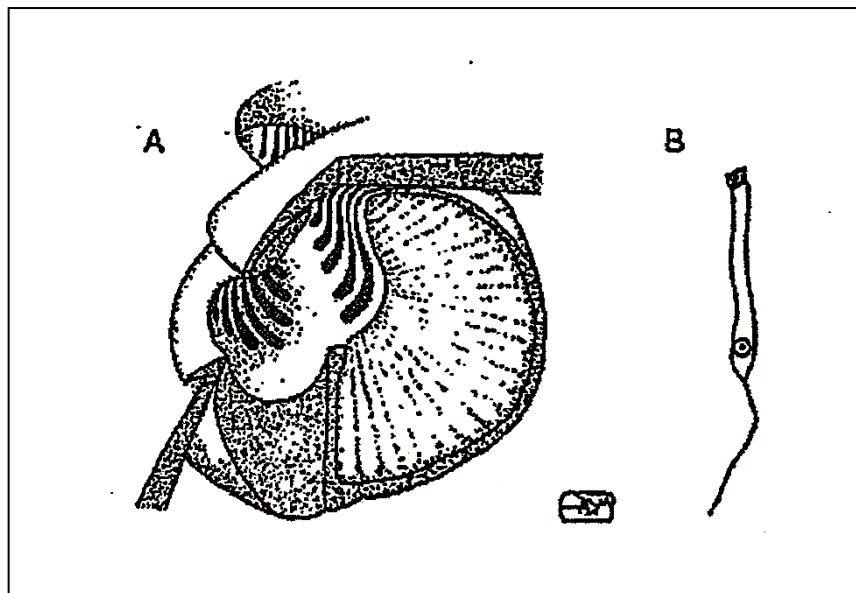


Figura. 36. Narice di squalo bianco (disegno di A. De Maddalena)

Alla base della coppa si trova il bulbo olfattivo, composto da membrane particolarmente sensibili alle sostanze chimiche disciolte nelle acque, in particolare agli amminoacidi. L'aspetto particolare che rende possibile allo squalo bianco il rintracciamento di prede a grandi distanze, è la presenza di un bulbo olfattivo che occupa circa il 18% del peso totale del cervello ed è il più grande tra gli squali esistenti (Martin, 2003). Infine, al livello delle pareti olfattive, sono presenti una serie di lamelle disposte a formare una rosetta che costituiscono il cosiddetto epitelio olfattivo: in questo caso, a differenza della maggior parte dei vertebrati, l'epitelio presenta una serie di cellule recettrici bipolari con un nodo dendritico dal quale si estende un ciuffo di microvilli (Reese & Brightman, 1970; Theisen *et al.*, 1986; Zeiske *et al.*, 1986).

1.4.3. IL SISTEMA GUSTATIVO

Il gusto è un senso incentrato sul riconoscimento del cibo ed è dato dal contatto tra l'organismo e l'oggetto stesso (Bone & Moore, 2008). Nel caso dello squalo bianco si pensa che il senso del gusto venga usato solo nel momento in cui la preda viene addentata, proprio al fine di valutarne la commestibilità (Collier *et al.*, 1996). I chemiorecettori del gusto sono localizzati al livello della cavità boccale all'interno dei bottoni gustativi che hanno una forma a fiasco. Tali strutture risultano essere formate da tre tipi di cellule: gustative, di sostegno e basali. Le cellule gustative sono raggruppate attorno ad una apertura detta poro gustativo, dove sporgono dei microvilli e sono fondamentali perché al livello dell'estremità basale stabiliscono delle sinapsi con gli assoni dei neuroni afferenti che inviano segnali al sistema nervoso centrale. Tra le cellule gustative sono disposte le cellule di sostegno che secernono nel lume una sorta di gel. Infine, le cellule basali sono importanti nella sostituzione delle cellule gustative, visto che queste ultime hanno una vita media di due settimane.

1.4.4. IL SISTEMA Uditivo

Un'abilità che gli squali possiedono è la percezione dei cambiamenti di pressione. Il suono, infatti, causando vibrazioni nell'acqua, non è altro che un cambiamento di pressione che viene percepito dall'orecchio interno (fig. 37).

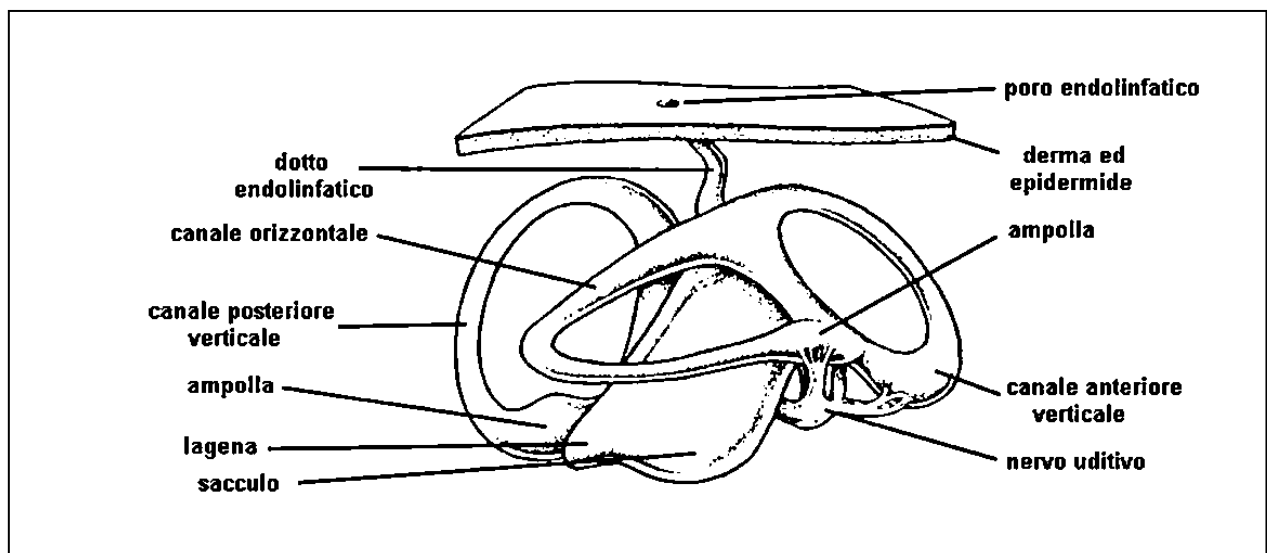


Figura. 37. Orecchio interno dello squalo bianco (da Kardong, 2002)

Quest'ultimo negli squali è molto simile a quello dei mammiferi ed è particolarmente sensibile ai suoni a bassa frequenza (Compagno *et al.*, 2005), mentre l'orecchio esterno è del tutto assente. L'orecchio interno è connesso all'esterno mediante canali endolinfatici, i quali si aprono in due piccoli forellini per lato sulla parte dorsale della testa. L'orecchio è composto da tre canali semicircolari uniti al livello ventrale a da tre regioni otolitiche: l'utricolo, la lagena ed il sacculo, che sono deputati sia alla percezione dei suoni che all'equilibrio (Randall, 1986). All'interno degli organi otolitici è presente la macula, un epitelio sensoriale costituito da migliaia di cellule cigliate e ooconi cristallini sospesi nell'endolinfa. Le vibrazioni percepite causano il movimento degli ooconi che, a loro volta, provocano una deflessione delle ciglia, depolarizzando la cellula ed eccitando così il sistema di fibre nervose afferenti che trasmettono l'informazione sensoriale ai centri nervosi superiori. Gli elasmobranchi riescono a percepire suoni tra 10 e 800 Hz (Poli, 2006) e un'espansione, la macula negletta, consente loro di discriminare la direzione dei suoni provenienti da lunghe distanze (Martin, 2003).

1.4.5. IL SISTEMA DELLA LINEA LATERALE

Il sistema della linea laterale (fig. 38) è strettamente connesso a quello uditivo: è costituito da una serie di canali che decorrono lungo i fianchi e il capo del pesce e consente agli squali di percepire suoni con frequenze comprese tra 50 e 150 Hz.

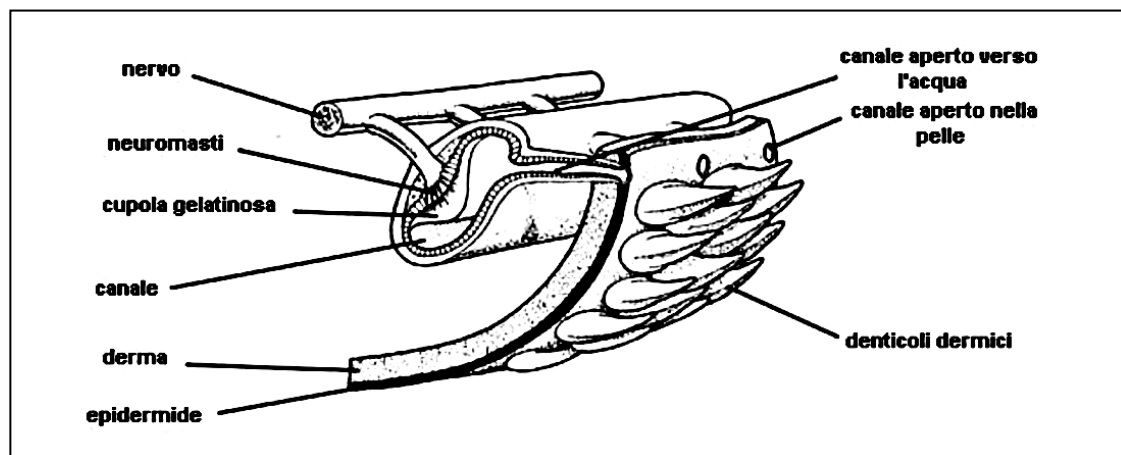


Figura. 38. Sistema della linea laterale

All'interno di questi canali, comunicanti all'esterno mediante dei pori, sono presenti delle cellule sensoriali ciliate e cellule di sostegno immerse in cupole gelatinose a formare i neuromasti. Nel momento in cui il sistema della linea laterale viene stimolato da una propagazione di vibrazioni, la cupola gelatinosa si deforma provocando così una deflessione delle ciglia che genera l'impulso nervoso. Proprio grazie a questo meccanismo, gli squali sono in grado sia di captare la direzione delle vibrazioni dell'acqua legate ad una potenziale preda (Martin, 2003), sia di individuare le correnti marine.

1.4.6. IL SISTEMA TATTILE

Il tatto è un senso particolarmente importante nello squalo bianco, specie nelle fasi finali di un attacco: questo perché, perdendo il senso della vista a causa della rotazione degli occhi, lo squalo fa esclusivo affidamento al senso del tatto e all'elettrorecezione, fondamentali per percepire la posizione della preda (Bleckmann & Hofmann, 1999). Proprio per questo, la superficie corporea degli squali bianchi è interamente provvista di meccanorecettori, costituiti da terminazioni nervose libere che, oltre dagli stimoli tattili, possono essere anche attivati da stimoli nocivi o variazioni di temperatura. In particolare, al livello della regione superficiale, troviamo recettori tattili ad adattamento rapido e lento, quali corpuscoli di Meissner e dischi di Merkel. I primi hanno la funzione di percepire gli stimoli derivanti da oggetti in movimento che entrano in contatto con la cute, mentre i secondi sono necessari a discriminare le caratteristiche stesse dell'oggetto. In profondità invece, in corrispondenza del derma, sono presenti ulteriori recettori ad adattamento lento e rapido che sono, rispettivamente, i corpuscoli di Ruffini e di Pacini. I primi, che non sono lamellari, sono deputati a percepire lo stiramento della cute mentre i secondi, lamellari, hanno la funzione di rispondere alle variazioni di velocità degli stimoli.

1.4.7. LE AMPOLLE DI LORENZINI

Negli elasmobranchi, il sistema della linea laterale si è modificato dando origine ad organi di senso specializzati nella percezione, a breve distanza, dei campi elettrici e magnetici (Poli, 2006) a bassa frequenza (tra gli 1 e 8 Hz), generati dall'attività dei muscoli respiratori e cardiaci delle prede.

Tali strutture, definite ampole di Lorenzini (fig. 39), sono particolarmente importanti per lo squalo bianco nelle ultime fasi di attacco ad una preda.

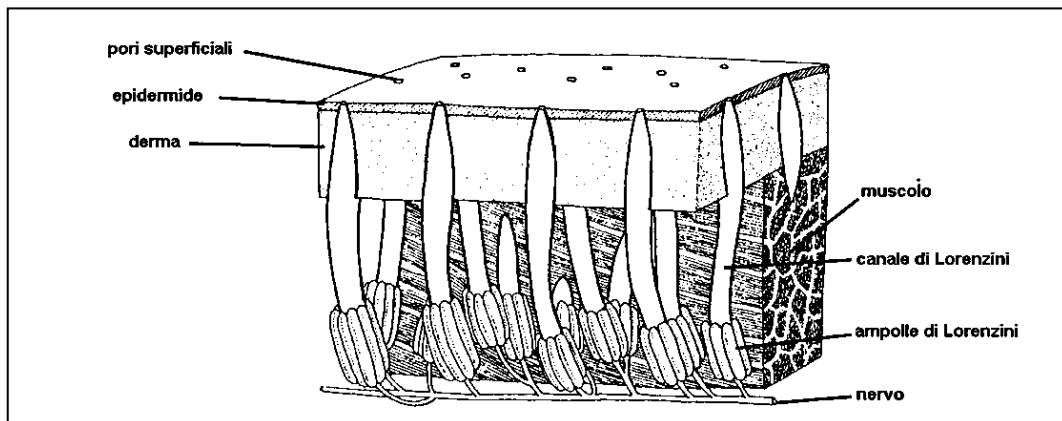


Figura. 39. Ampolle di Lorenzini

Le ampolle di Lorenzini sono localizzate intorno agli occhi e lungo il rostro dello squalo (fig. 40) e non sono altro che piccoli canali subepidermici contenenti alla base cellule cigliate e ripieni di una gelatina elettricamente conduttiva e ad alto contenuto di potassio, composta da mucopolisaccaridi (Doyle, 1963).

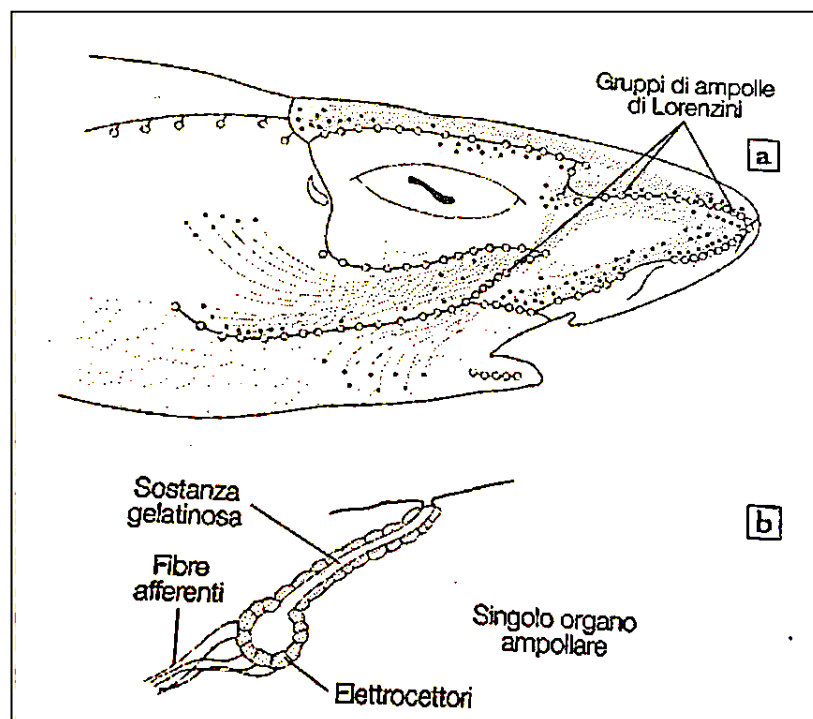


Figura. 40. a) Distribuzione delle ampolle di Lorenzini;
b) struttura di un organo ampollare

Esternamente, invece, appaiono come piccoli pori localizzati sulla testa e particolarmente abbondanti sulla superficie ventrale del muso (Waltman, 1966) (fig. 41). Il sistema di elettrorecezione viene sfruttato in due modi: passivamente, misurando il gradiente esterno dell'acqua che tende a fluire attraverso il campo magnetico terrestre o attivamente, misurando i gradienti elettrici da loro prodotti durante il nuoto all'interno del sistema terrestre (Hueter, 2004). Lo squalo bianco utilizza l'elettrorecezione per captare le prede al buio e, allo stesso tempo, può utilizzare le ampolle per orientarsi nelle grandi migrazioni sfruttando il campo magnetico terrestre (Martin, 2003). È proprio a causa delle ampolle di Lorenzini che gli squali, in risposta alle correnti galvaniche prodotte dalle interazioni elettrochimiche tra l'acqua di mare e i metalli, sono attratti dai metalli stessi. Talora, gli squali bianchi sono stati osservati mantenere una posizione verticale per dieci-venti secondi col muso vicino ad un oggetto metallico, come il motore di una barca o una gabbia anti-squalo, prima di allontanarsene (Martin, 2003).



Figura. 41. Nell'immagine sono ben visibili le aperture esterne delle ampolle di Lorenzini (Foto di Sergio Riccardo)

CAPITOLO II

ECOLOGIA ED ETOLOGIA DEL GRANDE SQUALO BIANCO

2.1. HABITAT E DIFFUSIONE

L'areale di distribuzione dello squalo bianco è tale, da poter parlare di specie cosmopolita. Infatti, gli esemplari di questa specie sono distribuiti nella maggior parte degli oceani, tra i 60 gradi nord e sud di latitudine, con temperature dell'acqua che vanno dagli 8 ai 25 gradi (Bonfil *et al.*, 2005; Last & Stevens, 1994; Martin, 2003; Compagno *et al.*, 2005). Occupa batimetrie che vanno da 0 a 1300 metri ed è abbondante nei pressi di reef rocciosi e dove sono presenti colonie di prede (Compagno *et al.*, 2005; Martin, 2003). Tuttavia, al di là di questa ampia distribuzione, lo squalo bianco tende a concentrarsi in determinate aree geografiche definite *hot spots* (fig. 42), le quali potrebbero coincidere con aree di foraggiamento, accoppiamento e nursery (Martin, 2003).

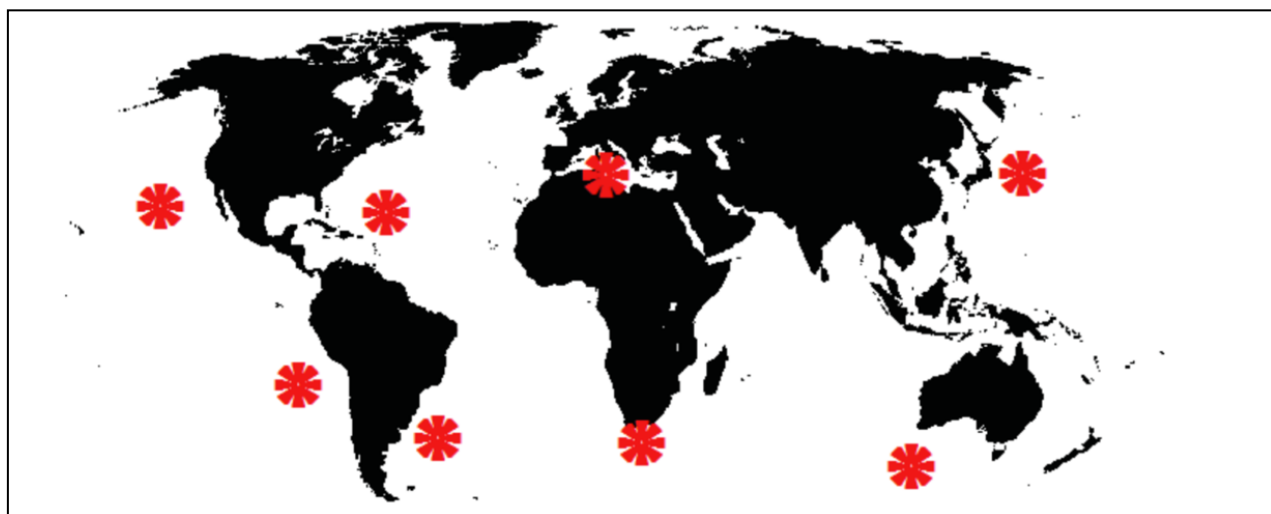


Figura. 42. Hot spots dello squalo bianco

Tali aree sono le acque antistanti/circostanti: la California centrale e Baja California (Messico), dove sono stati registrati picchi di presenza presso le isole Farallon e AñoNuevo; l'isola di Guadalupe in Messico; il Cile centrale, da punta Angamos a punta Lavapie; il New England, da Cape Elizabeth a Cape Hatteras; il Mar Mediterraneo, soprattutto nel canale di Sicilia; il Sudafrica, con picchi di presenza a Seal Island, a Gansbaai e a Mossel Bay (Towner, 2013); il Sud dell'Australia, soprattutto presso la baia di Hervey e il Queensland; la Nuova Zelanda e, infine, il Giappone (Martin, 2003;

Micarelli & Sperone, 2012). I fattori principali che controllano la distribuzione dello squalo bianco sembrano essere essenzialmente due: le fonti di cibo, rappresentate essenzialmente da una o più colonie di pinnipedi, come nel caso delle isole Farallon (Klimley, 1985) o delle isole sudafricane Seal Island e Geyer Rock (Jewell, 2014; Martin, 2006) e la temperatura. Anche il sesso e la taglia sembrano influenzare la presenza degli esemplari: infatti come si è visto nelle acque californiane, australiane e sudafricane, sembra che le femmine preferiscano le acque più calde (Weng *et al.*, 2007; Robbins, 2007; Kock, 2013) in modo da poter accelerare il loro metabolismo e raggiungere così la maturità alla medesima età dei maschi. I maschi, al contrario, sembrano prediligere acque più fredde per una spermatogenesi ottimale. Un comportamento simile è stato osservato anche negli squali capo piatto *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788) nei pressi della Tasmania (Kock, 2013). Tuttavia, ad oggi, sono ancora sconosciute le spiegazioni relative all'azione limitante della temperatura (Bruce, 2008). Il range termico ottimale di distribuzione dello squalo bianco va da un minimo di 11°C ad un massimo di 25°C (Nasby *et al.*, 2009; Casey & Pratt, 1985), anche se alcuni individui possono spingersi in acque più fredde fino a toccare un minimo di circa 4°-5°C (Nasby *et al.*, 2009). Il fatto di poter tollerare escursioni di temperatura così notevoli, è il risultato del fenomeno, già descritto, noto come endotermia regionale, che permette allo squalo bianco di avere un surplus termico rispetto all'acqua circostante. Al contrario, invece, la spiegazione di come le colonie di pinnipedi possano influenzare la presenza e la distribuzione di questa specie, sembra rintracciabile in quella che viene chiamata *optimal foraging theory*: lo squalo bianco tende a circoscrivere le aree di caccia agli *hot spots* sopra elencati proprio per concentrare tutto lo sforzo energetico in prede altamente vantaggiose dal punto di vista nutritivo.

In relazione al luogo in cui si trova lo squalo bianco, l'ambiente è in grado di influenzarne il nuoto (Nasby *et al.* 2009). Normalmente questa specie si muove nella colonna d'acqua attraverso ripetuti movimenti verticali ("nuoto a yo-yo") (fig. 43) (Klimley *et al.*, 2001) ed è possibile evidenziare due tipologie di nuoto in base alle zone di frequentazione: la tipologia "costiera" e quella di "spostamento" (Jorgensen *et al.*, 2012). La tipologia "costiera" fa riferimento ad un nuoto molto lento che viene espletato nelle zone di riva o ai margini delle isole (Jewell, 2014) ed è caratterizzato da frequenti escursioni che vanno dai 5 ai 50 metri circa (Jorgensen *et al.*, 2012).

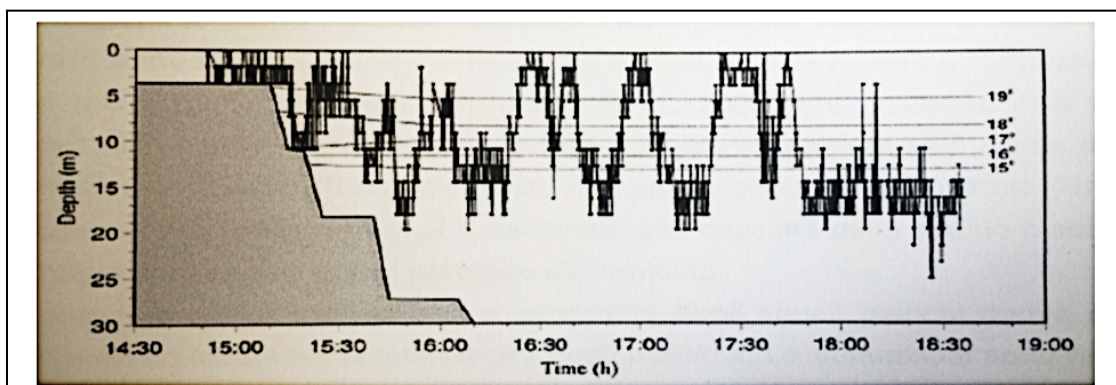


Figura. 43. Movimenti di un giovane squalo bianco nel canyon di La Jolla, California (da Klimley *et al.*, 2002)

Considerando che gli squali prediligono per lo più la superficie, si è ipotizzato che questo comportamento sia legato all'attività di caccia oppure ad una possibile partenza per un attacco a sorpresa, soprattutto in prossimità di colonie (Weng *et al.*, 2007). La seconda tipologia di “spostamento” concerne, invece, un nuoto più sostenuto (Jorgensen *et al.*, 2012) caratterizzato da meno variazioni: in particolare, sono state riscontrate due profondità preferite per il nuoto all'interno della colonna d'acqua: una fra i 0-5 metri e l'altra fra i 300-500 metri (Boustany *et al.*, 2002; Le Boeuf, 2004). Pertanto, anche in questa seconda tipologia di nuoto, si evidenzia una preferenza per la superficie, soprattutto nelle ore diurne, preferendo invece batimetrie più profonde durante le ore notturne (Jewell, 2014; Boustany, 2002; Le Boeuf, 2004; Nasby *et al.*, 2009).

2.2 LA MIGRAZIONE

Gli squali bianchi sono grandi migratori e possono passare periodi relativamente brevi in un dato sito o ritornarci a distanza di pochi giorni, fenomeno noto come filopatria; questo comporta la formazione di due diversi gruppi all'interno degli *hot spot*, uno di residenti temporanei e uno transienti (Bruce, 2008; Casey & Pratt, 1985).

Non a caso, è stata osservata l'abitudine a compiere movimenti ristretti tra le isole e tra queste ultime e le coste, come accade in California ad Ano Nuevo (Klimley *et al.*, 2001) e in Australia, nel Golfo di Spencer (Strong Jr *et al.*, 1996).

Inizialmente si pensava che le migrazioni venissero effettuate principalmente da individui maschi, probabilmente perché le femmine, dovendo conservare le energie per la riproduzione, tendevano maggiormente a rimanere in luoghi circoscritti (Martin, 2003); tuttavia, recentemente, questa ipotesi,

è stata confutata sulla base del comportamento migratorio di una femmina nel 2003 (Bonfil *et al.*, 2005): un esemplare immaturo di circa 380 cm ha migrato dalle acque sudafricane a quelle australiane, compiendo la migrazione transoceanica più veloce registrata tra gli animali marini (Bonfil *et al.*, 2005) (fig.44), impiegando 9 mesi per coprire ben 20.000 km (Bonfil, 2005; Martin, 2003; Bruce, 2008; Pardini, 2009).

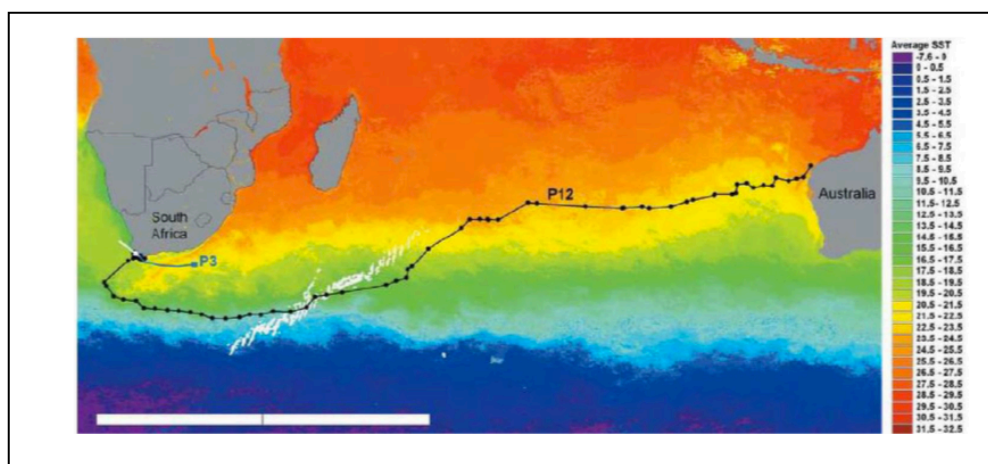


Figura. 44. Migrazione transoceanica di una femmina di squalo bianco (Bonfil *et al.*, 2005)

In merito al fenomeno migratorio, grazie agli studi con tag elettronici (pop-up tag satellitari), è stata evidenziata la possibilità di scambi genetici tra popolazioni, in particolare tra quella sudafricana e quella australiana, rendendo reale l'ipotesi di un forte comportamento migratorio dello squalo bianco (Pardini, 2001). Alla luce delle dinamiche migratorie di entrambi i sessi, si possono individuare 3 probabili popolazioni genetiche differenti in base all'areale di distribuzione: quella del Pacifico nord-est (Chapple, 2012; Weng *et al.*, 2007), quella australiana – neozelandese (Jorgensen, 2010; Klimley, 2006; Pardini, 2001) e quella dell'Oceano Indiano (Pardini, 2001).

Più che percorrere delle vere e proprie rotte migratorie, gli squali bianchi tendono a convergere in determinati periodi dell'anno in punti di aggregazione predefiniti, richiamati dal periodico incremento di prede preferite, come accade ad esempio nel caso delle colonie di otarie del Capo lungo le coste sudafricane o dei tonni rossi nel Mediterraneo.

Non a caso a Seal Island, in Sudafrica, si registra un incremento della presenza di squali bianchi tra aprile e settembre, quando i cuccioli di otaria iniziano a procacciarsi il cibo per proprio conto e il loro pannicolo adiposo ha raggiunto un sufficiente spessore tale da fornire allo squalo bianco un importante apporto calorico (fig. 45).

Nel Mediterraneo, invece, si registra un incremento di squali bianchi da maggio a settembre nel Mar delle Baleari, nel Mare Tirreno, nel Canale di Sicilia e nel Mare Levantino, quando i tonni rossi si raggruppano in gran numero per riprodursi (De Maddalena & Heim, 2012).

Secondo gli studiosi, la popolazione di squali bianchi che oggi vive nel Mediterraneo discenderebbe da esemplari provenienti dall'Oceano Pacifico, che passarono nell'Atlantico attraverso il canale del Centro America prima della formazione dell'Istmo di Panama, arrivando poi anche nel Mediterraneo. Poi, a seguito della nascita dell'Istmo di Panama, l'Oceano Atlantico subì forti cambiamenti climatici che portarono all'estinzione di molte specie marine, tra cui probabilmente anche lo squalo bianco. L'Atlantico si sarebbe quindi ripopolato di squali bianchi solo in tempi recenti, probabilmente grazie a migrazioni di esemplari dal Sudafrica: da qui la differenza genetica attuale con gli squali bianchi del Mediterraneo (Micarelli *et al.*, 2020).

Ad oggi, le rotte migratorie registrate sono quelle nel Pacifico, dal nord fino ad arrivare al Messico, con frequenti spostamenti tra California, Baja California e Hawaii (Weng, 2007); dall'Atlantico al Mediterraneo (Morey *et al.*, 2003), dalla Namibia al KwaZulu-Natal (Ferreira & Ferreira, 1996), dal Sudafrica all'Australia (Bonfil, 2005; Weng, 2006), attorno alle coste australiane (Bruce, 2005) e dall'Australia alla Nuova Zelanda (Jorgensen, 2010). Tali migrazioni vengono effettuate principalmente da individui adulti, in quanto questi riescono a sostenere il dispendio energetico e sono gli unici a nutrirsi già di mammiferi.



Figura. 45. Attività di caccia da parte dello squalo bianco dei cuccioli di otaria del Capo presso False bay, Sudafrica (foto di Alessandro De Maddalena)

Man mano che le tecniche di caccia vengono poi affinate, gli adulti tendono a sviluppare una sorta di fidelizzazione nei confronti di quei siti in cui gli esiti degli attacchi sono positivi (Towner, 2013; Bruce *et al.*, 2005; Le Boeuf, 2004). Un'ulteriore spiegazione di tali rotte migratorie è legata al fatto che, essendo lo squalo bianco anche saprofago, tali spostamenti potrebbero essere interpretati come dei pattugliamenti che permettono all'animale di nutrirsi, ad esempio, di carcasse di cetacei (Fallows, 2013). Al tempo stesso, gli spostamenti potrebbero anche essere legati all'accoppiamento e al parto (Jorgensen, 2010). Ad oggi, però, non sono stati ancora ben definiti né la stagione di accoppiamento né i tempi di accoppiamento. Alcuni studi, tuttavia, portano a pensare che l'accoppiamento avvenga ogni tre anni attorno ai mesi estivi (Bruce, 2008; Fergusson *et al.*, 1996), mentre la gestazione dovrebbe avere la durata di circa un anno con relativo parto attorno al periodo tardo estivo-autunnale (Bruce, 2008). A questo proposito, sono state individuate le cosiddette zone di nursery, o pupping ground, in cui avviene il parto e lo sviluppo degli esemplari giovani.

Le probabili località in cui si verificano questi eventi sono: le coste del New England, Point Conception nel Nord del Pacifico (Klimley, 1985), il canale di Sicilia nel Mediterraneo (Klimley, 1985; Morey *et al.*, 2003), le acque calde nei pressi di KwaZulu-Natal, il golfo di Spencer in Australia e le acque del Giappone (Martin, 2003).

2.3 ECOLOGIA, CONSERVAZIONE E ALIMENTAZIONE

Lo squalo bianco ricopre un ruolo ecologico fondamentale tanto da rappresentare un *apex predator* all'apice della piramide ecologica (fig. 46). Questi pesci, quali *top predators*, attraverso un controllo dall'alto verso il basso della rete trofica (top-down), svolgono un ruolo fondamentale nel mantenimento e nella strutturazione degli ecosistemi marini. Proprio per tale motivo, la diminuzione o l'eliminazione di superpredatori come lo squalo bianco, potrebbe ripercuotersi negativamente su tutto l'ecosistema facendo rompere l'equilibrio naturale e facendo aumentare il numero delle specie predate.

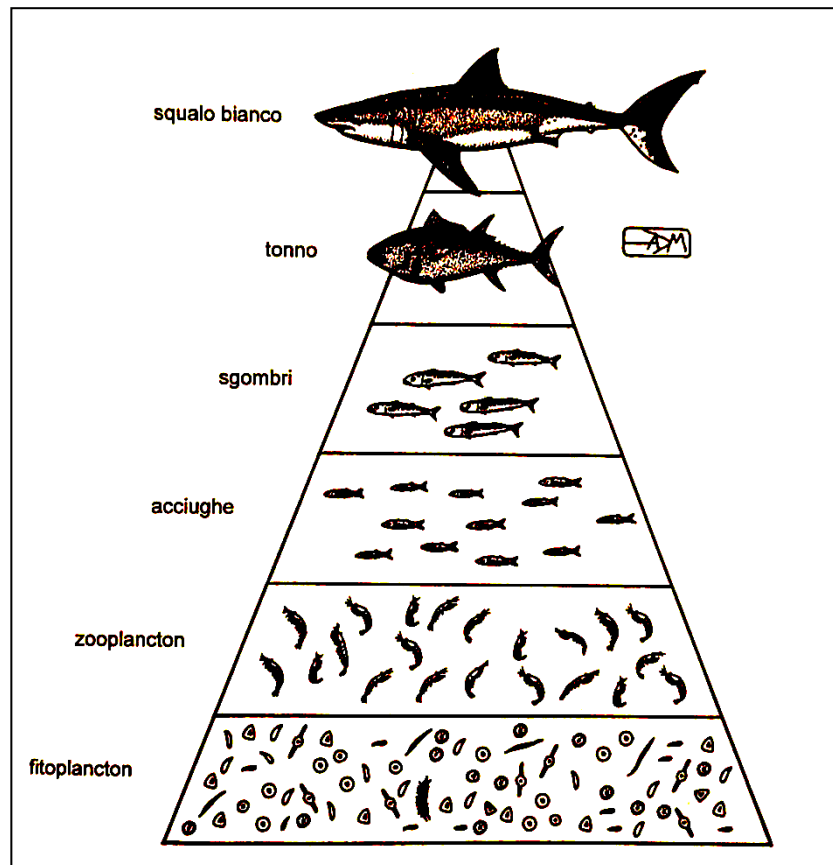


Figura. 46. Lo squalo bianco come top predator all'apice della piramide ecologica

Tuttavia, nonostante questa specie si trovi all'apice della catena trofica marina, oggi risulta essere fortemente a rischio di estinzione: per tale ragione, dal 1996, è stato classificato come “vulnerabile” all'interno della Red List della IUCN (International Union for the Conservation of Nature- Unione Internazionale per la Conservazione della Natura) e ad oggi, purtroppo, mantiene ancora questo status.

Attualmente la popolazione mondiale di squali bianchi conta all'incirca 3500 esemplari ed è caratterizzata da una decrescita della popolazione di circa il 20% ogni 10 anni (Fergusson *et al.*, 2000).

Questo è dovuto principalmente al fatto che lo squalo bianco è caratterizzato da un tasso di crescita molto lento, legato al tardivo raggiungimento della maturità sessuale e al numero di piccoli non elevato. Peraltro, è stato stimato che una femmina possa partorire massimo 5 volte nell'arco della sua vita, con un numero massimo di 45 piccoli i quali, però, possono poi essere soggetti alla predazione delle orche o di altri squali, oppure vittime della pesca (Martin, 2003), tuttavia le recenti informazioni sull'età dei bianchi che sarebbe superiore ai 30 anni, età già indicata da Compagno (2001), mentre raggiungerebbe gli 80, permettendo quindi di supporre una maggiore capacità riproduttiva. (Hamady *et al.*, 2014). Pertanto, la specie non è in grado di recuperare velocemente nel caso in cui venga

esposta ad un possibile danno; proprio per questo motivo, a livello legislativo, lo squalo bianco è stato tutelato da un numero crescente di leggi. Nel 1991 il Sudafrica è stato il primo paese ad adoperarsi per la protezione dello squalo bianco all'interno della sua zona economica esclusiva (ZEE).



Figura. 47. Cattura di un esemplare di squalo bianco in Sud Africa (Foto di Ryan Johnson)

La necessità di proteggerlo nasce dall'elevato impatto che hanno alcune attività antropiche le quali, non rispettando i normali cicli biologici dello squalo bianco, lo rendono una specie vulnerabile (Gallagher, 2011). Esso infatti è spesso vittima del commercio illegale (soprattutto per la richiesta di pinne destinate alla preparazione di zuppe), della pesca sportiva e delle reti anti-squalo delle spiagge (Compagno *et al.*, 2005) (fig. 47). Al livello internazionale, il protocollo di conservazione venne definito solo nel 2002, quando venne inserito nelle due appendici della "Convenzione sulla Conservazione delle Specie Migratorie" e nel 2004 quando venne aggiunto all'appendice 2 della CITES (Cavanagh & Gibson, 2007). Infine, anche il Consiglio della Comunità Europea, nel 2007, ha imposto il divieto di pesca e il possesso di carne di squalo bianco, sia alle navi comunitarie e di paesi terzi nelle acque comunitarie, sia per le navi comunitarie in acque extra-comunitarie.

Ad oggi, però, si può affermare che il grande squalo bianco sia seriamente protetto nelle acque della ZEE antistanti all'Australia, al Sudafrica, alla Namibia, a Israele, a Malta e agli Stati Uniti (Fergusson *et al.*, 2009). Normalmente lo squalo bianco non ha predatori naturali, se non occasionalmente l'orca (*Orcinus orca*) che compensa l'efficacia predatoria di uno squalo con l'intelligenza e la cooperazione alla caccia di un mammifero (Best *et al.*, 2010; Pyle *et al.*, 2006). Proprio negli ultimi 5 anni, infatti,

da gennaio 2015, si è assistito all'arrivo a False Bay di due orche: entrambe avevano la pinna dorsale collassata e, tra il 2015 e il 2017, sono state osservate in diverse aree lungo la costa occidentale e meridionale del Sud Africa (Engelbrecht *et al.*, 2018), incluse StruisBay e Gansbaai.

Tra febbraio e giugno del 2017, sono state rinvenute diverse carcasse di squali bianchi proprio in queste aree (Engelbrecht *et al.*, 2018) e, dalla necropsopia, è emerso che tutti gli squali avevano subito un attacco da orche ed erano stati privati del fegato.

Lo squalo bianco ha una dieta molto variegata e, a seguito degli esami del contenuto stomacale, è stato possibile rinvenire: piante (*Zostera sp.*), molluschi (bivalvi, gasteropodi, calamari), crostacei (granchi), echinodermi, teleostei e condroitti, rettili marini (tartarughe), uccelli marini (pinguini del Capo e cormorani del Capo), pinnipedi (foche, elefanti di mare, otarie e leoni di mare) e cetacei (focene, stenelle, delfini, tursiopi, grampi e carcasse di balena) (Compagno, 1984; Cliff 1989; Martin, 2003). Gli squali bianchi prediligono i cibi caloricamente molto energetici: questo è stato dimostrato dal fatto che preferiscono gli elefanti marini e le foche comuni alle otarie e alle lontre marine e, al tempo stesso, preferiscono alimentarsi del tessuto adiposo delle balene piuttosto che del tessuto muscolare (Pratt *et al.*, 1982; Long & Jones, 1996). Una volta che lo squalo bianco riesce a nutrirsi di una preda altamente energetica, può anche attendere fino a due o al massimo tre mesi prima di nutrirsi di nuovo e, nonostante sia un predatore attivo, può effettuare *scavenging* su carcasse di animali, soprattutto balene, in modo da ricavare il massimo apporto energetico col minimo sforzo.

La dieta dello squalo bianco varia anche nelle diverse zone a seconda della reperibilità in una data area e in un dato periodo dell'anno di prede diverse: questo lo porta ad essere considerato un predatore opportunist. L'alimentazione varia anche con l'avanzare dell'età: una volta che raggiunge la maturità sessuale, lo squalo bianco cambia la propria dieta (Hueter, 2004). Questo cambio ontogenetico dell'alimentazione è legato al cambiamento volumetrico delle aree sensoriali coinvolte nella predazione (Lisney, 2007) (fig. 48).

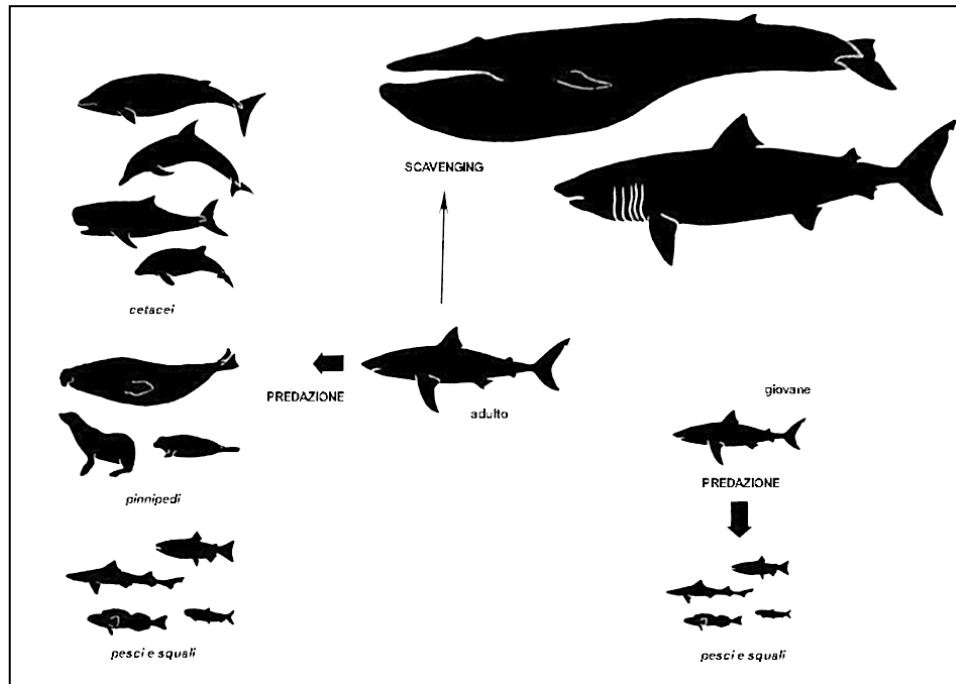


Figura. 48. Cambio ontogenetico di dieta tra esemplari adulti e giovani (da Martin, 2003)

Di fatti, con lo sviluppo dell'individuo, i bulbi olfattivi si accrescono sempre di più, facendo predominare il senso dell'olfatto sulla vista. Al tempo stesso, man mano che lo squalo bianco cresce, la forma dei denti cambia: infatti gli adulti, grazie alla presenza di denti più ampi e triangolari soprattutto nella mascella superiore, riescono a predare i mammiferi marini, piuttosto che nutrirsi di pesci ossei e gli altri squali (Compagno, 2001). Infine, per quanto riguarda gli attacchi agli esseri umani, si pensa che avvengano più per curiosità, come allenamento alla caccia, piuttosto che per una vera e propria predazione (Martin, 2003): di fatti, lo squalo bianco potrebbe interpretare il comportamento del bagnante in fuga come quello di una preda che scappa, portandolo così ad attaccare. La percezione relativa al ruolo di questo animale è stata sicuramente “deviata” da uno dei film più famosi realizzati su questo animale e realizzato per l'epoca con incredibili effetti scenografici “Lo Squalo” (1975), del noto regista Steven Spielberg. Questo film ha contribuito notevolmente a radicare nella collettività l'idea dello squalo bianco come un mostro marino privo di intelletto e mosso esclusivamente da un istinto predatorio che non gli permette di distinguere tra necessità di alimentarsi e volontà di uccidere.

2.4 ETOLOGIA

2.4.1. DESCRIZIONE GENERALE SUL COMPORTAMENTO SOCIALE DEGLI SQUALI

Quando si parla di comportamento sociale si fa riferimento all'insieme delle interazioni che si verificano tra due o più individui, generalmente della stessa specie e dunque intraspecifica; ma anche tra specie differenti per cui interspecifica.

Perché vi sia un'interazione, il comportamento di un individuo deve modificare in modo specifico quello di uno o più individui della medesima specie (Baldaccini *et al.*, 1990).

Alla base di questo comportamento vi è una reciproca o talvolta unidirezionale risorsa di beneficio che si riesce a trarne.

Da un punto di vista evolutivo, tale comportamento risulta applicabile da animali con forme neuronali non particolarmente sviluppate come i pesci fino a raggiungere le forme animali più evolute come i mammiferi (Alcock, 2001; Wilson, 1975).

Il comportamento sociale consta sia di basi genetiche che di precise unità comportamentali che rappresentano un codice intraspecifico innato o appreso durante il corso della vita (Lorenz, 1966).

Per poter decifrare ed anticipare ogni tipologia di atteggiamento messa in atto dall'animale stesso si fa riferimento all'utilizzo dell'etogramma.

La creazione dell'etogramma di ogni singola specie si deve principalmente alla ricerca etologica.

L'etologia (dal greco *ethos* e *logos*, intesi come «carattere o costume» e «studio») è una moderna disciplina scientifica, fondata da Konrad Lorenz, che studia l'espressione comportamentale degli animali (compreso l'uomo) e il loro adattamento all'ambiente circostante.

Nello specifico, il termine etogramma che deriva dal greco *êthos* = costume e *gramma* = scrivere, rappresenta una sorta di inventario di moduli comportamentali esclusivi della specie ed è convenzionalmente utilizzato nell'etologia descrittiva (Immelmann, 1980).

I moduli sociali maggiormente osservati sono quelli legati all'aggressività per la facilità con cui si verifica durante l'atto della predazione.

Quando due o più organismi della stessa specie accedono contemporaneamente ad una risorsa limitata si manifesta un etogramma di competizione intraspecifica (Wilson, 1975).

L'accesso a questa risorsa è generalmente stabilito da comportamenti agonistici che solitamente non implicano uno scontro diretto.

Tali comportamenti possono essere considerati sociali in quanto la socialità implica un numero di individui che vivono e/o interagiscono insieme, il che può portare alla formazione di strutture sociali complesse (Hinde 1976; Krause & Ruxton 2002; Wey *et al.* 2008).

Di fatti, una delle maggiori dimostrazioni di socialità è l'aggressività intraspecifica.

Durante ciò gli squali effettuano minacce, schermaglie e lotte che evidenziano dei meccanismi frenanti (Lorenz, 1966).

Il meccanismo frenante per eccellenza è rappresentato dall'instaurarsi di una gerarchia dimensionale. L'instaurarsi di una gerarchia non è però influenzato soltanto dalle dimensioni; infatti, la direzione di una relazione di dominanza in una coppia è tipicamente determinata da un'asimmetria nel comportamento agonistico degli individui nei confronti l'uno dell'altro (Chase, 1980): l'individuo che manifesta tutti, o la maggior parte, degli atteggiamenti aggressivi è considerato dominante, mentre l'individuo che li riceve, o inizia la maggior parte degli atti di sottomissione, è considerato subordinato. Tali relazioni di dominanza formano la struttura gerarchica degli esemplari (Hinde 1976; De Vries *et al.* 2006).

Solo pochi studi hanno affrontato la gerarchia e la socialità tra gli squali (Allee & Dickinson 1954; Myrberg 1991; Bres 1993; Sims *et al.* 2000) però è importante ricordare che comprendere l'etologia e le dinamiche spaziali degli esemplari studiati rappresenta un requisito fondamentale per la conservazione e la gestione stessa delle specie.

Le dinamiche spaziali sono influenzate da molti fattori difficili da valutare, ma influiscono direttamente sia sulla struttura genetica che sull'utilizzo stesso degli habitat (Holyoak *et al.*, 2008). Nel complesso, è stato dimostrato che tali dinamiche si basano su processi guidati da strategie individuali a breve termine che massimizzano i benefici individuali stessi (ad esempio riproduzione, alimentazione e sopravvivenza) insieme alle interazioni fra conspecifici (Holyoak *et al.*, 2008). Al tempo stesso, però, potrebbero essere influenzate da strategie a lungo termine come, ad esempio, evitare la consanguineità (Holyoak *et al.*, 2008). Considerata la longevità e la vulnerabilità alla pesca degli elasmobranchi, informazioni su come le interazioni sociali influenzino le strutture spaziali delle popolazioni sono particolarmente importanti (Stevens *et al.*, 2000). Anche se spesso gli squali vengono visti come predatori solitari, Springer ha osservato che alcune specie di squali, in realtà, formano delle aggregazioni non semplicemente in risposta ai cambiamenti ambientali, ma dei veri e propri gruppi di individui reciprocamente attratti (Springer, 1967; Jacoby *et al.*, 2011). Tali comportamenti sono stati osservati nei seguenti ordini: Heterodontiformes (Powter & Gladstone, 2009), Hexanchiformes (Ebert, 1991), Squatiniformes (Standora & Nelson, 1977) e Carcharhiniformes (Klimley & Nelson, 1981; McKibben & Nelson, 1986). Al tempo stesso, prove di interazioni sociali sono state segnalate anche nei planctofagi (Meekan *et al.*, 2006), nei grandi predatori (Domeier & Nasby-Lucas, 2007), nelle specie di acque costiere (Klimley & Nelson, 1981; Heupel & Simpfendorfer, 2005) e in squali del reef (Stevens, 1984; McKibben & Nelson, 1986; Economakis & Lobel, 1998; Speed *et al.*, 2011). I ricercatori hanno esposto diverse teorie sui motivi della formazione di queste aggregazioni: la formazione di gruppi potrebbe essere attribuita alla

comunicazione, al trasferimento di informazioni sociali (Klimley & Nelson, 1981), alla predazione, alla protezione del gruppo (Economakis & Lobel, 1998; Wearmouth & Sims, 2008) e alla riproduzione. Il raggruppamento di individui potrebbe facilitare il corteggiamento e la copula (Sims *et al.*, 2000), oppure il parto, nel senso che le femmine potrebbero partorire nello stesso periodo lasciando tutti i piccoli in un unico ambiente favorevole (Bass *et al.*, 1975). Infine, gli squali potrebbero riunirsi in branchi anche per migrare: Springer (1967) infatti notò che alcuni esemplari si riunivano prima di percorrere grandi distanze, ma una volta arrivati a destinazione si separavano. Al tempo stesso, è stato osservato che gli squali sono in grado di sviluppare e mantenere comportamenti sociali complessi come gerarchie di dominanza (Allee & Dickinson, 1954; Myrberg & Gruber, 1974) e legami sociali stabili (Dunbar & Shultz, 2007), oltre ad essere in grado di apprendere informazioni sociali (Clark, 1959; Guttridge, 2009b): questa capacità è riconducibile al fatto che gli squali sono caratterizzati da un elevato rapporto tra massa cerebrale e massa corporea (Northcutt, 1977; Yopak, 2007; Striedter, 2005) paragonabile a quello dei mammiferi. Tuttavia, la natura altamente mobile degli squali, combinata con la difficoltà di seguire i loro spostamenti in mare aperto, ha reso difficile lo studio delle interazioni sociali. Le ipotesi di associazioni e raggruppamenti intraspecifici si basano principalmente su osservazioni dirette sul campo (Economakis & Lobel, 1998) e su alcuni dati di tracciamento recenti grazie alla telemetria acustica satellitare (Heupel & Simpfendorfer, 2005) o l'utilizzo di ricevitori passivi (Holland *et al.*, 2009; Guttridge *et al.*, 2010; Krause *et al.*, 2011). Sulla base di questo, è possibile distinguere diverse tipologie di comportamenti sociali:

- COMPORTAMENTI SOCIALI COMPLESSI

Allee e Dickinson (1954) furono i primi a condurre ricerche sul comportamento sociale degli elasmobranchi, eseguendo le prime analisi quantitative di dominio e subordinazione in esemplari in cattività di palombo scuro *Mustelus canis* (famiglia Triakidae). Successivamente, Myrberg e Gruber (1974) hanno identificato una gerarchia di dominanza tra gli squali martello dal berretto *Sphyrna tiburo* (famiglia Sphyrnidae) dipendente dalle dimensioni e un'apparente predominanza dei maschi sulle femmine. Le osservazioni dirette e il tracciamento acustico passivo dello squalo martello smerlato *Sphyrna lewini* (famiglia Sphyrnidae), invece, hanno evidenziato un comportamento sociale che prevede il riunirsi in gruppo degli esemplari in una piccola area, il cosiddetto *home range* (Klimley, 1983). Tale comportamento permette di giorno di minimizzare le loro attività e di disperdersi, invece, di notte verso l'ambiente circostante durante la fase attiva del loro ciclo giornaliero (Hamilton & Watt, 1970). Questo sistema sociale, definito da Hamilton e Watt (1970) *refuging social system*, è caratterizzato da un gran numero di individui con un complesso sistema di

comunicazione e con modelli di comportamento cooperativo. La composizione di questi gruppi è dinamica e sono molto frequenti episodi di aggressività tra i membri che li compongono (Hamilton & Watt, 1970). Aggregandosi, gli individui facilitano le interazioni sociali e l'accoppiamento (Klimley & Nelson, 1984) e, addirittura, se si trovano in siti con elevata biodiversità, possono massimizzare la loro esposizione alle stazioni di pulizia, dove i pesci pulitori rimuovono i parassiti dalla loro superficie corporea (Gooding & Magnuson, 1967). Tra le diverse specie, il comportamento dello squalo martello smerlato (*S. lewini*) ricorda molto da vicino le specie caratterizzate da tale sistema sociale. In particolare, durante il giorno gli squali martello formano grandi aggregazioni a bassa profondità intorno a piccole isole o catene sottomarine per poi di notte disperdersi nell'ambiente pelagico circostante per foraggiarsi (Klimley & Nelson, 1984). Durante le fasi di inattività gli squali nuotano molto lentamente andando avanti e indietro lungo le catene sottomarine probabilmente per ridurre inutili perdite di energie (Klimley, 1983). Al tramonto, invece, gli squali si separano per andare a caccia, per poi ricostituire il gruppo all'alba del giorno dopo (Klimley, 1987). Tali spostamenti prendono il nome di "point-to-point" e la loro elevata direzionalità lascia presupporre che ci sia una caratteristica ambientale che serva loro da guida. Lo squalo martello smerlato ha la particolarità di formare aggregazioni polarizzate simili a quelle formate dai branchi di pesci ossei: tutti i membri si muovono insieme in una direzione comune mantenendo distanze inter individuali costanti e cambiando simultaneamente direzione nei loro spostamenti (Klimley, 1983). A differenza dei pesci ossei però, gli squali martello mostrano rapporti di dominanza e subordinazione. Nonostante alcune aggregazioni siano formate da individui di taglia simile, la maggior parte dei gruppi è costituita da individui che variano molto nelle dimensioni, spaziando da 88 a 371 cm di lunghezza. Questa variabilità ha permesso di avere una segregazione basata sulle differenti taglie corporee (Klimley, 1983). Klimley (1987) ha infatti ipotizzato che gli esemplari giovani di lunghezza inferiore agli 80 cm formino aggregazioni con un numero uguale di maschi e femmine vicino alla costa; successivamente, sotto costa, restano i gruppi composti da maschi di 80-110 cm in quanto le femmine, quando raggiungono tali dimensioni, si spostano verso il mare aperto. Dunque, le aggregazioni saranno formate principalmente da femmine e da esemplari di taglia diversa: al centro si posizionano gli esemplari più grandi che competono tra loro o per ottenere una posizione preferenziale all'interno del gruppo per una minor probabilità di essere predati, o per ottenere visita dai pochi maschi presenti (Klimley, 1985). A tal proposito, Klimley (1985) ha descritto diversi comportamenti agonistici che si attuano tra i membri di un'aggregazione e tra questi ricordiamo:

- 1) **HEAD-SHAKE**: tale movimento prevede che lo squalo giri la testa avanti ed indietro per parecchie volte formando una sorta di arco e nel frattempo si spinge in avanti con grandi colpi

di coda. Klimley (1985) sostiene che sia un movimento causato dalla presenza ravvicinata di un altro esemplare.

- 2) **TURSO-THRUST**: movimento che inizia con una grande accelerazione seguita da un battito di pinna che viene enfatizzato solo da un lato, spingendo la parte anteriore del tronco lateralmente. Questo fa sì che lo squalo si inclini trovandosi con la superficie ventrale rivolta verso l'alto. Klimley (1985) sostiene che in questa posizione la luce solare venga riflessa e, essendo visibile agli altri squali, serva da segnale per i membri dell'aggregazione (fig. 49).

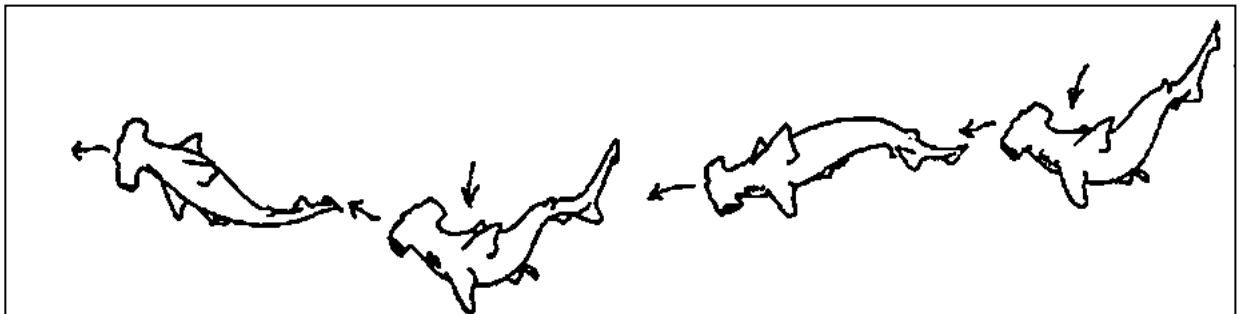


Figura. 49. Rappresentazione schematica del movimento TURSO-THRUST (Klimley, 1985)

- 3) **CORK-SCREW**: movimento che consiste in una serie di nuotate che formano una stretta traiettoria a forma di loop durante la quale lo squalo, prima di intraprendere una traiettoria circolare, ruota il suo torso di quasi 360 gradi (fig. 50).

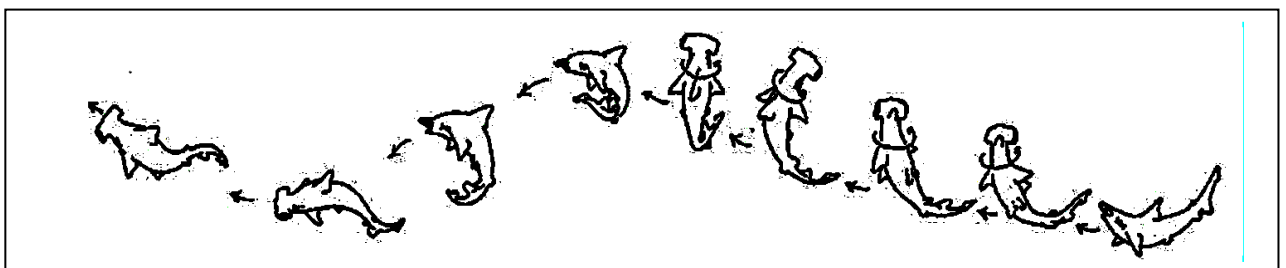


Figura. 50. Rappresentazione schematica del movimento CORK-SCREW (Klimley, 1985)

- 4) **ACCELERATION**: movimento che comprende una serie di nuotate veloci accompagnate dallo scuotimento del capo.
- 5) **CHASE**: movimento consistente in un inseguimento a breve distanza tra due squali.

- 6) **HIT**: movimento nel quale lo squalo porta il lato inferiore della mascella a contatto con il dorso di un altro individuo, anteriormente o posteriormente rispetto alla prima pinna dorsale. Il contatto tra i due squali causa piccole contusioni con perdita di dentelli dermici (fig. 51).

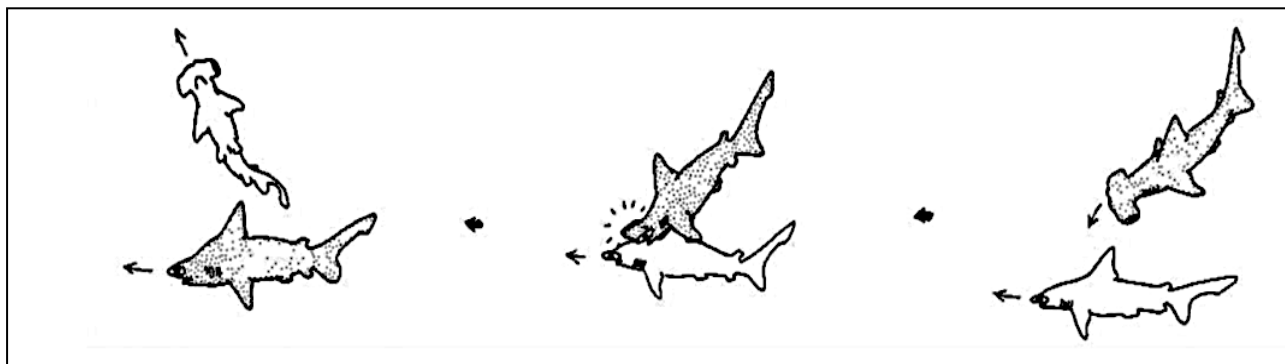


Figura. 51. Rappresentazione schematica del movimento HIT
(Klimley, 1985)

- 7) **GIVE-WAY**: movimento durante il quale lo squalo si allontana dalla traiettoria di nuoto di un altro individuo (fig. 52).

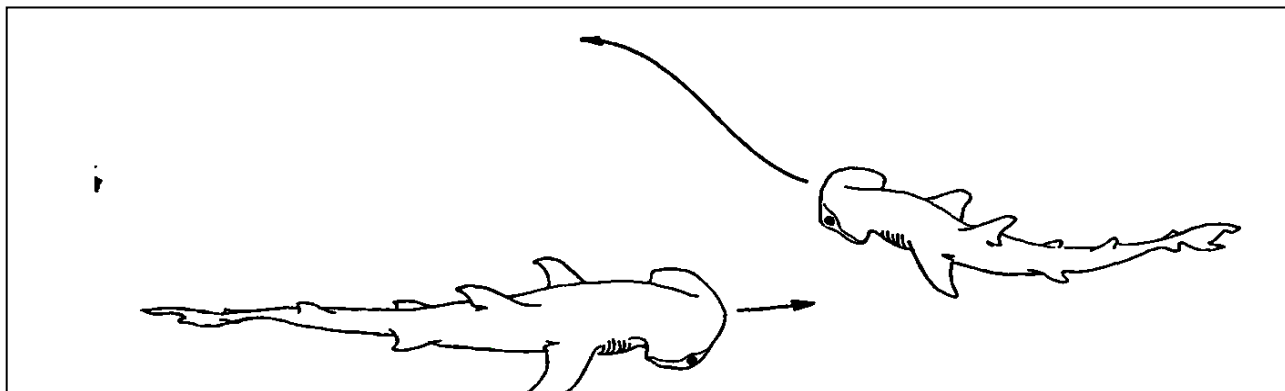


Figura. 52. Modello GIVE-WAY (Myrberg & Gruber, 1974)

Comportamenti sociali di questo tipo sono stati osservati anche in diverse specie di squali tra cui gli squali pinna bianca del reef *Triaenodon obesus* (famiglia Carcharhinidae) (Ruppel, 1927) e gli squali di Port Jackson *Heterodontus portusjacksoni* (famiglia Heterodontidae) (Meyer, 1793). In particolare, i primi tendono a raggrupparsi in gruppi di 5-6 esemplari e trascorrono le fasi di inattività del loro ciclo quotidiano all'interno delle grotte, mentre i secondi tendono a ritornare quotidianamente in fessure dei reef dove giacciono sul fondo in gruppi costituiti in media da 16 individui (Klimley, 1983).

Al tempo stesso, studi effettuati tramite esperimenti di scelta binaria, hanno mostrato come gli squali limone di età compresa tra i 2-3 anni preferiscono trascorre più tempo assieme a dei conspecifici come gli squali nutrice *Ginglymostoma cirratum* (famiglia Ginglymostomatidae) e ad individui della stessa dimensione (Guttridge *et al.*, 2009a). Tale preferenza del partner dimostra un meccanismo mediante il quale alcuni squali sembrano mantenere gruppi sociali.

Un ulteriore studio sugli squali limone (Clark 1959; Gruber e Schneiderman 1975) ha visto gli stessi interagire con ulteriori squali mai testati nel risolvere una serie di compiti. Lo studio ha sottolineato come gli squali esposti a quelli già testati riuscivano a completare i compiti assegnati molto di più rispetto a quando interagivano con i mai testati, evidenziando così la capacità degli stessi di utilizzare informazioni di derivazione sociale per poi riutilizzarle ad esempio nella ricerca del cibo.

Infine, in un ulteriore studio condotto a carico degli squali toro *Carcharias taurus* (famiglia Odontaspidae) è stato osservato che i grandi gruppi tendono a formare sottogruppi più piccoli nel momento in cui i costi (competizione intraspecifica per il cibo, esposizione a malattie etc.) superano i benefici (difesa dai predatori, opportunità di accoppiamento etc.), assumendo sia un comportamento sessuale gregario durante le migrazioni, sia un'eventuale fase solitaria per gli squali potenzialmente gregari.

- COMPORTAMENTI SOCIALI LEGATI AL CORTEGGIAMENTO E ALLA RIPRODUZIONE

Molte specie di elasmobranchi, inoltre, mostrano elevati livelli di filopatria verso specifici habitat (Hueter, 2005). Durante le prime fasi di vita, la fedeltà al sito è comune negli squali che vivono in acque costiere poco profonde in quanto, queste, offrono aree ideali in cui i giovani possono in seguito aggregarsi per la riproduzione (Simpfendorfer & Milward, 1993). Proprio a tal proposito, in uno studio condotto in una laguna subtropicale a Bimini, Bahamas, si è visto che gli squali limone immaturi *Negaprion brevirostris* (famiglia Carcharhinidae) tendono ad allontanarsi solo relativamente dalle aree di nursery, tanto che individui nati localmente vengono catturati nelle stesse aree fino a 6 anni dopo la nascita (Chapman *et al.*, 2009). I mangrovieti, infatti, offrono un habitat ideale per questi giovani squali limone, in quanto si tratta di aree caratterizzate da acque poco profonde, calde, ricche di prede e povere di predatori (Morrissey & Gruber, 1993). Questa tipologia di habitat offre un'estesa opportunità di interazione tra i giovani squali limone, influenzandone la

strategia comportamentale con grandi aggregazioni osservate sia nelle fasi giovanili che in quelle adulte (Gruber *et al.*, 1988; Wetherbee *et al.*, 2007; Guttridge *et al.*, 2009a).

Talvolta però, la formazione dei gruppi sociali può essere un fenomeno piuttosto breve e sporadico. È il caso dello squalo elefante *Cetorhinus maximus* (famiglia Cetorhinidae) che sembra mostrare comportamenti sociali annuali associati alle maree e ai fronti termici. Tali comportamenti, che consistono nel nuoto parallelo e sincronizzato e nel cosiddetto “inseguimento naso-coda”, sono stati osservati durante l’estate, in particolare da maggio a luglio (fig. 53). Nonostante si possano verificare delle aggregazioni legate al fatto che tali esemplari si nutrano nelle medesime aree ristrette in cui è presente lo zooplancton (Sims & Quayle, 1998; Sims, 1999), questa tipologia di comportamento adottata è da associare al corteggiamento e non alla cattura del cibo, in quanto durante le interazioni trascorrono lunghi periodi senza nutrirsi. Tale comportamento è stato osservato in esemplari di lunghezza compresa tra i 5 e gli 8 metri, dimensioni che segnano il raggiungimento della maturità sessuale per entrambi i sessi (Matthews, 1950; Compagno, 1984; Kunzlik, 1988).

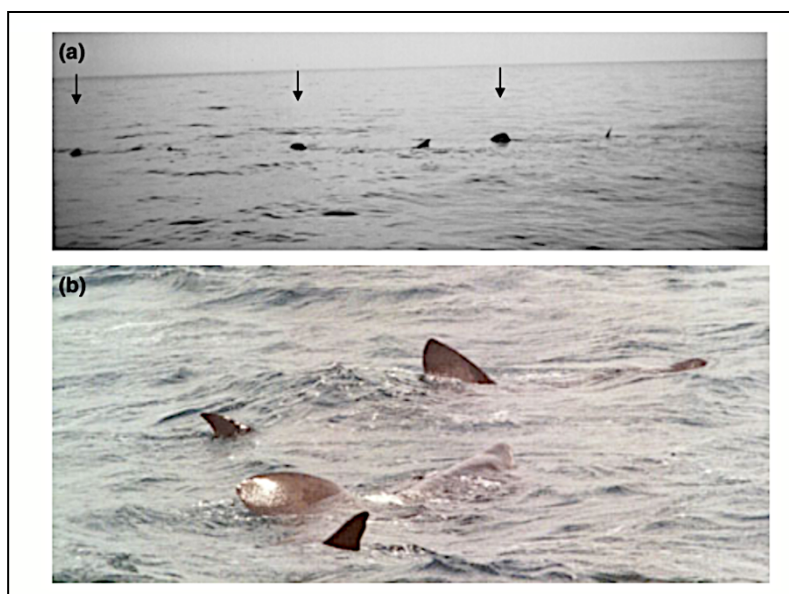


Figura. 53. Fotografia di squali elefante nel Canale della Manica che conducono un comportamento sociale di FOLLOW da associare al corteggiamento (Sims *et al.*, 2000)

Sembra evidente che vi siano numerose influenze temporali e spaziali sul comportamento di aggregazione e segregazione degli elasmobranchi: un esempio è la segregazione sessuale dei giovani esemplari di verdesca *Prionace glauca* (famiglia Carcharhinidae) nelle aree di nursery. La verdesca è la specie di squalo più diffusa nell'ambiente oceanico epipelagico ed è caratterizzata da una marcata

segregazione sessuale sin dalla tenera età. Infatti, gli esemplari maschi iniziano a muoversi verso il largo molto presto (a <70 cm di lunghezza totale), occupando dense aggregazioni intorno alle montagne sottomarine oceaniche; le femmine, invece, rimangono in acque costiere meno profonde fino a che non raggiungono tre volte la dimensione dei maschi (Litvinov, 2006). Gli ambienti costieri sono comunemente utilizzati dalle specie di elasmobranchi per aggregarsi (Knip *et al.*, 2010): è probabile che gli habitat vicino alla costa offrano alti livelli di biodiversità e abbondanza di prede e, di conseguenza, molte specie di squali tornino periodicamente verso la costa per foraggiarsi e/o riprodursi. Questo consentirà ai giovani una maggiore possibilità di sopravvivenza (Heupel *et al.*, 2004; Chapman *et al.*, 2009). Considerando che alcune specie bentoniche o demersali occupano l'habitat costiero per tutta la durata della loro vita, è possibile che le aggregazioni offrano funzioni aggiuntive di protezione dai predatori più grandi (Sims *et al.*, 2001; Dudgeon *et al.*, 2008). In particolare, per quantificare i livelli di filopatria nelle aggregazioni di squalo leopardo *Triakis semifasciata* (famiglia dei Triakidae), sono state impiegate tecniche di monitoraggio acustico passivo. Questo studio ha permesso di osservare che le femmine di squalo leopardo occupano selettivamente rifugi costieri più caldi come mezzo di termoregolazione comportamentale (Hight & Lowe, 2007).

Si ipotizza che tale comportamento venga adottato per migliorare la gestazione e i periodi di sviluppo embrionale. Questa tipologia di comportamento è stata riscontrata anche in esemplari femminili di squali pinna nera del reef (*C. melanopterus*) e in un mesopredatore bentonico come il gattuccio *Scyliorhinus canicula* (famiglia Scyliorhinidae). Per quanto riguarda lo squalo pinna nera, in uno studio condotto nell'isola di Moorea (Polinesia francese), si è evidenziata un'apparente segregazione spaziale dei sessi con gli esemplari femminili che prediligono le lagune, mentre i maschi la parte esterna della laguna stessa. La scelta dell'habitat è uno dei processi che influenza sia la distribuzione e l'abbondanza di una popolazione, sia la potenziale disponibilità di una specie per lo sfruttamento ittico (Freon & Misund, 1999). La segregazione spaziale dei sessi è un fenomeno diffuso negli squali (Wearmouth & Sims, 2008; Jacoby *et al.*, 2012) e può essere classificata in due tipologie: segregazione legata all'habitat e segregazione sociale. La prima si verifica quando i sessi differiscono nel loro uso di habitat, mentre la seconda prevede la tendenza di una specie a formare gruppi dello stesso sesso. La segregazione legata all'habitat può essere influenzata da diversi fattori tra cui il dimorfismo sessuale, il budget energetico o le preferenze di temperatura (Jacoby *et al.*, 2012). In questo studio, in particolare, si è evidenziato come la selezione di habitat meno profondi da parte delle femmine possa essere correlata a preferenze specifiche di temperatura (Wearmouth & Sims, 2008).

Riferendoci invece al gattuccio, attraverso una combinazione di telemetria acustica attiva, tagging ed esperimenti di laboratorio, si è cercato di far luce sulle strategie sessuali utilizzate (Sims *et al.*, 2001, 2006) e si è visto che le femmine segregano dai maschi dal punto di vista spaziale: questo è attribuibile alla capacità delle femmine di immagazzinare lo sperma e quindi di evitare tentativi di copulazione maschile durante i periodi di gestazione e deposizione delle uova (Sims *et al.*, 2001).

Di conseguenza, in natura, le femmine di gattuccio tendono a raggrupparsi all'interno di fessure rocciose in acque poco profonde (Sims, 2003) (fig. 54) e questo comportamento si traduce in una significativa pressione selettiva che causa un'interruzione di legame nelle femmine debolmente associate (Jacoby *et al.*, 2010), costringendole così ad occupare aree al di fuori della loro nicchia termica/metabolica preferita (Sims, 2003).

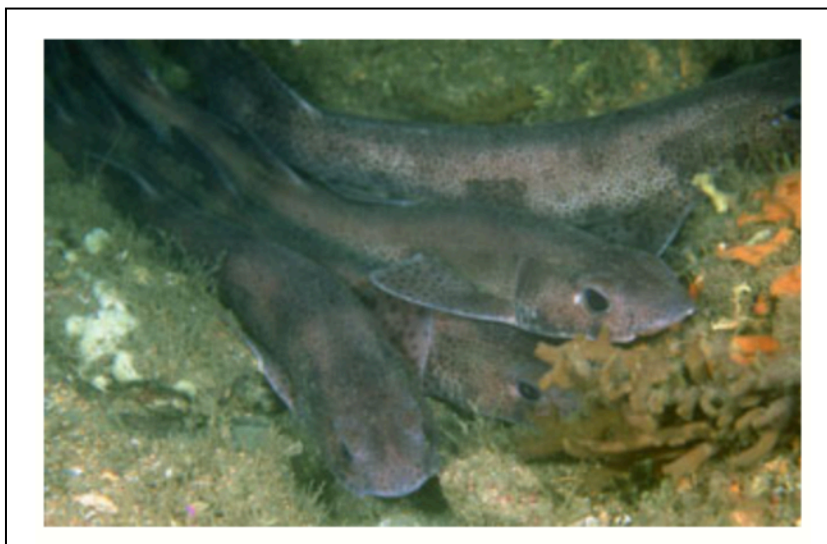


Figura. 54. Aggregazione di quattro femmine di gattuccio in una fessura rocciosa al largo di Plymouth, Regno Unito (foto di Paul Naylor).

Pertanto, le femmine gravide tendono maggiormente a scegliere habitat al sicuro dai predatori e mostrano comportamenti che riducono il rischio di predazione, al fine di aumentare la sopravvivenza della prole e il loro successo riproduttivo, mentre i maschi cercano habitat con maggiore disponibilità di cibo (Galzin, 1987; Sims, 2005). Tuttavia, le femmine possono anche cercare rifugio nelle acque poco profonde delle lagune per evitare molestie maschili (Economakis & Lobel, 1998; Wearmouth *et al.*, 2012).

- COMPORTAMENTI SOCIALI LEGATI AL FORAGGIAMENTO

Comportamenti simili sono stati osservati anche in altre specie di squali: comportamenti ravvicinati sono stati documentati per lo squalo pinna nera del reef *Carcharhinus melanopterus* (famiglia Carcharhinidae), lo squalo pinna bianca del reef *Triaenodon obesus* (famiglia Carcharhinidae), gli squali di barriera (Johnson & Nelson, 1978), gli squali martello dal berretto *Sphyrna tiburo* (famiglia Sphyrnidae) (Myrberg & Gruber, 1974) e gli squali nutrice *Ginglymostoma cirratum* (famiglia Ginglymostomatidae) (Carrier *et al.*, 1994). In particolare, in seguito ad uno studio condotto in un canale a sud dell'atollo di Fakarava (Polinesia Francese) che ha previsto circa 3000 ore di osservazioni subacquee sull'attività notturna di foraggiamento degli squali, è stato possibile evidenziare un'associazione etero specifica tra due specie: il pinna bianca del reef (*T. obesus*) e gli squali grigi della specie *Carcharhinus plumbeus* (famiglia Carcharhinidae). Avendo un corpo flessibile, gli squali pinna bianca del reef riescono a predare immettendosi negli anfratti del reef (fig.54), cosa che invece gli squali grigi non riescono a fare; pertanto, gli squali grigi aspettano che gli squali pinna bianca disturbino i pesci nascosti nei loro nascondigli per poi predarli (fig. 55). Questo tipo di associazione consente agli squali grigi di accedere a diversi tipi di prede aumentando così il loro successo predatorio, sebbene non influenzi il successo predatorio degli squali pinna bianca poiché, la maggior parte delle volte, gli squali grigi possono rubare loro la preda, spostando questo tipo di rapporto da mutualismo a cleptoparassitismo (Labourgade *et al.*, 2020).





Figura. 55. Attività di foraggiamento negli squali pinna bianca e squali grigi del reef (foto di Laurent Ballesta)

Alcune osservazioni, inoltre, hanno rivelato meccanismi di adattamento insoliti, in particolare in alcune specie di squalo (Sims, 2000): tra questi, gli squali sette branchie naso largo *Notorynchus cepedianus* (famiglia Hexanchidae) sembrano utilizzare strategie di alimentazione multiple a seconda sia delle dimensioni che del tipo di preda, adottando strategie di facilitazione sociale e caccia in branco per affrontare prede più grandi come ad esempio le otarie orsine del Capo *Arctocephalus pusillus pusillus* (famiglia Otariidae) (Ebert, 1991).

- **COMPORTAMENTI SOCIALI LEGATI ALLA PREDAZIONE**

Gli squali pinna nera del reef *Carcharhinus melanopterus* (famiglia Carcharhinidae) presentano invece una comunità che viene mantenuta da associazioni non casuali tra individui specifici con la finalità di formare legami sociali stabili a lungo termine.

La decisione di formare tali legami, sviluppati attraverso interazioni ripetute, è probabile che abbia un significativo ruolo ecologico suggerendo come la familiarità possa conferire loro benefici sostanziali (fig. 56) (Stevens 1984; Papastamatiou *et al.*, 2009).



Figura. 56. Comportamenti sociali degli squali pinna nera del reef osservati durante gli studi: a) follow b) nuoto parallelo c) “inseguimento naso-coda” (Foto di Johann Mourier)

A differenza delle aggregazioni che si formano casualmente per l'attrazione verso un luogo specifico o una risorsa comune, i gruppi sociali mostrano una struttura che consente agli individui di ottenere benefici, come l'efficienza al foraggiamento o la protezione dai predatori (Krause & Ruxton, 2002). Tali benefici non implicano necessariamente la formazione di reti sociali basate su esemplari imparentati (Mourier *et al.*, 2018). Non a caso, uno studio condotto lungo la costa settentrionale dell'isola di Moorea (Polinesia francese) sugli squali pinna nera (*C. melanopterus*), ha mostrato come la mancanza di cure parentali possa contribuire alla rottura dei “legami familiari”, favorendo così la capacità di sviluppare associazioni sociali tra conspecifici di distanze genetiche variabili (Guttridge *et al.*, 2009; Jacoby *et al.*, 2010; Mourier *et al.*, 2012). Questo suggerisce che gli squali pinna nera potrebbero non avere la capacità di riconoscere i parenti sulla base di segnali visivi od olfattivi e le relative affiliazioni potrebbero svilupparsi solo all'interno delle aree di nursery, a causa di una maggiore familiarità con i compagni di nascita (Chin *et al.*, 2013). Allo stesso tempo, si è visto che gli stessi pinna nera sono capaci di condividere lo spazio con potenziali predatori come lo squalo grigio del reef *Carcharhinus amblyrhynchos* (famiglia Carcharhinidae) e lo squalo limone *Negaprion brevirostris* (famiglia Carcharhinidae), favorendo così modelli di raggruppamento assortiti dal punto di vista dimensionale, probabilmente per scopi di difesa. Un ulteriore studio condotto a carico degli squali pinna nera neonati, ha rivelato che essi tendono ad aggregarsi durante le ore diurne per poi disperdersi durante la notte. Al tempo stesso, durante le aggregazioni, si è registrata un'elevata fedeltà al sito (Heupel & Simpfendorfer, 2005).

2.4.2. IL COMPORTAMENTO SOCIALE DELLO SQUALO BIANCO

Questo lavoro di ricerca presenta un'analisi etologica che ha come scopo quello di valutare il comportamento sociale di superficie del grande squalo bianco in presenza di prede passive e fornire un etogramma delle interazioni sociali tra gli squali bianchi nella riserva naturale di Dyer Island (Gansbaai, Sudafrica) (fig. 57).



Figura.57 Foto di Micheal Muller raffigurante due esemplari di squalo bianco nuotare insieme

Lo squalo bianco è una buona specie per lo studio del comportamento dello squalo per la relativa facilità con cui può essere osservato in superficie, soprattutto in prossimità delle colonie di pinnipedi ove si riuniscono gli squali (Compagno *et al.* 2005).

Sebbene la scienza abbia svolto grandi passi avanti nello studio di innumerevoli specie, tuttora poco si sa sul comportamento predatorio degli squali bianchi in condizioni naturali.

Klimley *et al.* (2001) hanno descritto la strategia di caccia di questa specie in California in termini di movimenti e comportamento.

Martin *et al.* (2005) hanno fornito un etogramma, con analisi della frequenza e della sequenza di eventi delle unità comportamentali, per una popolazione di squali in Sud Africa, e Hammerschlag *et al.* (2006) hanno riportato gli effetti dei fattori ambientali sulla frequenza e sul tasso di successo degli attacchi predatori.

L'interazione sociale tra gli squali bianchi, tuttavia, ha ricevuto poca attenzione, ma prove crescenti suggeriscono che questa specie è socialmente complessa (Martin 2003).

Alcuni studi hanno riportato che gli squali bianchi si radunano spesso vicino alle carcasse di balene o foche e, sulla base delle osservazioni svoltesi durante l'attività di *scavenging* (ovvero saprofagia), sono state definite diverse categorie di interazioni sociali (Compagno 2001; Klimley *et al.* 2001; Martin 2003).

Non a caso, l'attività di *scavenging* rappresenta un tipico esempio di gerarchia negli esemplari di squalo bianco.

Attraverso una serie di osservazioni svoltesi negli ultimi decenni si è riusciti a delineare quelli che sono i tratti del background sociobiologico degli elasmobranchi (Guttridge, 2009; Jacoby *et al.*, 2010; Jacoby *et al.*, 2014).

L'identità sociobiologica prende forma dall'esperienza accumulata dall'individuo durante il corso della vita permettendo così di teorizzare il concetto di "personalità".

Tale componente, assieme ad altri fattori, quali il grado di complessità del comportamento, il contesto e l'ambiente, può portare al manifestarsi di determinate unità etologiche (Krause *et al.*, 2010; Jacoby *et al.*, 2014).

Indizi di questa influenza sono stati confermati dalle diverse forme di apprendimento attualmente comprovate sia negli elasmobranchi che negli osteitti, come quelle inerenti alla caccia: gli individui, perfezionando con il tempo le tecniche di ricerca e cattura delle prede, aumentando i loro successi (Guttridge, 2009).

Ad oggi, le informazioni in merito all'etologia sono circoscritte al momento della predazione sui pinnipedi marini, sia perché è complicato seguire un animale che compie lunghe migrazioni, sia per l'estrema difficoltà di tenere uno squalo bianco in cattività (Bonfil *et al.*, 2005). Tuttavia, nonostante si abbiano informazioni da studi effettuati su carcasse di pinnipedi, cheloni o mysticeti che abbiano subito un attacco, dalle analisi del contenuto stomacale e dall'osservazione degli attacchi, si sa ancora ben poco sul comportamento predatorio dello squalo bianco (Fergusson *et al.*, 2000; Klimley *et al.*, 1996).

Dal momento che l'evoluzione dipende dalla sopravvivenza del più forte, il successo predatorio gioca un ruolo molto importante nella sopravvivenza degli squali, considerato che questi ultimi non utilizzano soltanto una singola tattica per catturare le prede e possono dunque essere considerati predatori versatili. Ad oggi esistono due modelli di studio: il primo basato sul comportamento d'attacco di superficie rivolto a prede naturali (Klimley *et al.*, 1996; Martin, 2005) e il secondo rivolto a prede passive (Martin, 2003; Micarelli *et al.*, 2006) (fig. 58).



Figura. 58. Comportamento predatorio di superficie su una preda passiva a Gansbaai (Foto di Giovannelli Pietro, 2017)

In generale, il comportamento predatorio comprende: l'incontro, l'identificazione e l'avvicinamento, l'attacco, la cattura, il mantenimento della preda e la consumazione. La teoria dell'*optimal foraging*, che prevede il consumo della preda energeticamente più vantaggiosa col minimo dispendio energetico (Gerking, 1994) fa sì che, in presenza di un'abbondanza di risorse trofiche, gli squali siano estremamente selettivi nella caccia (Elfman *et al.*, 1997). Martin (2005), infatti, nel suo studio condotto in Sud Africa, ha dimostrato la selettività dello squalo bianco sulla specie predata e sulla loro taglia, ovvero otarie giovanili *Arctocephalus pusillus pusillus* di "classe 2" nate nello stesso anno, di dimensioni comprese tra 70 e 100 cm. Inoltre, lo squalo bianco preferirebbe cacciare dalle prime ore dell'alba, fino a quando la luminosità non riduce il tasso di successo al 40% degli attacchi.

Nell'attacco a prede naturali (fig. 59) Martin, in seguito ad uno studio condotto nel 2005 sulle tecniche di predazione dello squalo bianco in Sudafrica (Martin *et al.*, 2005), riuscì a definire i moduli comportamentali più utilizzati per il colpo iniziale alla preda:



Figura. 59. Attacco di uno squalo bianco su preda naturale a Seal Island, False Bay, Sudafrica (Foto di Chris Fallows)

1. **Polaris breach:** lo squalo bianco esce, parzialmente o totalmente, fuori dall'acqua con una postura verticale.
2. **Surface breach:** lo squalo esce fuori dall'acqua con un'angolazione tra 0 e 45° rispetto alla superficie.
3. **Lateral breach:** lo squalo esce fuori dall'acqua con un'angolazione tra 0 e 45° rispetto alla superficie ma, mancando la preda, è costretto ad una torsione laterale del capo.
4. **Inverted breach:** lo squalo esce dall'acqua capovolto a pancia all'aria, con un angolo tra 0 e 45° rispetto alla superficie.

Una volta afferrata e tramortita la preda, lo squalo procede con la ricerca “secondaria”, affiancandosi a questa per morderla torcendo il capo (Martin *et al.*, 2005). In presenza di una preda passiva, invece, Martin (2003) suddivide le fasi funzionali in: moduli di pre-attacco e di attacco e possono essere

osservati dei comportamenti predatori sia individuali che sociali: individuali, quando effettuati da un singolo animale (Micarelli *et al.*, 2006) e sociali se invece sono il risultato dell'interazione tra due o più individui (Sperone *et al.*, 2007). Durante l'attività di *scavenging* (saprofagia), infatti, si possono verificare formazioni di strutture sociali temporanee, gerarchie basate sulla taglia e sul temperamento dei singoli individui. Dunque, o vi è un avvicinamento singolo alla carcassa (Long, 1996) oppure, nel caso vi siano numerosi esemplari intenti a nutrirsi, quelli di dimensioni maggiori hanno accesso alle porzioni più caloriche, mentre gli esemplari subordinati si cibano di tutto il resto (Follows, 2013): tale meccanismo consente di ridurre possibili scontri. Tuttavia, la strategia di predazione è principalmente individuale tant'è che, durante le operazioni di pattugliamento nei pressi delle colonie di pinnipedi, gli individui mantengono una distanza che varia tra gli 80 e i 420 cm (Klimley, 2000; Le Boeuf, 2004). Nonostante nel 2000 Klimley definì lo squalo bianco una specie "eavesdropper", ovvero capace di interpretare e sfruttare i successi altrui durante il foraggiamento, ad oggi si ritiene che sia solo l'espressione della natura opportunistica dello squalo bianco il quale, interpretando i segnali di successo altrui, può raggiungerli al fine di competere per la preda appena catturata (Le Boeuf, 2004).

Nell'ultimo ventennio, le osservazioni comportamentali hanno permesso di confutare l'idea che le interazioni sociali intraspecifiche fossero molto rare. Di fatti, sembra che vi sia un rapporto pacifico nei confronti dei conspecifici e un rapporto sociale molto complesso dove le gerarchie sembrano essere dettate dalle dimensioni degli individui.

Tra i moduli predatori individuali individuiamo:

1. **Parading (PAR, nuoto in cerchio):** lo squalo, dopo aver percepito la presenza di una preda o di un oggetto, vi nuota costantemente girandoci attorno. In genere questo comportamento viene esibito per indurre la preda al panico o predarla, non appena è in acqua (Martin, 2003). La fine del modulo avviene nel momento in cui lo squalo si approccia ad una distanza superiore ai 2 metri o si allontana per una distanza superiore ai 10 metri.
2. **Bait follow (BF, inseguimento preda):** modulo esibito durante le attività di sharkdiving dove lo squalo si avvicina lentamente alla preda ma, nel momento in cui questa si allontana, la segue senza aumentare decisamente la sua velocità.

3. **Breach (BR, attacco verticale):** è un comportamento di attacco dal basso verso l'alto, così veloce da far emergere parzialmente o totalmente il corpo dello squalo fuori dall'acqua in verticale, per un'altezza anche di 3 metri (fig. 60).



Figura. 60. Breach di uno squalo bianco a Seal Island (Foto di Sergio Riccardo)

Si pensa che tale comportamento, quando slegato dall'atto predatorio, possa servire come modulo di avvertimento rivolto ad altri conspecifici (Klimley, 2001; Martin, 2003).

4. **Tail stand (TSt, puntamento):** guidato dalla vista, lo squalo si ferma quasi a 5-10 cm dalla preda, mantenendo un assetto verticale di 10-20 secondi col capo rivolto verso l'alto ed il corpo a 45°.

5. **Spy Hop (SpH, emersione di controllo):** emersione laterale del capo per la visione fuori dall'acqua, solitamente con un angolo di 45° tra la testa dello squalo e la superficie dell'acqua. L'acqua di mare che talvolta può rimanere sull'occhio potrebbe consentirgli una parziale visione degli oggetti fuori dall'acqua (Martin, 2003).

6. **Visual inspection (VI, ispezione visiva):** guidato dalla vista, lo squalo si avvicina ad un punto di interesse, che sia una preda o meno, per osservarla; dapprima lo fa in modo scostante per poi man mano avvicinarsi sempre più (Martin, 2003).

7. **Head-up vertical emerging (H-up, emersione della testa):** lo squalo mantiene una postura verticale, col capo fuori dall'acqua per 15-25 secondi.

8. **Tail slap (TSI, codata):** si tratta di una violenta codata sulla superficie dell'acqua che provoca grandi spruzzi; solitamente avviene ad una distanza di 1-2 metri dall'oggetto. Può essere un atteggiamento contro una minaccia o un competitore, oppure un rapido tentativo di fuga (Martin, 2003).

9. **Repetitive Aerial Gaping (RAG, morso aereo ripetitivo):** si tratta di un modulo molto raro dove lo squalo si dispone col muso fuori dall'acqua e apre e chiude la bocca ripetitivamente. Può essere esibito o per sfogare la frustrazione dopo che la preda è scappata più volte, o per far uscire le bolle d'aria regolando così l'assetto (Martin, 2003).

10. **Bashing (BAS, prova d'attacco):** si tratta di un modulo che potrebbe essere considerato un allenamento alla caccia. In questo caso lo squalo non si limita a inseguire la preda, ma apre la bocca nel tentativo di afferrarla, uscendo parzialmente fuori dall'acqua con la parte anteriore del corpo; generalmente morde la preda senza afferrarla per poi lasciarla andare (Martin, 2003).

11. **Jump over:** durante l'inseguimento ad alta velocità di una preda, lo squalo può intercettarne i movimenti, compresi quelli fuori dall'acqua (Martin, 2003).

12. **Toss:** si tratta di un allenamento alla caccia o persino di un gioco. Lo squalo, durante la caccia, fa saltare in aria la preda e la abbandona, lasciandola scappare via (Martin, 2003).

13. **Head stand:** lo squalo mantiene una postura verticale ma con la testa rivolta al fondale per 4-6 secondi; di solito questo modulo avviene quando lo squalo ha una preda in bocca, forse per controllare che non ci siano altri squali competitori (Martin, 2003).

Tra i moduli comportamentali sociali invece troviamo (Martin, 2003; Sperone *et al.*, 2007) (fig. 61):

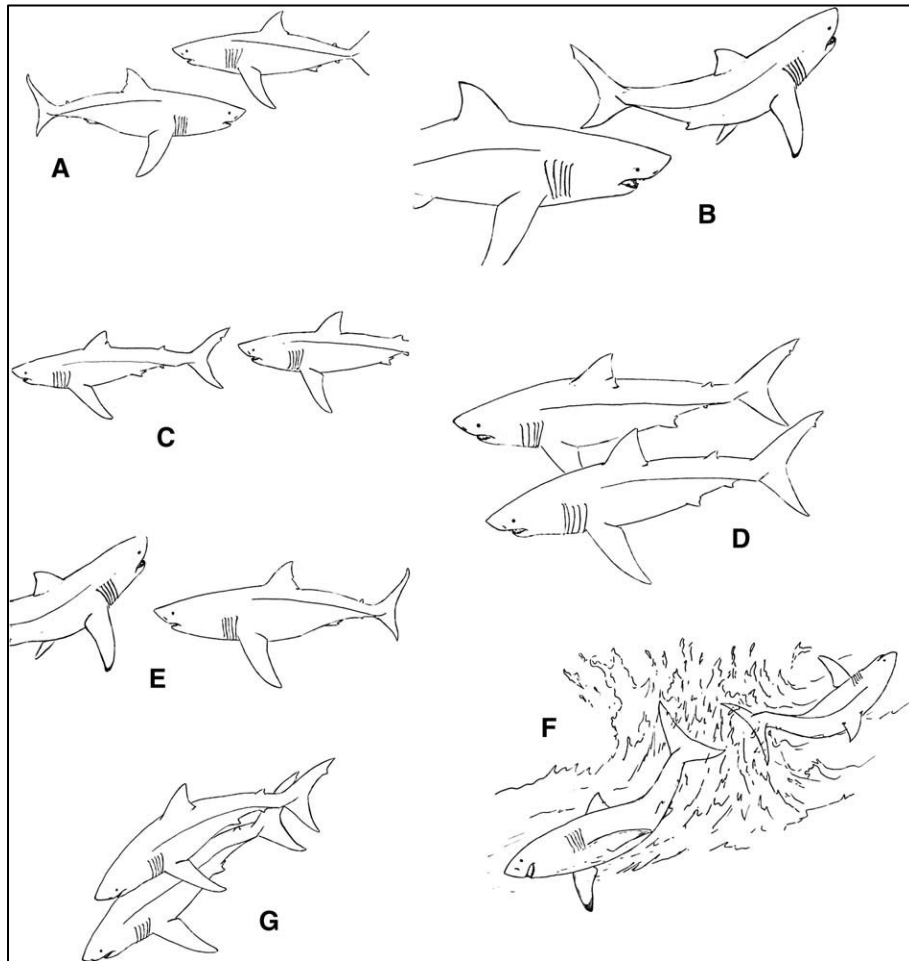


Figura.61 Moduli sociali osservati: [A] swim by, [B] follow give away, [C] follow, [D] parallel swim, [E] give away, [F] splash fight, [G] piggybacking

1. **Swim by (incrocio) (fig. 60 A):** due squali bianchi si incrociano senza collidere, mantenendo meno di un metro di distanza l'uno dall'altro. Può essere sia un comportamento competitivo così come un modo per riconoscersi l'un l'altro. La durata media del modulo è di 9.43 ± 1.42 secondi (fig. 62-63).



Figura. 62. Swim by (Hoyos-Padilla, 2009)

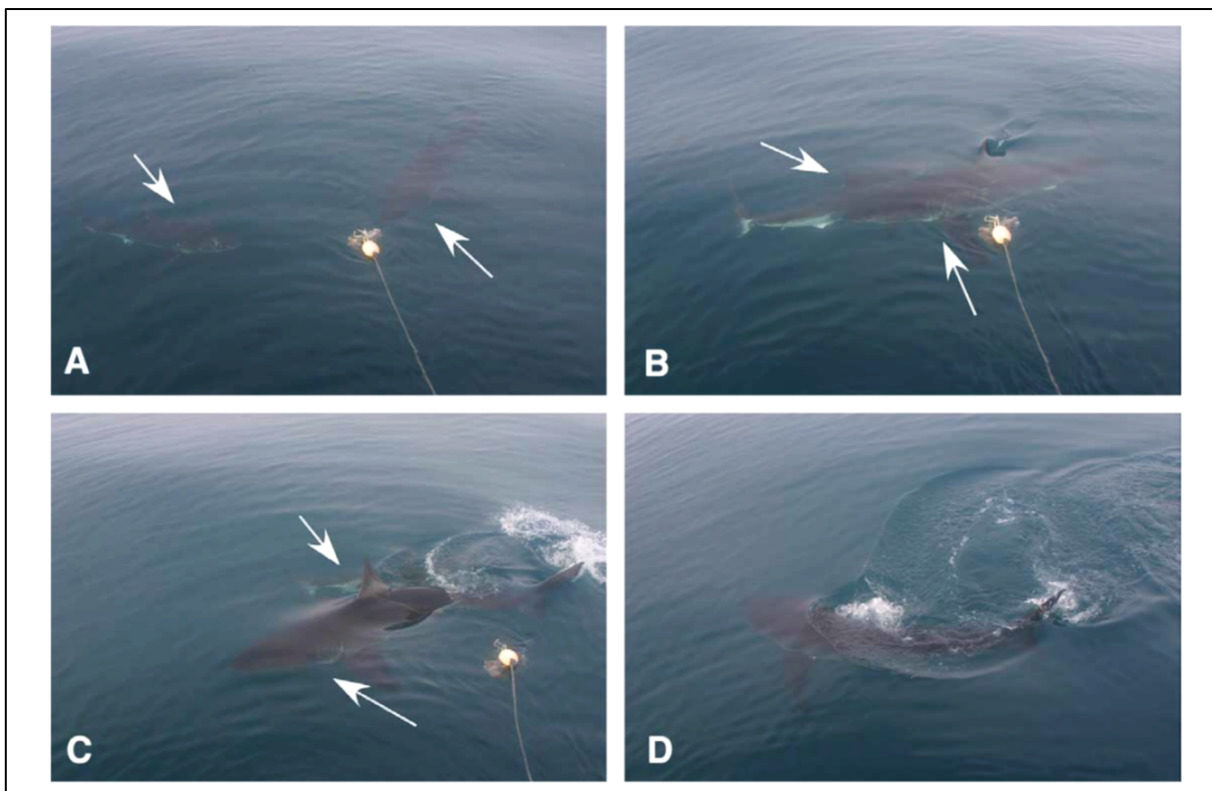


Figura.63 Sequenza di Swim By (Sperone *et al.*, 2010)

2. **Follow give way (accodamento e fuga) (fig. 60 B):** due squali nuotano uno dietro all'altro alla medesima velocità, ma lo squalo che precede, dopo pochi secondi, cambia traiettoria. La durata del modulo è di 38.7 ± 19 secondi.
3. **Follow (inseguimento) (fig. 60 C):** uno squalo dominante segue da vicino un altro squalo forse per intimidirlo e scacciarlo; quest'ultimo accelerando se ne va. Può avvenire anche tra sessi opposti, con il maschio che segue la femmina per accoppiarsi (Martin, 2003). La durata del modulo è di 43 ± 14.8 secondi. (fig. 64).



Figura. 64. Follow (Hoyos-Padilla, 2006)

4. **Parallel swimming (nuoto parallelo) (fig. 60 D):** due individui nuotano alla stessa velocità e nella stessa direzione mantenendosi paralleli per confrontare le taglie e intimidirsi. Il subordinato, poi, accelera e va via. È un modulo comportamentale competitivo per l'accesso ad una risorsa. La durata del modulo è di 17.8 ± 2.3 secondi circa (fig. 65).



Figura. 65. Parallel swimming (Martin, 2003)

- 5. Give way with jawgape (allontanamento con morsi a vuoto) (fig. 60 E):** mentre i due squali stanno per incrociarsi, uno dei due si allontana aprendo e chiudendo ripetitivamente la bocca; viene esibito per affermare il rango sociale o come modo di valutare la forza. La durata del modulo è di circa 9.6 ± 1.15 secondi (fig. 66).



Figura. 66. Give away (Hoyos-Padilla, 2009)

- 6. Splash fight (combattimento di coda) (fig. 60 F):** i due individui competitori si girano di coda, sbattendola violentemente sulla superficie dell'acqua; il dominante sarà quello che provocherà più spruzzi. La durata del modulo è di 8.25 ± 1.06 secondi.

7. **Piggybacking (nuoto ravvicinato) (fig. 60 D):** modulo che può essere preceduto dal follow e seguito dal parallel swimming, nel quale uno squalo nuota parallelamente addossato al dorso dell'altro per svariati secondi; è un modulo di corteggiamento tra sessi opposti. La durata del modulo è di 22 secondi circa.
8. **Stand back:** i due individui, in collisione di rotta, deviano contemporaneamente, dando vita ad un nulla di fatto al livello di vincitori.
9. **Jaw gape:** segno di nervosismo o del sentirsi minacciati: un individuo, perciò, apre e chiude ripetutamente la bocca.
10. **Pectoral fin depression:** segnala il nervosismo e il sentirsi minacciato. Può essere accompagnato dal jaw gape; le pinne pettorali vengono depresse, ovvero spinte verso il basso e ne segue un rapido cambiamento della modalità di nuoto (fig. 67).



Figura. 67. Pectoral fin depression (Hoyos-Pedilla, 2009)

CAPITOLO III

MATERIALI E METODI

3.1. AREA DI STUDIO

Il Sudafrica è uno degli *hot spots* di presenza del grande squalo bianco e lo studio relativo a questa tesi si è svolto all'interno della riserva naturale di Dyer Island ($34^{\circ} 40' 00''$ S – $19^{\circ} 26' 00''$ E) (fig. 68), a circa 7,5 km a largo del porto di Gansbaai e a 200 km ad est da Città del Capo (Micarelli *et al.*, 2006; Sperone *et al.*, 2012).

Quest'area si articola all'interno di un arcipelago nei pressi di Danger Point costituito da due isole principali: Dyer Island e Geyser Rock.

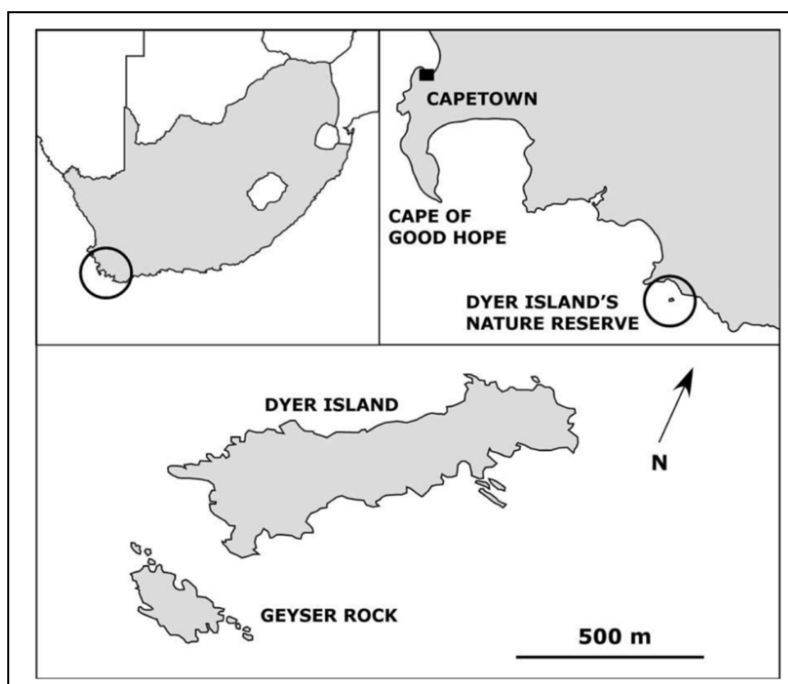


Figura. 68.Area di studio (da Sperone *et al.*, 2010)

Entrambe fanno parte della riserva del “Western Cape Nature Conservation Board”, localizzata nella Bioregione di Agulhas che costituisce l’incontro tra la corrente del Benguela, proveniente dall’Oceano Atlantico e la corrente di Agulhas, che si dirama dall’Oceano Indiano (Griffiths *et al.*, 2010). In estate, i forti venti provenienti da sud-ovest fanno entrare la fredda acqua della corrente del Benguela nella baia, dando origine a fenomeni di upwelling e, dunque, ad un’enorme biodiversità (Jury, 1985). Le due affiorazioni sono separate da un canale lungo 150 m e largo dai 150 ai 250 m,

con una profondità massima di 7 m (Ferreira & Ferreira, 1996; Jewell, 2014), chiamato “Shark Alley” per il grande via vai di squali bianchi, soprattutto nel periodo in cui le giovani otarie entrano in acqua per la prima volta. Un vasto sistema di scogliere sommerse si estende a nord-est presso la zona chiamata Geldsteen ed è connesso alle isole da una densa foresta di kelp dell’ordine Lamnariales (Mig, 1908).

Geyser Rock è un isolotto roccioso di circa 0.5 km di lunghezza e 180 m di larghezza, privo di vegetazione e ospita una colonia di circa 60 mila (Jewell, 2014) otarie orsine del Capo *Arctocephalus pusillus pusillus* (Schreber, 1775) (Ferreira & Ferreira, 1996). Tale isolotto è noto anche per la presenza di una barca naufragata nel 1885, nota come Prince Port.

Dyer island, di fronte, è la più grande delle due isole: misura circa 1.5 km di lunghezza per 0.5 km di larghezza ed è caratterizzata dalla presenza di importanti colonie di uccelli marini tra cui i pinguini del Capo *Spheniscus demersus* (Linnaeus, 1758) (fig. 69), i cormorani del Capo *Phalacrocorax capensis* (Sparman, 1788), i gabbiani del kelp *Larus dominicanus* (Lichtenstein, 1758), i gabbiani grigi *Larus cirrocephalus* (Vieillot, 1818), le procellarie *Procellaria parkinsoni* (Gray, 1862) e le sole del Capo *Morus capensis* (Lichtenstein, 1823).

La temperatura dell’acqua varia dagli 8 ai 21° C, con una media di circa $11 \pm 2^\circ \text{C}$ e la visibilità oscilla tra i 3 e i 20 m, con una media di 8 m (Martin, 2003). Il periodo migliore per osservare gli squali bianchi va da aprile a settembre, durante l’inverno australe.



Figura. 69. Pinguini del Capo *Spheniscus demersus* (Foto di Sergio Riccardo)

3.2. COMUNITÀ BIOTICHE

La riserva naturale di Dyer Island è caratterizzata da una grande biodiversità marina. Infatti, oltre al grande squalo bianco, si possono osservare diversi cetacei, come le balene australi *Eubalena australis* (Gray, 1821), le megattere *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781), le balenottere di Bryde *Balaenoptera edeni* (Anderson, 1878) e anche cetacei minori come tursiopi *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) e suse dell'indopacifico *Sousa chinensis* (Osbeck, 1765). Tra i pinnipedi, invece, possiamo osservare l'otaria del Capo *Arctocephalus pusillus pusillus*. Inoltre, si trovano più di 29 specie di uccelli tra cui sule, cormorani, sterne, beccacce, albatros, gabbiani del Capo, pinguini della specie *Spheniscus demersus* e altre ancora. Alla base dell'equilibrio di questo ecosistema troviamo le alghe brune *Ecklonia maxima* e *Laminaria pallida* che formano le foreste di kelp (fig. 70): queste, da un lato, fungono da riparo per le otarie e, dall'altro, ospitano un'incredibile biodiversità di animali più piccoli tra cui l'abalone *Haliotis madae* (Linnaeus, 1758) e il gasteropode *Turbo cidaris* (Gmelin, 1791).

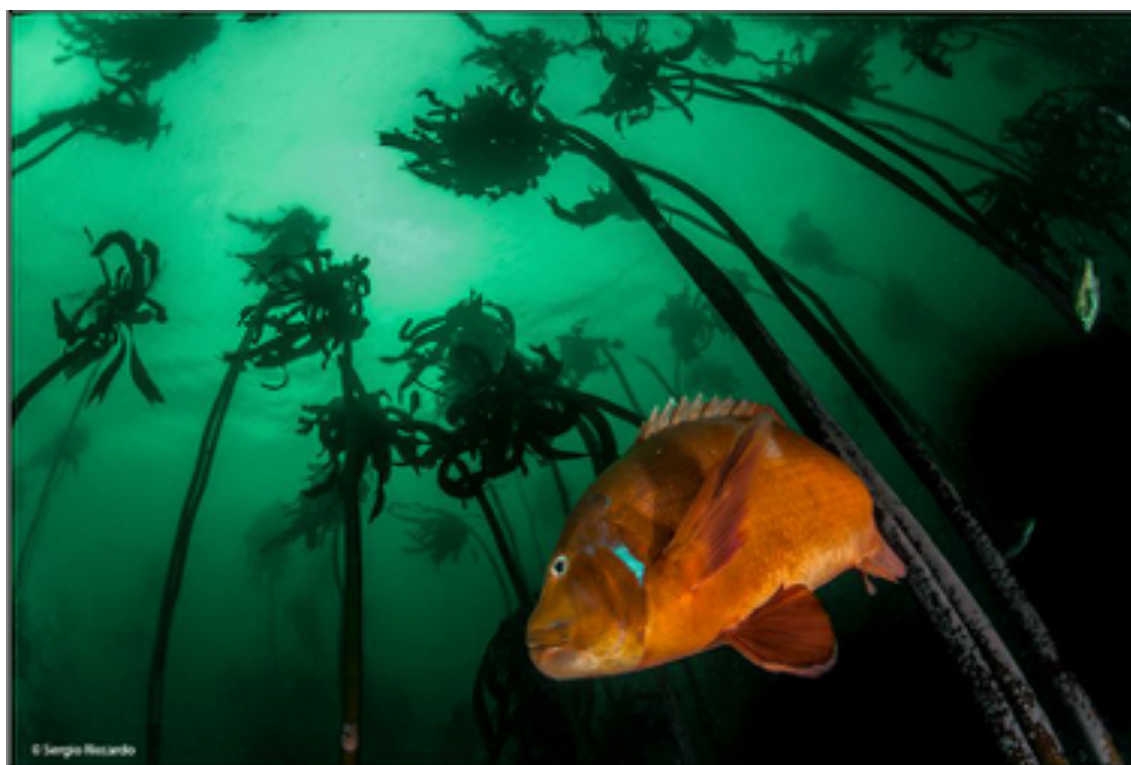


Figura. 70. Foresta di kelp (Foto di Sergio Riccardo)

L'abalone ha un ruolo ecologico molto importante, in quanto si nutre di kelp ma, negli ultimi anni, è stato purtroppo vittima della pesca e del commercio illegale, per cui dal 2007 è stato inserito

nell'appendice III della CITES (Convention on International Trade of Endangered Species- Convezione sul commercio internazionale di specie in via d'estinzione) ai fini di favorirne la protezione (Dyer Island Conservation Trust, 2001) (fig. 71).



Figura. 71. Abalone, genere *Haliotis* (Foto di Francesca Romana Reinero)

Oltre a questi invertebrati erbivori è presente una grande varietà di organismi sospensivori tra cui bivalvi come *Aulacomya ater* (Molina, 1782), spugne del genere *Tethya* e ascidie del genere *Pyura*. Infine, è possibile osservare piccoli carnivori invertebrati come gli isopodi *Cirolana imposita* (Bardard, 1955) e le aragoste *Jasus lalandii* (Milne-Edwards, 1837). Queste ultime rappresentano le principali prede degli squali pigiama tra cui *Poroderma africanum* (Gmelin, 1789) e *Poroderma pantherinum* (Müller & Henle, 1838) (fig. 72).



Figura. 72. Squalo pigiama *Poroderma africanum* (Sergio Riccardo)

3.3. OSSERVAZIONI ETOLOGICHE

Le osservazioni etologiche sul campo, effettuate ogni anno dal 2009 al 2019 tra aprile e maggio, sono state rese possibili grazie all'utilizzo delle imbarcazioni: Barracuda e "Slashfin" messe a disposizione dalle compagnie di "shark-cage diving"; Shark Diving Unlimited e Marine Dynamics a Gansbaai (fig. 73).

Si tratta di un natante di 12 metri, Barracuda e di un catamarano lungo 14 metri, Slashfin, dotati entrambi di un ponte superiore utile per le osservazioni, per i filmati e le fotografie dall'alto degli esemplari e di gabbie anti-squalo di acciaio zincato rettangolare lunghe circa 4 metri, utilizzate per stimare approssimativamente le lunghezze degli esemplari e per le osservazioni subacquee, finalizzate soprattutto a determinare il sesso degli individui e per ulteriori osservazioni morfologiche ed etologiche.



Figura. 73. “Slashfin”, imbarcazione della Marine Dynamics (Foto di Francesca Romana Reinerio)

Le osservazioni subacquee sono state svolte in apnea, in quanto le insufflazioni di aria tipiche dei respiratori a bombole infastidiscono gli squali; in base alle condizioni meteorologiche, sono state effettuate circa 6-8 ore di osservazioni giornaliere dalla barca, divise fra mattina e primo pomeriggio e 2-4 ore di osservazioni giornaliere dalla gabbia.

Durante le giornate destinate a tali osservazioni l'imbarcazione, destinata ad uso esclusivo del team del Centro Studi Squali-Istituto scientifico di Massa Marittima (GR), veniva ancorata nei pressi di Dyer Island dove, per attirare gli squali, l'equipaggio pasturava (*chumming*) per una media di 35 minuti prima dell'arrivo degli animali, continuando ogni 10 minuti per tutto il resto del tempo necessario ad effettuare le osservazioni.

La pastura (*chum*) era composta da acqua di mare, sangue di tonno e piccoli pezzi di pesce (fig. 74), permettendo così agli animali di effettuare attività di *scavenging* (comportandosi da spazzini di mare) per farli avvicinare alla barca, simulando un comportamento totalmente naturale.



Fig. 74. Pastura utilizzata in barca (Foto di Francesca Romana Reiner)

Per indurre gli squali a manifestare i moduli comportamentali d'attacco, era presente il bait (fig.75), costituito da una testa di tonno attaccata ad una cima di circa 4 m e ad un galleggiante terminale.

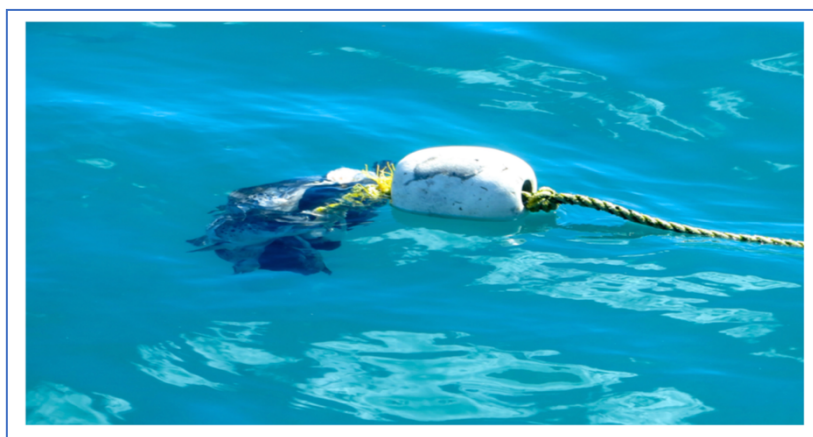


Fig. 75. Trancio di tonno attaccato ad una cima e ad un galleggiante terminale (foto di Francesca Romana Reiner)

Un membro dell'equipaggio posto a poppa era destinato al lancio del bait in mare che, al momento dell'arrivo dello squalo, veniva ritirato velocemente in barca facendo attenzione che l'esca non venisse catturata per evitare un eccessivo nutrimento dello squalo.

Al fine di rendere il lavoro organizzato e rigoroso, il gruppo principale dei partecipanti è stato suddiviso in 5 piccoli gruppi con compiti differenti e posto sui due differenti livelli dell'imbarcazione. La suddivisione dei gruppi era la seguente:

- **GRUPPO 1. Identificazione degli esemplari:** questo gruppo si è occupato di identificare gli esemplari che hanno approcciato l'imbarcazione numerandoli e segnalandone sesso, dimensioni, e segni particolari, utili al riconoscimento dell'individuo nel caso di un possibile riavvistamento. Tale compito veniva svolto quotidianamente dagli studenti affiancati dal prof. Emilio Sperone per tutte le ore di osservazione dal ponte superiore della barca, di modo da avere una miglior visuale possibile dell'esemplare.
- **GRUPPO 2. Osservazione sul comportamento sociale:** questo gruppo si occupava di individuare e registrare i moduli di comportamento sociale messi in atto dagli squali che si avvicinavano all'imbarcazione e alla preda passiva. Tale compito è stato svolto da un gruppo di studenti ed è stato portato avanti per tutte le ore di osservazione, con momenti di alternanza per permettere agli studenti l'immersione in gabbia al fine di fornire informazioni utili circa il sesso dell'esemplare e di raccogliere materiale fotografico utile. Anche questo gruppo era collocato sul ponte superiore per permettere una visuale più ampia necessaria quando si prendono in considerazione più esemplari contemporaneamente.
- **GRUPPO 3. Osservazione comportamento individuale:** questo gruppo si è occupato di individuare e registrare i moduli di comportamento individuale messi in atto dagli esemplari nei confronti del bait. Le interazioni individuali si sono svolte in quantità notevole e dunque il lavoro è stato svolto dagli studenti alternando momenti di inattività per permettergli di immergersi in gabbia, fornendo informazioni utili all'identificazione dell'esemplare, e di raccogliere materiale fotografico utile. Anche questo terzo gruppo era collocato sul ponte superiore ed era composto da due studenti.

- **GRUPPO 4. Foto-identificazione delle pinne dorsali:** questo gruppo si è occupato di raccogliere il materiale fotografico utilizzato per l'identificazione degli squali in base alla loro pinna dorsale. Questa tecnica risulta molto importante poiché permette di identificare ogni individuo con assoluta certezza grazie ai marker presenti sulle pinne dorsali degli squali che rappresentano una sorta di “impronta digitale” unica per ogni individuo (Micarelli *et al.*, 2015). Tale compito svolto dai due membri dello staff specializzati è stato portato avanti per tutte le ore di osservazione dalla poppa dell'imbarcazione, per permettere una visuale ottimale e minimizzare il riflesso del sole sulla superficie dell'acqua che spesso rende le foto inutilizzabili.
- **GRUPPO 5. Laser fotogrammetrico, misurazioni degli esemplari con i laser:** questo gruppo si è occupato di effettuare le misurazioni degli esemplari con i laser. Il gruppo era affiancato dal dott. Micarelli che ha effettuato le misurazioni sott'acqua, all'interno della gabbia, mentre gli studenti hanno effettuato le misurazioni dall'imbarcazione con un ulteriore laser. Difatti, sono state impiegate due tipologie di laser differenti: il primo, progettato appositamente per il CSS, è un laser a luci rosse impermeabili fino a 50 m con una GoPro su supporto in acciaio rivestito in neoprene; il secondo, invece, è un laser a luci verdi con una base scheletrica a cui è stata ancorata una macchina fotografica di tipo reflex, modello Nikon ed equipaggiata, in seguito, con un accessorio in grado di poter posizionare al di sopra l'actioncam GoPro. La reflex presentava un obiettivo che ha avuto funzione di taratura. Inoltre, i due laser sono stati montati ad una distanza tra essi di 29.8 cm, dato fondamentale per l'elaborazione dei fotogrammi, da cui è stato possibile ottenere la misurazione dei diversi esemplari di squalo bianco (Di Crescenzo, 2017).

Un ulteriore ausilio alla raccolta dati è stato fornito dall'attrezzatura elettronica per la raccolta di immagini e video utili sia allo studio del comportamento sociale, sia ai fini della foto identificazione nella comparazione delle pinne dorsali.

Successivamente, ogni individuo veniva identificato con un numero in base alle sue caratteristiche biologiche (sesso, lunghezza) e morfologiche (identificazione della pinna dorsale, colore, segni particolari, presenza di parassiti) osservate.

La lunghezza totale degli individui (*Total length* -TL), considerata dalla punta del muso fino all'estremità posteriore del lobo superiore della pinna caudale, viene stimata tramite la comparazione

dell'individuo con la lunghezza della gabbia o tramite l'utilizzo della fotogrammetria a laser. Quest'ultima tecnica consente di ottenere in maniera contemporanea più informazioni come lunghezza totale o parziale, lunghezza delle pinne e misure proporzionali delle varie parti del corpo dell'animale (Di Crescenzo, 2017) ed è risultata essere utile nella misurazione di esemplari di *Manta alfredi* (Deakos, 2010) e di *Rhincodon typus* (Jeffrey *et al.*, 2012), fornendo risultati preliminari interessanti anche per gli squali bianchi.

Per quanto riguarda gli squali bianchi, sono stati considerati individui adulti i maschi con una TL $\geq$ a 3,5 metri e le femmine con una TL $\geq$ a 4,5 metri (Compagno *et al.*, 2005).

Infine, per ogni individuo identificato, è stata osservata la strategia di attacco e l'approccio alla preda (orizzontale, verticale e diagonale), sia dall'imbarcazione che dalla gabbia (fig. 76).

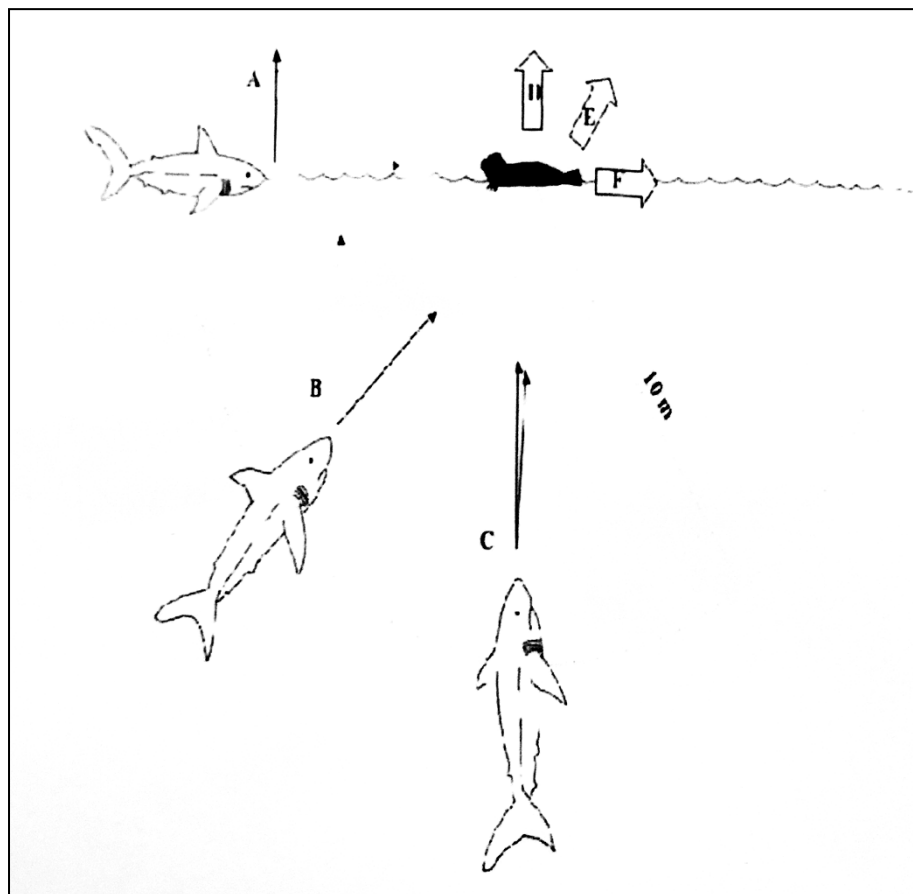


Figura. 76. Strategie di attacco adottate dallo squalo bianco (A-orizzontale; B-diagonale; C-verticale)

Lo sviluppo di un ecoturismo basato sull'osservazione dello squalo bianco in gabbia o dalla barca permette di aumentare le conoscenze di questa specie e, allo stesso tempo, di mettere in atto misure

di conservazione. Tuttavia, l'ecoturismo sembra avere dei riscontri negativi sullo squalo in quanto quest'ultimo, associando la presenza delle barche e degli esseri umani al cibo, sembra ignorare le prede naturali alterando così l'equilibrio dell'ecosistema. Proprio a tal proposito Bromilow, attraverso la comparazione tra le osservazioni da lui fatte con quelle di Martin *et al.* (2005), ha condotto uno studio mirato a capire se l'ecoturismo avesse o meno effetti sulle abitudini alimentari degli squali bianchi. I risultati di questo studio (Bromilow, 2014), rivelano come vi sia una differenza di approccio tra la predazione artificiale, in presenza di prede passive di superficie e quella naturale sulle otarie in movimento. Tenendo conto che durante la predazione artificiale l'approccio alla preda da parte dello squalo bianco è poco aggressivo e richiede un tempo di investigazione molto più lungo rispetto alla predazione naturale, si può concludere come non ci siano effetti prolungati sul comportamento degli squali a seguito delle attività svolte attorno alla barca, in quanto gli squali, sono per lo più attratti dall'odore della pastura rilasciata attorno alla barca, al fine di esaminarla, assieme alle prede presenti, come avviene tipicamente nei comportamenti di *scavenging*.

3.3.1. RACCOLTA DEI DATI ETOLOGICI E MORFOLOGICI

Durante le osservazioni in barca, i gruppi dediti all'osservazione dei comportamenti disponevano di una serie di schede differenti in base al loro compito.

Le schede utilizzate per il comportamento sociale (fig. 77) riportavano i seguenti dati da compilare:

- data e ora dell'avvistamento;
- numero identificativo dello squalo;
- condizioni ambientali (mare, cielo, temperatura dell'acqua)
- informazioni biologiche (sesso, stadio, lunghezza, segni particolari) sugli esemplari che hanno esibito un comportamento sociale e su un eventuale riavvistamento
- proiezioni ortogonali schematiche dello squalo sulle quali è stato possibile annotare i segni particolari (ad esempio le cicatrici) di ogni esemplare;
- osservazioni sul comportamento sociale esibito, sulla rispettiva durata e sull'esemplare dominante;

- eventuali note.



POSIDONIA
SEZIONE ACQUARIUM PUBBLICO
MUSEO DI NATURALIA
PROGETTO DI RICERCA



**SCHEDA OSSERVAZIONE COMPORTAMENTO SOCIALE
GRANDE SQUALO BIANCO**

DATA		ORA		CONDIZIONI AMBIENTALI		
				MARE	CIELO	T ACQUA

INFORMAZIONI BIOLOGICHE ESEMPLARE A				
SESSO	STADIO	LUNGHEZZA	SEGN PARTICOLARI	EVENTUALE RIAVVISTAMENTO

INFORMAZIONI BIOLOGICHE ESEMPLARE B				
SESSO	STADIO	LUNGHEZZA	SEGN PARTICOLARI	EVENTUALE RIAVVISTAMENTO

OSSERVAZIONI COMPORTAMENTALI			
MODULO	DURATA	DOMINANTE	NOTE

LEGENDA
A. Swim By
B. Follow give way
C. Follow
D. Parallel swimming
E. Give way
F. Splash fights
G. Piggybacking

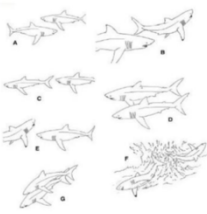


Figura. 77. Scheda sul comportamento sociale dello squalo bianco (Foto di Francesca Romana Reinero)

3.3.2 ANALISI STATISTICHE

Per ogni anno, nelle diverse spedizioni scientifiche, sono stati registrati sulle schede: numeri degli esemplari interagenti sesso di entrambi, maturità di entrambi, comportamento sociale esibito e condizioni meteo-marine (condizioni del mare, copertura del cielo e temperatura dell'acqua). Queste ultime non sono state registrate solo nel 2014. Nel 2019, invece, non sono stati osservati comportamenti sociali, motivo per il quale è stato considerato per le analisi statistiche l'arco temporale che va dal 2009 al 2018. Sono stati utilizzati gli istogrammi di frequenza per verificare chi, tra maschi e femmine e adulti ed immaturi, esibisse maggiormente i comportamenti sociali. L'istogramma di frequenza non è altro che la rappresentazione grafica di una distribuzione in classi di un carattere continuo (Fowler & Cohen, 2010). Infine, è stato utilizzato il test di ipotesi di indipendenza lineare, verificato attraverso l'utilizzo della statistica del chi-quadro, per verificare l'indipendenza tra le variabili sesso/comportamento esibito e maturità/comportamento esibito. L'ipotesi nulla testa la presenza di non dipendenza lineare (o indipendenza), mentre l'ipotesi alternativa testa la presenza di dipendenza lineare (o non indipendenza). La statistica chi quadro si ottiene calcolando, per ogni cella della tabella di contingenza, la differenza al quadrato tra la frequenza osservata e quella attesa, diviso per quella attesa e sommando il risultato per ogni cella (Fowler & Cohen, 2010).

Tutte le statistiche sono state realizzate mediante Excel 16.44.

CAPITOLO IV

RISULTATI

In totale, dal 2009 al 2018, sono state osservate 525 interazioni sociali, di cui 252 esibite dalle femmine (F), 193 dai maschi (M) e 80 da individui di sesso non identificato (U). Allo stesso tempo, delle 525 interazioni osservate, 409 sono state esibite dagli individui immaturi (IM), 73 dagli adulti (A) e 43 da individui di maturità non identificata (ID) (Tab. 1). I comportamenti sociali osservati sono stati: il Follow (FO), il Follow give way (FGW), il Give Way with Jaw Gape (GW), il Piggybacking (PB), il Parallel Swimming (PS), lo Swim By (SB), lo Splash Fight (SF) e lo Stand Back (STB). Non sono stati osservati il Jaw Gape e il Pectoral Fin Depression.

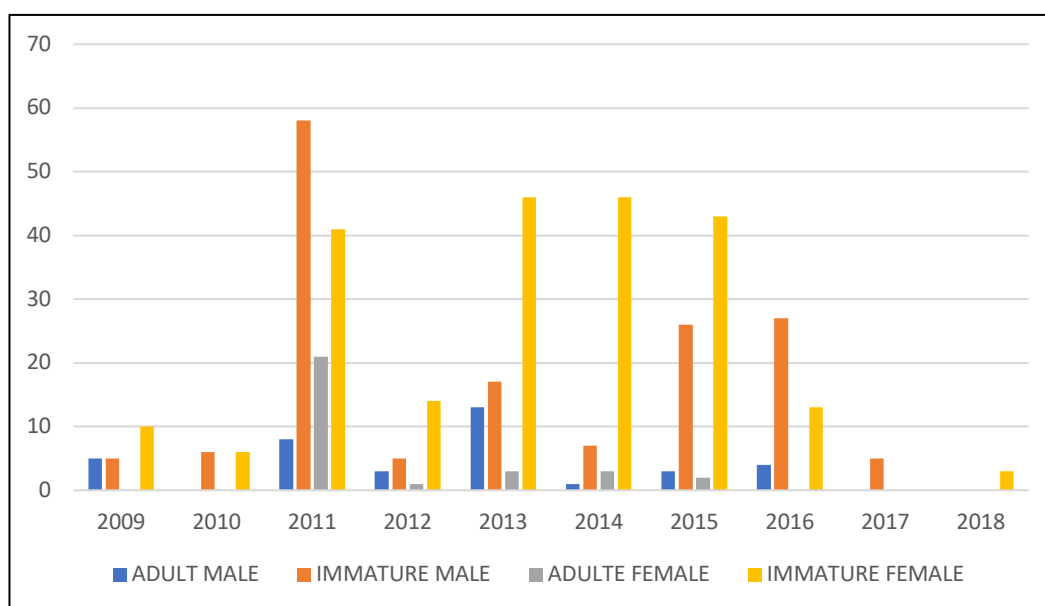
Il comportamento più osservato è stato lo **Swim By** con 205 interazioni osservate e, a seguire, il Parallel Swimming con 95 (Tab. 1).

Tabella 1. Osservazioni dei comportamenti sociali esibiti divisi per anno, sesso e maturità

Anno	Osservazioni	SESSO			MATURITA'			COMPORTAMENTI SOCIALI							
		F	M	U	A	IM	ID	FO	FGW	GW	PB	PS	SB	SF	STB
2009	20	10	10	0	5	15	0	2	2	2	0	1	13	0	0
2010	12	6	6	0	0	12	0	4	6	0	0	2	0	0	0
2011	139	62	66	11	29	95	15	16	22	6	2	34	50	2	7
2012	56	15	8	33	10	25	21	8	13	0	0	16	19	0	0
2013	93	49	30	14	16	74	3	17	15	10	0	16	31	2	2
2014	57	49	8	0	4	53	0	4	7	3	0	8	31	2	2
2015	96	45	29	22	5	87	4	20	9	14	0	14	38	1	0
2016	44	13	31	0	4	40	0	8	12	2	0	4	18	0	0
2017	5	0	5	0	0	5	0	0	1	0	0	0	4	0	0
2018	3	3	0	0	0	3	0	0	0	2	0	0	1	0	0
TOTAL	525	252	193	80	73	409	43	79	87	39	2	95	205	7	11

Dal 2009 al 2018, i comportamenti sociali sono stati esibiti in maniera alternata sia dai maschi che dalle femmine: nel 2009 e nel 2010, maschi e femmine hanno esibito lo stesso numero di interazioni; nel 2012, 2013, 2014 e 2015 le femmine hanno effettuato un numero maggiore di interazioni, mentre nel 2011 e nel 2016 sono stati i maschi ad interagire più frequentemente. Nel 2017 le femmine non hanno mostrato comportamenti sociali, mentre nel 2018 non sono stati osservati nei maschi. Allo stesso tempo hanno esibito comportamenti sociali, per tutti gli anni, molti più immaturi rispetto agli adulti; addirittura, nel 2010, nel 2017 e nel 2018 nessun individuo adulto ha esibito interazioni sociali (Fig. 2). Nel complesso, abbiamo osservato che ad aver esibito più comportamenti sociali in 10 anni di raccolta dati sono stati gli esemplari immaturi di sesso femminile. Tuttavia, non sono stati considerati né gli individui di cui non si conosce il sesso (U), né gli individui di cui non si conosce la maturità (ID), onde evitare di distorcere i risultati delle statistiche.

Figura 2. Frequenza delle osservazioni degli esemplari che hanno esibito i comportamenti sociali divisi per sesso e maturità



Andando ad analizzare gli esemplari che hanno esibito i comportamenti sociali per ogni singolo anno divisi per sesso e maturità, possiamo osservare che: nel 2010, su un totale di 12, hanno esibito comportamenti solo esemplari immaturi di entrambi i sessi; nel 2011, su un totale di 139, e nel 2017, su un totale di 5, maggiormente esemplari immaturi di sesso maschile; nel 2009, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016 e nel 2018, rispettivamente su un totale di 20, 56, 93, 57, 96, 44, 3, maggiormente esemplari immaturi di sesso femminile (Tab. 3). Queste osservazioni non fanno altro che confermare il trend descritto nella Figura 1, sottolineando che, nella Riserva Naturale di Dyer Island, dal 2009 al 2018, i comportamenti sociali siano stati esibiti maggiormente da individui immaturi di sesso femminile.

Tabella 3. Frequenza degli esemplari che hanno esibito i comportamenti sociali per ogni singolo anno, divisi per sesso e maturità

	Sesso/Maturità	Adulti	Immaturo
2009	Maschi	50%	50%
	Femmine	0%	100%
2010	Maschi	0%	100%
	Femmine	0%	100%
2011	Maschi	12%	88%
	Femmine	34%	66%
2012	Maschi	38%	63%
	Femmine	7%	93%
2013	Maschi	43%	57%
	Femmine	6%	94%
2014	Maschi	13%	88%
	Femmine	6%	94%
2015	Maschi	10%	90%
	Femmine	4%	96%
2016	Maschi	13%	87%
	Femmine	0%	100%
2017	Maschi	0%	100%
	Femmine	0%	0%
2018	Maschi	0%	0%
	Femmine	0%	100%

Infine, per verificare l'indipendenza tra le variabili comportamento esibito/sexo e comportamento esibito/maturità, sono stati eseguiti i test di ipotesi di indipendenza lineare (chi-quadro). In tutti e cinque i test (Tab. 4), il *pvalue* è risultato significativo portando a rifiutare l'ipotesi nulla e ad accettare l'ipotesi alternativa di dipendenza tra le variabili. Dunque, il fatto che ad esibire più comportamenti sociali nell'arco di 10 anni di raccolta dati siano stati gli esemplari immaturi di sesso femminile, è significativo.

Tabella 4. Test di ipotesi di indipendenza lineare (chi-quadro) tra le variabili comportamento sociale/sexo, comportamento sociale/maturità e comportamento sociale/totale. Nell'ultima tabella sono presenti i *pvalue* e i livelli di significatività relativi ai cinque test di ipotesi di indipendenza lineare effettuati.

CHI-QUADRO SUI COMPORTAMENTI SOCIALI (FEMMINE)			
Comportamento	Frequenze osservate	Frequenze attese	P-VALUE
F	32,00	4,02	0,00
FGW	36,00	5,08	
GW	19,00	1,42	
PB	1,00	0,00	
PS	46,00	8,30	
SB	107,00	44,90	
SF	7,00	0,19	
STB	5,00	0,10	
TOT.	255	-	

CHI-QUADRO SUI COMPORTAMENTI SOCIALI (MASCHI)			
Comportamento	Frequenze osservate	Frequenze attese	P-VALUE
F	31,00	4,93	0,00
FGW	36,00	6,65	
GW	13,00	0,87	
PB	1,00	0,01	
PS	35,00	6,28	
SB	73,00	27,33	
SF	1,00	0,01	
STB	3,00	0,05	
TOT.	195	-	

CHI-QUADRO SUI COMPORTAMENTI SOCIALI (IMMATURI)			
Comportamenti	Frequenze osservate	Frequenze attese	P-VALUE
F	53,00	6,85	0,00
FGW	66,00	10,62	
GW	36,00	3,16	
PB	1,00	0,00	
PS	78,00	14,84	
SB	160,00	62,44	
SF	6,00	0,09	
STB	8,00	0,16	
TOT.	410		

CHI-QUADRO SUI COMPORTAMENTI SOCIALI (ADULTI)			
Comportamenti	Frequenze osservate	Frequenze attese	P-VALUE
F	19,00	4,63	0,00
FGW	11,00	1,55	
GW	2,00	0,05	
PB	1,00	0,01	
PS	9,00	1,04	
SB	32,00	13,13	
SF	1,00	0,01	
STB	1,00	0,01	
TOT.	78	-	

CHI-QUADRO SUI COMPORTAMENTI SOCIALI (TOTALE)			
Comportamenti	Frequenze osservate	Frequenze attese	P-VALUE
F	78	11,6	0,00
FGW	86	14,1	
GW	39	2,9	
PB	2	0,0	
PS	95	17,2	
SB	205	80,0	
SF	7	0,1	
STB	11	0,2	
TOT.	525	-	

CHI-QUADRO SUI COMPORTAMENTI SOCIALI (P-VALUE)	
Campioni Totali	0.00***
Maschi	0.00***
Femmine	0.00***
Adulti	0.00***
Immaturo	0.00***

CAPITOLO V

DISCUSSIONI E CONCLUSIONI

5.1 DISCUSSIONI

Il presente elaborato, che è parte di un progetto sull'etologia di *Carcharodon carcharias* ben più ampio che il Centro Studi Squali sta portando avanti, ha avuto come scopo quello di osservare le interazioni sociali di superficie del grande squalo bianco in presenza di prede passive nella riserva naturale di Dyer Island (Gansbaai, Sudafrica).

In merito alle osservazioni svolte da Klimley (2001) e da Martin (2003) e, in seguito, analizzate ed ampliate da Sperone *et al.* (2010), i moduli sociali descritti ad oggi in letteratura per lo squalo bianco sono ben 10. Quelli osservati dal 2009 al 2018 nelle diverse spedizioni scientifiche del Centro Studi Squali in Sud Africa sono stati però solamente otto, tra cui: il Follow (FO), il Follow give way (FGW), il Give Way with Jaw Gape (GW), il Piggybacking (PB), il Parallel Swimming (PS), lo Swim By (SB), lo Splash Fight (SF) e lo Stand Back (STB). Non sono stati osservati il Jaw Gape e il Pectoral Fin Depression. Tali comportamenti devono essere intesi sia come dimostrazioni di avvertimento, sia come manifestazioni atte a determinare un rapporto di dominanza e subordinazione. L'instaurarsi di una gerarchia è un elemento favorevole per entrambi gli esemplari interessati, in quanto, evitando uno scontro diretto e, dunque, la possibilità di ferirsi, presenta un guadagno sia a livello energetico, ma anche la possibilità di preservarsi per una predazione futura (Sperone *et al.*, 2010). Considerando che, sia il comportamento predatorio di superficie degli squali bianchi in presenza di un bait (Martin *et al.*, 2005; Micarelli *et al.*, 2006; Sperone *et al.*, 2012) che i comportamenti sociali (Sperone *et al.*, 2010) non siano un semplice riflesso di risposta allo stimolo, ma piuttosto un insieme di risposte plastiche (Sperone *et al.*, 2012), risulta molto complicato racchiudere in schemi etologici predefiniti tali risposte da parte di organismi marini predatori come gli squali bianchi. Gli stessi problemi si sono presentati per gli studi etologici di specie predatrici come i cetacei (ad esempio *Orcinus orca*) (Tyach, 1981; Gyax, 1993; Kuczaj & Yeater, 2007) e gli alligatori (Vliet, 1989), ovvero animali acquatici che presentano comportamenti di superficie di facile osservazione e sui quali è possibile fare ricerca. Considerato che lo squalo bianco è un vertebrato pelagico, il suo studio risulta molto complesso: pertanto, il modo migliore per creare un approccio con questo pesce, è quello di stimolare le sue attitudini predatorie con l'ausilio di prede passive.

In seguito ai risultati ottenuti dai dati raccolti durante le spedizioni scientifiche dal 2009 al 2018, si può affermare, dai risultati dei test del chi quadro (Tab.3), che lo squalo bianco interagisca con i suoi

conspecifici e che a farlo siano prevalentemente le femmine immature. Nonostante sia stato per molti anni considerato come una specie solitaria, *C. carcharias* risulta invece essere un animale in grado di esibire comportamenti sociali: in contrapposizione a quanto affermato da Findlay *et al.* (2016), i risultati di queste ricerche dimostrano infatti come gli squali non formino associazioni casuali ma siano attenti a creare fra loro, soprattutto in prossimità di prede (in questo caso passive), una gerarchia.

Nello specifico, i risultati dei comportamenti sociali esibiti dagli squali che interessano l'area di Dyer Island mostrano sia moduli competitivi, come ad esempio il Follow e il Follow-give way, sia moduli di “mite” osservazione, come ad esempio il Parallel Swimming e lo Swim by (Randi, 2010): quest’ultimo, infatti, come si evince dalla Tabella 1, è risultato essere il comportamento sociale maggiormente osservato. Nonostante la motivazione che comporta tali interazioni sia solo ipotizzata, si presume che a livello energetico il costo di una competizione vera e propria (come un Follow, un Follow give way o uno Splash fight) sia molto più alto di quello necessario per l'attuazione dello Swim By o del Parallel Swimming, soprattutto in previsione di quelli che possono essere gli svantaggi di eventuali ferite.

Questo non va altro che a confermare gli studi effettuati sia da Martin (2003) che da Sperone *et al.* (2010) i quali, sulla base del comportamento di messa in fuga attuato dagli esemplari immaturi in seguito all’arrivo dei maturi, hanno osservato un dominio gerarchico basato sulle dimensioni, il quale, in risposta al rischio intrinseco che esiste nelle interazioni sociali tra gli squali bianchi, permette loro di garantire la sopravvivenza degli esemplari più piccoli. La messa in fuga potrebbe consentire allo squalo immaturo di valutare il comportamento di quello maturo o, come osservato in altri studi, potrebbe alternarsi nell’attacco e nel consumo della preda come predatore opportunista (Curtis *et al.*, 2006; Martin, 2003; Sperone *et al.*, 2012).

Analizzando i risultati del nostro studio, si evidenzia come la composizione del campione risulti piuttosto sbilanciata, non tanto per il sesso, dove sono stati osservati 252 femmine e 193 maschi, quanto per la grande numerosità degli individui immaturi (409) rispetto ai maturi (73).

Al contempo, analizzando le frequenze medie di esibizione di ciascun comportamento da parte degli esemplari, distinte in base al sesso e alla maturità sessuale (Fig.2) e i *pvalue* (sempre = 0,00) relativi ai cinque test di ipotesi di indipendenza lineare (chi-quadro) tra le variabili comportamento sociale/sesso, comportamento sociale/maturità, comportamento sociale/totale (Tab.3), emerge una relazione significativa tra i moduli sociali, il sesso e la maturità degli animali.

Questo risultato sembra andare di pari passo con lo studio riportato nel 1954 da Allee e Dickinson, i quali, studiando gli esemplari di un gruppo di palombi (*Mustelus canis*), riportarono per la prima volta la prova diretta di un'organizzazione sociale negli squali, notando che gli esemplari più piccoli evitavano quelli più grandi.

In seguito a tale studio, prove di gerarchie di dominanza basate sulla taglia e/o sesso sono state descritte anche in ulteriori specie di squali tra cui: squali toro e squali grigi (Weihs *et al.*, 1981), squali martello dal berretto (Myrberg & Gruber, 1974), squali limone (Clarck, 1963) e squali delle Galapagos (Limbaugh, 1963).

Dalle analisi compiute nel nostro studio, in base al sesso degli animali osservati, si evince che siano le femmine a mostrare la maggior frequenza dei comportamenti, specialmente lo Swim By e il Parallel Swimming che sottolineano l'identificazione di una forma di rispetto del subordinato nei confronti dell'individuo dominante. Come già rilevato nello studio di Sperone *et al.* (2012), tali moduli di “mite” osservazione rispecchiano un tipo di approccio estremamente tranquillo e di titubanza iniziale, confermando quindi gli studi di Bromilow (2014), Micarelli *et al.* (2020) e le osservazioni effettuate da Martin *et al.* (2005) che sostengono come lo squalo abbia un approccio sicuramente più aggressivo con le prede naturali piuttosto che con quelle passive, dove il periodo di investigazione è senz'altro più lungo.

French *et al.* (2018), in seguito ai loro studi, hanno suggerito che, essendo importanti per tutta l'ontogenesi, il sesso e la specializzazione individuale sono fattori chiave nella variazione ecologica degli squali: si potrebbe ipotizzare che le femmine immature, in fase di shift dentario che anticipa la maturità sessuale (Micarelli, Reinero, comm. person.) mettano in atto questi comportamenti sociali evitando di competere attivamente per assicurarsi la preda e rifornirsi di energie utili per la successiva gestazione dei piccoli. Non a caso, la lunghezza totale stimata (TL) alla quale subiscono lo shift dentario con conseguente cambiamento dietetico varia tra 200 cm e 340 cm totali (Cliff *et al.*, 1989; Bruce, 1992; Compagno, 2001; Malcolm *et al.*, 2001; Bruce, 2006; Estrada *et al.*, 2006; Hussey *et al.*, 2012).

Questo sembra conforme alla teoria del foraggiamento ottimale, la quale afferma che un predatore dovrebbe ricercare la preda energeticamente più vantaggiosa in termini di netto contenuto energetico, con minori costi di ricerca e trattamento (Gerking, 1994) e, allo stesso tempo, sembra essere in linea con la teoria di Jacoby (2014) sulla personalità degli squali, a conferma del fatto che l'esperienza di questi possa rappresentare un riferimento per la qualità dei comportamenti futuri. In questo modo, in base alle loro esperienze, gli squali possono sviluppare una particolare preferenza verso la tattica

predatoria che, in termini di costi-benefici, ritengono più vantaggiosa (Towner *et al.*, 2016; Micarelli *et al.*, 2009).

Di fatti, le femmine potrebbero tendere a sfruttare l'esperienza maturata nel tempo, scegliendo sempre l'investigazione prima dell'attacco, al contrario dei maschi che, concordando con le ipotesi di Klimley (2001) e di Strong (1996), una volta maturati, sono più propensi a comportamenti specifici e competitivi, forse a causa dei maggiori livelli di testosterone.

Dall'analisi dei comportamenti degli immaturi e dei maturi si evince come i primi mostrino la maggior frequenza di comportamenti, specialmente lo Swim By e il Parallel Swimming. Questo potrebbe essere causato dal fatto che gli immaturi, essendo ancora inesperti nella caccia, tendano, all'inizio, a confrontarsi tra loro per la cattura della preda (mantenendo traiettorie parallele) mentre gli adulti, avendo una maggiore esperienza nel campo della caccia, tendano a mostrare comportamenti più aggressivi per confrontarsi tra loro.

Questo risultato non va altro che a confermare l'ipotesi formulata da Sperone *et al.* 2010 che afferma come la zona prospiciente Dyer island, grazie all'elevata biodiversità, possa essere usata dai giovani squali bianchi come area di apprendimento di nuove tecniche di caccia.

La maggior frequenza di comportamenti osservati negli esemplari immaturi potrebbe essere legata anche al fatto che, per i giovani individui, l'esibizione di un comportamento sociale su una preda morta è sicuramente meno rischioso che se effettuato su un'otaria, la quale potrebbe comunque ferire l'animale. Pertanto, il bait, utilizzato per tale studio, risulta essere accessibile più facilmente agli squali immaturi rispetto a un'otaria, favorendo così l'innescarsi di una competizione tra essi per contendersela. L'otaria, al contrario, muovendosi di continuo ed essendo in grado di sferrare attacchi allo squalo per difendersi, susciterebbe l'interesse di un predatore adulto rispetto ad una preda morta che, invece, è disponibile al consumo di tutti gli individui, suscitando così delle interazioni sociali.

Questo va a confermare il fatto che *C. carcharias* non solo subisca un cambiamento ontogenetico nella preferenza delle prede (Cliff *et al.*, 1989; Bruce, 1992; Compagno, 2001; Estrada *et al.*, 2006; Hussey *et al.*, 2012), passando così da una dieta prevalentemente ittiofaga nei giovani a una dieta di mammiferi marini negli esemplari adulti (Tricas & McCosker, 1984; Klimley *et al.*, 1996; Cliff *et al.*, 1989 ; Estrada *et al.*, 2006; Hussey *et al.*, 2012; Martin, 2003; Compagno, 2005), ma anche che l'attività predatoria degli squali bianchi si basi soprattutto su stimoli olfattivi come già evidenziato dagli studi effettuati con la pastura (Klimley *et al.*, 2001) e dal lobo olfattivo particolarmente

sviluppato di questa specie che permette loro di rintracciare prede ferite, carcasse di balene, colonie di foche o leoni marini anche a grandi distanze (Compagno, 2005; Martin, 2005).

In particolare, nonostante questa specie sia ancora considerata da molti come miope (Strong *et al.*, 1992; Strong, 1996; Martin, 2003), la vista resta importante nelle attività di localizzazione, di investigazione e cattura e, come osservato dallo studio di Lisney *et al.* (2007) nei giovani di squalo bianco, i bulbi olfattivi sono relativamente più piccoli e il tetto ottico relativamente più grande rispetto agli adulti: forse per questo motivo, nel nostro esperimento, gli immaturi tendono maggiormente ad osservarsi e confrontarsi tra loro nella cattura della preda.

5.2 CONCLUSIONI

Carcharodon carcharias è sicuramente una specie di squalo non facile da studiare dal punto di vista etologico: questo è dovuto al fatto che non è facilmente avvicinabile, si campiona con fatica e, soprattutto, sono disponibili pochi lavori scientifici cui fare riferimento, sebbene esistano alcune aree, come il Sud Africa, dove le *chances* di osservare gli squali bianchi sono maggiori, soprattutto in prossimità delle isole (Compagno *et al.*, 2005). Tuttavia, grazie alle pubblicazioni scientifiche disponibili che, nel corso del tempo, hanno permesso di prendere spunti per realizzare il presente studio e confrontare i risultati ottenuti con quelli precedenti, si possiede ad oggi un quadro più completo di parti importanti del comportamento di questo predatore di quanto non si sapesse solo una decina di anni fa. Abbiamo appurato come lo squalo bianco sia un animale in grado di esibire interazioni sociali, la maggior parte delle quali si sono rivelate di “mite” osservazione e non di competizione, tra cui lo Swim By e il Parallel Swimming. Lo squalo bianco si rivela dunque una specie per lo più solitaria in grado però, in presenza di una fonte alimentare limitata e di una consistente popolazione come nel caso di Gansbaai, di instaurare relazioni sociali di “mite” osservazione o talvolta agonistiche con i suoi conspecifici.

Tali relazioni sono relativamente poco conflittuali e favoriscono l'instaurarsi di una gerarchia temporanea di dominanza e subordinazione tra due o più individui che possono così godere dei vantaggi di un confronto definibile come “pacifico”.

Questo quadro necessita di un ulteriore sviluppo soprattutto per quanto concerne l'aspetto neuro-etologico, per comprendere il potenziale della capacità di apprendimento dello squalo bianco; bisognerebbe, inoltre, estendere la ricerca ai quesiti slegati dal contesto predatorio, come ad esempio a quelli che riguardano la riproduzione.

Chiaramente sarebbe interessante affiancare agli studi etologici lavori più approfonditi di demografia e genetica di popolazione, per capire la composizione e lo stato di conservazione della popolazione di squali bianchi in Sud Africa. Ulteriori problemi derivano sia dalla mancanza di conoscenze sulle aree di *nursery* che non possono essere protette in nessun modo, sia dalla pesca illegale di questi animali. La ricerca scientifica ha il compito di sensibilizzare l'opinione pubblica su problemi che apparentemente sembrerebbero di scarsa utilità ma che possono portare a gravi conseguenze se non comunicati tempestivamente ai media. È importante ricordare che lo squalo bianco è un *top predator* che regola i delicati equilibri degli ecosistemi marini e, una sua futura estinzione, potrebbe comportare gravi conseguenze anche per l'essere umano stesso che, essendo all'apice della catena alimentare, dipende strettamente dai livelli trofici inferiori. In definitiva, tutte le informazioni raccolte in questa ricerca e confrontate con i risultati degli studi passati, rappresentano sicuramente un contributo al progresso delle conoscenze sull'etologia e sulla popolazione del grande squalo bianco di Dyer Island e possono costituire un importante termine di paragone per future ricerche sul comportamento di questa specie.

BIBLIOGRAFIA

BAEYAERT J., DHELLEMMES F., ERZINI K., GRUBER S.H., GUTTRIDGE T.L. (2016) Wild spatial behaviour & personality traits: a comparison study for juvenile lemon sharks. Rapp. Comm. Int. Mer Médit., 41

BASS A.J., D'AUREY J.D., KISTNASAMY N. (1975) Sharks of the east coast of southern Africa III. The families Carcharhinidae (excluding *Mustelus* and *Carcharinus*) and Sphyrnidae. Invest. Rep. Oceanogr. Res. Inst., 38: 100

BECERRIL-GARCIA E.E., HOYOS-PADILLA M., MICARELLI P., GALVAN-MAGANA F., SPERONE E. (2020) Behavioural responses of white sharks to specific baits during cage diving ecotourism. Scientific Reports, 10 (1): 1-11

BIGELOW H.B. & SCHROEDER W.C. (1948) Sharks. Fishes of the Western North Atlantic (Part one: Lancelets, Ciclostomes, Sharks). Memoir Sears Foundation for Marine Research, University Yale, pp. 53-576

BONFIL R., MEYER M., SCHOLL M.C., JOHNSON R., O' BRIEN S., OOSTHUIZEN H., SWANSON S., KOTZE D., PATERSON M. (2005) Transoceanic migration, spatial dynamics and population linkages of white sharks. Science Magazine, 310 (5745): 100-103

BOUSTANY A.M., DAVIS S.F., PYLE P., ANDERSON S.D., LE BOUEUF B.J., BLOCK B.A. (2002) Expanded niche for white sharks. Nature, 415: 35-36

BROMILOW M. (2014) Feeding behaviour of white sharks *Carcharodon carcharias* around a cage diving vessel and the implications for conservation. University of Michigan, Department of Ecology & Evolutionary Biology, pp. 6-8

CADENAT J. & BLANCHE J. (1981) Requins de Méditerranée et d'Atlantique (plus particulièrement de la côte Occidentale d'Afrique). Faune tropicale, 21: 1-330

CARRIER J.C., MUSICK J.A., HEITHAUS M.R. (2012) Biology of sharks and their relatives. Second edit., Taylor & Francis group CRC Press

CASTRO JI. (1983) The Sharks of North American Waters. Texas A & M University Press, College Station, pp. 180

CASTRO JI. (2012) A summary of observations on the maximum size attained by the white shark, *Carcharodon carcharias*. In: Domeier ML, editor. Global Perspectives on the Biology and Life History of the White Shark: pp. 85–90

CAVANAGH R. & GIBSON C. (2007) Overview of the Conservation Status of Cartilaginous Fishes (Chondrichthyans) in the Mediterranean Sea. IUCN

CHASE ID. (1980) Cooperative and noncooperative behaviour in animals. The American Naturalist, 115 (6): 827-857

CLIFF G., DUDLEY S.F.J., DAVIS B. (1989) Sharks caught in the protective gill nets off Natal, South Africa. 2. The great white shark *Carcharodon carcharias* (Linnaeus). South African Journal of Marine Sciences, 8 (1): 131-144

CLIFF G., DUDLEY S.F.J., JURY M.R. (1996) Catches of white sharks in KwaZulu- Natal, South Africa and Environmental Influences. Pp. 351-362, in: Klimley A.P. and Ainley D.G. (eds.) (1996): Great white sharks: The Biology of *Carcharodon carcharias*, Academic Press: San Diego, 518 pp.

COLLIER R.S., MARKS M., WARNER R.W. (1996) White shark attacks on inanimate objects along the pacific coast of North America. In Great White Shark: The Biology of *Carcharodon carcharias* (Klimley A.P. & Ainley D.G., eds), pp. 217-222. San Diego: Academic Press.

COMPAGNO LJ.V. (1973) Interrelationship of living elasmobranchii. Zool. J. Linne. Soc. 53: 15

COMPAGNO LJ.V. (1984) FAO Species Catalogue, Vol. 4. Sharks of the World. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Parts 1 and 2. FAO Fisheries Synopsis, 125: 1-655

COMPAGNO LJ.V. (1990) Relationships of the megamouth shark, *Megachasma pelagios* (Lamniformes: Megachasmidae), with comments on its feeding habits. NOAA Tech. Rep., NMFS 90: 357-379

COMPAGNO L.J.V. (1999) Checklist of living elasmobranchs. In: Sharks, skates and rays – The biology of elasmobranch fishes, chapter 1: systematics and body form

COMPAGNO L.J.V. (1999) Encounters with sharks in South Africa. In: Sharks (second edition) edited by J.D. Stevens, pp. 134-147. New York, NY: Checkmark Books

COMPAGNO L.J.V. (2001) Sharks of the World. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date, vol. 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No.1, vol. 2. Rome, FAO, 269 pp.

COMPAGNO L.J.V. (2005) Checklist of living Chondrichthyes Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, rays and chimaeras, 503-548 pp.

COMPAGNO L.J.V., DANDO M., FOWLER S. (2005) Sharks of the world. Princeton University Press., Princeton and Oxford

CUNY G. (2013) Requins de la Préhistoire à nos jours. Litterature et revues, 224 pp.

DE MADDALENA A., ZUFFA M., LIPEJ L., CELONA A. (2001) An analysis of photographic evidences of the largest great white sharks *Carcharodon carcharias* captured in Mediterranean sea with consideration about the maximum size of the species. Annales, Series Historia Naturalis 11 (2): 193-206

DEACON K., LAST P., MCCOSKER J.E., TAYLOR L., TRICAS T.C., WALKER T.I. (1998) Gli squali. De Agostini edit, 288 pp.

DEAN, MASON N., WILGA, CHERYL D., SUMMERS, ADAM P. (2005) Eating without hands or tongue: specialization, elaboration and the evolution of prey processing mechanism in cartilaginous fishes. Biology letters, 1 (3): 357-361

DEMSKI L.S. & NORTHCUTT R.G. (1996) The brain and cranial nerves of the white shark: an evolutionary perspective. In: great white shark: the biology of *Carcharodon carcharias* (Klimley A.P. & Ainley D.G. eds), pp 121-130 San Diego: Academic Press

- DOYLE J. (1963)** The acid mucopolysaccharides in the glands of Lorenzini of elasmobranch fish. Biochemichal Journal 88 (1): P7-&
- EBERT D.A. (1991)** Observations on the predatory behaviour of the sevengill shark *Notorynchus cepedianus*. South African Journal of Marine Science 11 (1): 455-465
- EHRET D.J., HUBBEL G., MACFADDEN B.J. (2009)** Exceptional preservation of the white shark *Carcharodon* (Lamniformes, Lamnidae) from the early Pliocene of Peru. Journal of Vertebrate Paleontology, 29 (1): 1-13
- ELFMAN G.S., COLLETTE B.B., FACEY D.E. (1977)** The diversity of fishes. London: Blackwell science, pp. 105-112
- ELLIS R. & MCCOSKER J.E. (1991)** Great white shark. Harper/Collins, New York, Stanford U. Press, California
- ESCHMEYER W. & STANNARD HERLAD E. (1999)** A field guide to Pacific coast fishes: North America. New York. Mifflin Harcourt Edit, 336 pp.
- EVANS D.H., PIERMARINI P.M., CHLOE K.P. (2004)** Homeostasis: osmoregulation, pH regulation, and nitrogen excretion. Biology of Sharks and their Relatives, 247-268
- FALLOWS C., GALLAGHER A.J., HAMMERSCHLAG N. (2013)** White sharks (*Carcharodon carcharias*) scavenging on whales and its potential role in further shaping the ecology of an apex predator. PloS one, 8 (4): e60797
- FERGUSSON I.K. (1996)** Distribution and autoecology of white shark in the Eastern North Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea. Pp. 321-345. In: Klimley, A.P & D.G Ainley (eds.): Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias*, Academic Press, San Diego, 518 pp.
- FERGUSSON I.K., COMPAGNO L.J.V., MARKS M.A (2000)** Predation by white sharks *Carcharodon carcharias* (Chondrichthyes: Lamnidae) upon chelonians, with new records from the Mediterranean Sea and a first record of the ocean sunfish *Mola Mola* (Osteichthyes: Molidae) as stomach contents. Environmental biology of fishes, 58 (4): 447-453

FERREIRA C.A. & FERREIRA T.P. (1996) Population dynamics of white sharks in South Africa. In book: Klimley, A.P. & Ainley D. (Eds.) Great white sharks. The biology of *Carcharodon carcharias*: 381-391 pp.

FINDLAY R., GENNARI E., CANTOR M., TITTENSOR D.P. (2016) How solitary are white sharks: social interactions or just spatial proximity? Behavioral ecology and sociobiology 70 (10): 1735-1744

FOWLER S.L., CAMHI M., BURGESS G.H., CAILLIET G.M., FORDHAM S.V., CAVANAGH R.D., SIMPFENDORFER C.A., MUSICK J.A. (1997) Sharks, rays and chimaeras: the status of the chondrichthyan fishes. IUCN/SSC Shark Specialist Group, Cambridge, 461 pp.

FRANCIS M.P. (1996) Observations on a pregnant white shark with a review of reproductive biology. In Klimley A.P. & Ainley D. (Eds.) Great white sharks. The biology of *Carcharodon carcharias*, San Diego: American Press

GEMBALLA S., KOSTANTINIDIS P., DONLEY J.M., SEPULVEDA C., SHADWICK R.E. (2006) Evolution of high performance- swimming in sharks: Transformation of the musculotendinous system form subcarangiform to thunniform swimmers. Journal of morphology, 267 (4): 477-493

GERKING S.D. (1994) Feeding ecology of fish, XXVI, p.416, Academic Press.

GILMORE R.G. (1993) Reproductive biology of lamnoid sharks. Environmental Biology of Fishes, 38 (1): 95-114

GOLDMAN K.J. (1997) Regulation of body temperature in the white shark, *Carcharodon carcharias*. Journal of Comparative Physiology B 167 (6): 423-429

GOLDMAN K.J., MCCOSKER J.E., ANDERSON S.D., KLIMLEY A.P. (1996) Temperature, Swimming depth and movements of a white shark at the south Farallon Island, California. In: Klimley A.P & Ainley D. (Eds.) Great white shark. The biology of *Carcharodon carcharias*: 111-120 pp.

GOTTFRIED M.D., COMPAGNO L.J.V., BOWMAN S.C. (1996) Size and skeletal anatomy of the giant megatooth shark *Carcharodon carcharias*. Pp. 55-66 in Klimley A.P. & Ainley D.G. (eds.) Great white shark: the biology of *Carcharodon carcharias*, Academic Press, San Diego, pp. 518

GRUBER S.H., ARTHUR A., MYRBERG JR. (1977) Approaches to the study of the behavior of sharks. *American Zoologist* 17 (2): 471-486

GRUBER S.H. & COHEN J.L. (1985) Visual system of the white shark *Carcharodon carcharias* with emphasis on retinal structure. *Memoirs of the Southern California Academy of Sciences*, 9: 61-72

GRUBER S.H., SUNDSTROM L.F., CLERMONT S.M., CORREIA J.P.S., MARIGNAC J.R.C., MORRISSEY J.F., LOWRANCE C.R., THOMMASEN L., OLIVEIRA M.T. (2000) Review of elasmobranch behavioral studies using ultrasonic telemetry with special reference to the lemon shark *Negaprion brevirostris* around Bimini islands, Bahamas. The behavior and sensory biology of elasmobranch fishes: an anthology in memory of Donald Richard Nelson: 225-250

GUTTRIDGE T. (2009) The social organization and behaviour of the juvenile lemon shark *Negaprion brevirostris*. University of Leeds, Institute of integrative and comparative, PhD Thesis

GUTTRIDGE T., VAN DIJK S., STAMHUIS E.J., KRAUSE J., GRUBER S.H. (2013) Social learning in juvenile lemon sharks *Negaprion brevirostris*. *Animal Cognition* 16 (1): 55-64

GYGAX L. (1993) Spatial movement patterns and behaviour of two captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): absence of stereotyped behaviour or lack of definition? *Applied Animal Behaviour Science* 38(3-4): 337-344

HAMADY L.L., NATANSON L.J., SKOMAL G.B., THORROLD S.R. (2014) Vertebral bomb radiocarbon suggests extreme longevity in white sharks. *PloS one* 9 (1): e84006

HAMILTON W.J. & WATT K.E. (1970) Refuging. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1 (1): 263-286

HAMLETT W.C. (1999) Sharks, skates and rays – The biology of elasmobranch fishes. In Compagno L.J.V., Dando M., Fowler S. 2005: *Sharks of the World*. Johns Hopkins University Press. Princeton and Oxford, 31-33 pp.

HAMLETT W.C. (2005) Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras. Science Publishers, Enfield, NH, USA, pp. 576

HAMLETT W.C. (2005) Ultrastructure of the maternal-fetal interface of the yolk sac placenta in sharks. Archivio italiano di Anatomia e di Embriologia, 110 (2-1): 175-181

HAMLETT W.C. & KOOK T.J. (1999) Female reproductive system. In Hamlett W.C.: Sharks, skates and rays: the biology of elasmobranch fishes, chapter 15

HAMMERSCHLAG N., MARTIN A.R., FALLOWS C. (2006) Effects of environmental conditions on predatory-prey interactions between white sharks (*Carcharodon carcharias*) and cape fur seals (*Actocephalus pusillus pusillus*) at seal island, south Africa. Environmental Biology of Fishes 76 (2): 341-350

HARRY A.V. (2018) Evidence for systematic age underestimation in shark and ray ageing studies. Fish and Fisheries, 19 (2): 185-200

HAULSEE D.E., FOX D.A., BREECE M.W., BROWN L.M., KNEEBONE J., SKOMAL G.B., OLIVER M.J. (2016) Social network analysis reveals potential fission-fusion behavior in a shark. Scientific reports 6 (1): 1-9

HELFMAN G., COLLETTE B.B., FACEY D.E., BOWEN B.W. (2009) The diversity of fishes: biology, evolution and ecology. 2nd edition, Wiley-Blackwell, 736 pp.

HICKMAN C.P., ROBERTS L.S., KEEN S.L., LARSON A., EISENHOUR D.J. (2007) Diversità animale. Quarta ediz., Milano. McGraw-Hill edit., 409 pp.

HINDE R.A. (1976) Interactions, relationships and social structure. Man, 1-17

HUBBELL G. (1996) Using tooth structure to determine the evolutionary history of the white shark. In book: Klimley A.P. & Ainley D. (Eds.) Great white shark. The biology of *Carcharodon carcharias*, 9-18

HUETER R.E., MANN D.A., MARUSKA K.P., SISNEROS J.A., DEMSKI L.S. (2004) Sensory biology of elasmobranchs. *Biology of sharks and their relatives*, 325-368

JACOBY D.M.P., BUSAWON D.S., SIMS D.W. (2010) Sex and social networking: the influence of male presence on social structure of female shark groups. *Behavioral Ecology* 21 (4): 808-818

JACOBY D.M.P., CROFT D.P., SIMS D.W. (2011) Social behaviour in sharks and rays: analysis, patterns and implications for conservation. *Fish and Fisheries* 13 (4): 399-417

JACOBY D.M.P., FEAR L.N., SIMS D.W., CROFT D.P. (2014) Shark personalities? Repeatability of social network traits in a widely distributed predatory fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68 (12): 1995-2003

JACOBY D.M.P., PAPASTAMATIOU Y.P., FREEMAN R. (2016) Inferring animal social networks and leadership: applications for passive monitoring arrays. *Journal of the Royal Society Interface* 13 (124): 20160676

JEWELL O.J.D., WCISEL M.A., TOWNER A.V, CHIVELL W., VAN DER MERWE L., BESTER M.N. (2014) Core habitat use of an apex predator in a complex marine landscape. *Marine Ecology Progress Series*, 506: 231-242

JORGRNSEN S.J., ARNOLDI N.S., ESTESS E.E., CHAPPLE T.K., RUCKERT M., ANDERSON S.D., BLOCK B.A. (2012) Eating or meeting? Cluster analysis reveals intricacies of white shark migration and offshore behaviour. *PloS one*, 7 (10): e47819

JORGRNSEN S.J., REEB C.A., CHAPPLE T.K., ANDERSON S.D., PERLE C., VAN SOMMERAN S.R., FRITZ-COPE C., BROWN A.C., KLIMLEY A.P., BLOCK B.A. (2010) Philopatry and migration of Pacific white shark. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277 (1682): 679-688

KARDONG V.K. (2012) *Vertebrates. Comparative anatomy, function, evolution.* Sesta ediz. McGraw-Hill, 765 pp.

KARDONG V.K. & KENNET V. (2002) Vertebrates. Comparative anatomy, function, evolution. Terza ediz. Mc Graw-Hill, 96-101

KENT G.C., CANTINE G., MILLER, LARRY (2001) Comparative anatomy of the vertebrates. McGraw-Hill College, Decima Ediz., 544 pp.

KLIMLEY A.P. (1983) Social organization of schools of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith), in the Gulf of California. Dissertation, 34 I. University of California, San Diego

KLIMLEY A.P. (1985) Schooling in *Sphyrna lewini*, a species with low risk of predation: a non-egalitarian state. Zeitschrift für Tierpsychologie, 70 (4): 297-319

KLIMLEY A.P. (1985) The areal distribution and autoecology of the white shark, *Carcharodon carcharias*, off the west coast of North America. Memoirs of the Southern California Academy of Sciences, 9: 15-40

KLIMLEY A.P. (1987) The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. Environmental Biology of Fishes, 18 (1): 27-40

KLIMLEY A.P. & ANDERSON S.D. (1996) Residency Patterns of White sharks at the South Farallon Island, California. In Klimley, A.P. & Ainley, D. (Eds.) Great white sharks. The biology of *Carcharodon carcharias*, 365-373

KLIMLEY A.P., LE BOEUF B.J., CANTARA K.M., RICHERT J.E. (2000) Automated tracking of white shark *Carcharodon carcharias* by radio-acoustic positioning system. Marine biology 4 (1): 182-193

KLIMLEY A.P., LE BOEUF B.J., CANTARA K.M., RICHERT J.E., DAVIS S.F., VAN SOMMERAN S., KELLY J.Y. (2001) The hunting strategy of white sharks *Carcharodon carcharias* near a seal colony. Marine biology, 138 (3): 617-636

- KLIMLEY A.P. & NELSON D.R. (1984)** Diel movement pattern of the scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* in relation to el Bajo Espiritu Santo: a refuging central position social system. Behavioral Ecology and Sociobiology, 15 (1): 45-54
- KNIP D.M., HEUPEL M.R., SIMPFENDORFER C.A. (2010)** Sharks in nearshore environments: models, importance, and consequences. Marine Ecology Progress Series 402: 1-11
- KOCK A.A., O'RIAIN M.J., MAUFF K., MEYER M., KOTZE D., GRIFFITHS C. (2013)** Residency, Habitat use and sexual segregation of white sharks *Carcharodon carcharias* in False Bay, South Africa. PloS one, 8 (1): e55048
- KRAUSE J., JAMES R., CROFT D.P. (2010)** Personality in the contest of social networks. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 365 (1560): 4099-4106
- KUCZAJ S.A., YEATER D.B. (2007)** Observations of rough-toothed dolphins *Steno bredanensis* off the coast of Utila, Honduras. Journal of the marine biological association of the UK 87 (1):141-148
- LABOURGADE P., PAPASTAMATIOU Y.P., HUveneERS C., MOURIER J. (2020)** Heterospecific foraging associations between reef associated sharks: first evidence of kpletoparasitism in sharks. Ecology 101 (11): e03117
- LACY E.R. & REALE E. (1999)** Urinary system. In Hamlett W.C.: Sharks, skates and rays- the biology of elasmobranch fishes. Chapter 14
- LAST P.R. & STEVENS J.D. (1994)** Sharks and rays of Australia. CSIRO, Australia, 514 pp.
- LE BOEUF B.J. (2004)** Hunting and migratory movements of white sharks in the eastern North Pacific. Memoirs of National Institute of Polar Research, 58: 89-100
- LEONE A., PUNCHER G.N., FERRETTI F., SPERONE E., TRIPEPI S., MICARELLI P., GAMBARELLI A., SARÀ M., ARCULEO M., DORIA G., BRESSI N., TINTI F., CARIANI A., SERENA F., CILLI E., BAELE G. (2020)** Pliocene colonization of the Mediterranean by great

white shark inferred from fossil records, historical jaws, phylogeographic and divergence time analyses. *Journal of Biogeography* 47 (5): 1119-1129

LIPEJ L., DE MADDALENA A., SOLDO A. (2004) Sharks of the Adriatic sea. Ed. Knjiznica Annales Majora, 75-79 pp.

LISNEY T.J., BENNET M.B., COLLIN S.P. (2007) Volumetric analysis of sensory brain areas indicates ontogenetic shifts in the relative importance of sensory systems in elasmobranchs. *Raffles Bulletin of Zoology*, 55 (supp. 14): 7-15

LONG D.J. & JONES R.E. (1996) White shark predation and scavenging on cetaceans in the eastern North Pacific Ocean. In Klimley, A.P. & Ainley D. (Eds.) *Great white sharks. The biology of *Carcharodon carcharias**, 293-307

MARTIN A.R. (2003) Field guide to the great white shark. Vancouver, British Columbia (Canada) RCSR

MARTIN A.R., HAMMERSCHLAG N., COLLIER S.R., FALLOWS C. (2005) Predatory behaviour of white sharks (*Carcharodon carcharias*) at Seal Island, South Africa. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 85 (5): 1125- 1136

MICARELLI P., PIERACCINI F., REINERO FR., SPERONE E. (2020) Influence of male presence on the social structure of lesser spotted dogfish (*Scyliorhinus canicula*) female groups. *International Journal of Oceanography & Aquaculture*

MICARELLI P., SPERONE E., GIGLIO G., PECCHIA J., ROMANO C., SCUDERI A., VESPAZIANI L., MELE F. (2015) Dorsal fin photoidentification: tool for long term studies of white shark *Carcharodon carcharias* behaviour. 46° Congresso della Società Italiana di Biologia Marina; Roma, 10-12 Giugno 2015

MICARELLI P., SPERONE E., SERENA F., COMPAGNO L.J.V. (2016) Evidence of sperm storage in nursehound (*Scyliorhinus stellaris*, Linnaeus 1758): Juveniles husbandry and tagging program. *International Journal of Oceanography* 1: 1-5

- MICARELLI P., SPINETTI S., MUIÀ C., ANDREOTTI S., VITARO M., LEONE A., CAMIGLIANO G., ANTONUCCI A., SPERONE E., TRIPEPI S. (2009)** Is it good looking or does it smell good? Preliminary observations about great white shark discriminatory patterns. XIII EEA Meeting, Palma de Mallorca, Spain. Proceeding of Congress, 145-158
- MICARELLI P., SPINETTI S., TRIPEPI S., SPERONE E. (2006)** Observation about surface behaviour of great white shark *Carcharodon carcharias* versus passive preys in Dyer island (South Africa). XXXVII Congress S.I.B.M. Biologia Marina Mediterranea 13 (2): 278-279
- MOLLEN F.H., WINTNER S.P., IGLESIAS S.P., VAN SOMMERAN S.R., JAGT J.W.M. (2012)** Comparative morphology of rostral cartilages in extant mackerel sharks (Chondrichthyes, Lamniformes, Lamnidae) using CT scanning. Zootaxa, 3340 (1): 29-43
- MOREY G., MARTINEZ M., MASSUTTI E., MORANTA J. (2003)** The occurrence of white sharks *Carcharodon carcharias*, around the Balearic Islands (western Mediterranean Sea). Environmental Biology of Fishes, 68 (4): 425-432
- MOURIER J., VERCELLONI J., PLANES S. (2011)** Evidence of social communities in a spatially structured network of a free-ranging shark species. Animal Behaviour 83 (2): 389-401
- MYRBERG JR A.A. & GRUBER S.H. (1974)** The behavior of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*. Copeia: 358-374
- NASBY-LUCAS N., DEWAR H., LAM C.H., GOLDMAN K.J., DOMEIER M.L. (2009)** White shark offshore habitat: a behavioral and environmental characterization of the eastern pacific shared offshore foraging area. PloS one, 4 (12): e8163
- NIEUWENHUYS R., DONKELLAR H.J., NICHOLSON A. (1998)** The central nervous system of vertebrates. Ed. Springfield-Verlag Berlin Heidemberg. Cap 12: 551-655 pp.
- NORTHCUTT R.G. (1977)** Elasmobranch central nervous system organization and its possible evolutionary significance. American Zoologist, 17 (2): 411-429

NOTARBARTOLO DI SCIARA G. & BIANCHI I. (1998) Guida degli squali e delle razze del Mediterraneo. Prima ediz. Padova, Franco Muzzio edit., 388 pp.

PARDINI A.T., JONES C.S., NOBLE L.R., KREISER B., MALCOM H., BRUCE B.D., STEVENS J.D., CLIFF G., SCHOLL M.C., FRANCIS M., DUFFY C.A.J., MARTIN A.P. (2001) Sex biased dispersal of great white sharks. *Nature*, 412 (6843): 139-140

PIMIENTO C. & CLEMENTS C.F. (2014) When did *Carcharocles megalodon* become extinct? A new analysis of the fossil record. *PloS one* 9 (10): e111086

POLI A. & FABBRI E. (2006) Fisiologia degli organismi marini. Regolazione, diversità, adattamento. Prima Ediz. Zanichelli, 512 pp.

PRATT H.L. (1996) Reproduction in the male white shark. *Great white sharks*, 131-138

PYLE P., ANDERSON S.D., KLIMLEY A.P., HENDERSON R.P. (1996) Environmental factors affecting the occurrence and behaviour of white sharks at the Farallon Island, California. In Klimley A.P. & Ainley D.G. (eds): *Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias**. Academic Press San Diego, 281-291

RAFINESQUE C.S. (1810) Caratteri di alcuni nuovi generi e nuove specie di animali e piante della Sicilia: con varie osservazioni sopra i medesimi. Per le stampe di Sanfilippo. Palermo pp. 51

RANDALL J.E. (1986) *Sharks of Arabia*. Sea Challengers

REESE T.S. & BRIGHTMAN M.W. (1970) Olfactory surface and central olfactory connexions in some vertebrates. *Taste and smell in vertebrates*, 115-143

ROBBINS R.L. (2007) Environmental variable affecting the sexual segregation of great white sharks *Carcharodon carcharias* at the Neptune island south Australia. *Journal of fish biology*, 70 (5): 1350-1364

SHIMADA K., CHANDLER R.E., TAO LAM O.L., TANAKA T., WARD D.J. (2017) A new elusive otodontid shark (Lamniformes: Otodontidae) from the lower Miocene, and comments on the taxonomy of otodontid genera, including the megatoothed clade. *Historical biology* 29 (5): 704-714

SHIMADA K., RIGSBY C.K., KIM S.H. (2009) Labial cartilages in the smalltooth sandtiger shark, *Odontaspis ferox* (Lamniformes: Odontaspidae) and their significance to the phylogeny of lamniform sharks. The anatomical record, 292 (6): 813-817

SHIVJI M.S., CHAPMAN D.D., PIKITCH E.K., RAYMOND P.W. (2005) Genetic profiling reveals illegal international trade in fins of the great white shark, *Carcharodon carcharias*. Conservation genetics, 6 (6): 1035-1039

SIMS D.W. & QUAYLE V.A. (1998) Selective foraging behaviour of basking sharks on zooplankton in a small-scale front. Nature 393 (6684): 460-464

SIMS D.W., SOUTHALL E.J., QUAYLE V.A., FOX A.M. (2000) Annual social behaviour of basking sharks associated with coastal front areas. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 267 (1455): 1897-1904

SPERONE E., CIRCOSTA V., LEONE A., GIGLIO G., TRIPEPI S., MICARELLI P. (2015) Preliminary observations on great white shark *Carcharodon carcharias* surface predatory activity. 46° Congresso della società italiana di biologia marina SIBM; Roma, 10-12 Giugno, 2015

SPERONE E., MICARELLI P., ANDREOTTI S., BRANDMAYR P., BERNABÒ I., BRUNELLI E., TRIPEPI S. (2012) Surface behaviour of bait- attracted white sharks at Dyer Island (South Africa). Marine Biology rResearch, 13 (2): 140-146

SPERONE E., MICARELLI P., FILIPPELLI P., PIZZINGA M.V., BRUNELLI E., TRIPEPI S. (2010) Influenza della nuvolosità sul comportamento di superficie di squali bianchi in *scavenging*. LXXI Congresso internazionale dell'Unione Zoologica Italiana (UZI), 12 (1): 63-65

SPERONE E., MICARELLI P., SPINETTI S., TRIPEPI S. (2007) Population dynamics and surface behaviour of the great white shark *Carcharodon carcharias* (Lamnidae) at Dyer Island (South Africa). Biologia Marina Mediterranea, 13 (2): 278-279

SPRINGER S. (1967) Social organization of shark populations. In: Gilbert P.W., Mathewson R.F., Rall D.P. (eds.) Sharks, skates and rays. Johns Hopkins Press, Baltimore, 644 pp.

STRONG W.R. (1996) Repetitive aerial gaping: a thwart-induced behaviour in white sharks. Great white sharks: 207-215

STRONG W.R., MURPHY R.C., BRUCE D.B., NELSON D.R. (1992) Movements and associated observations of bait attracted white sharks *Carcharodon carcharias*: a preliminary report. Marine and freshwater research 43 (1): 13-20

SYME D.A. & ROBERT E.S. (2011) Red muscle function in stiff-bodied swimmers: there and almost back again. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 366 (1570): 1507-1515

THEISEN B., ZEISKE E., BREUCKER H. (1986) Functional morphology of the olfactory organs in the spiny dogfish (*Squalus acanthias* L.) and the small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula* L.) Acta Zoologica, 67 (2): 73-86

TORTONESE E. (1956) Fauna d'Italia. Vol. II. Leptocardia, Ciclostomata, Selachii. Ediz. Calderini. Bologna, 334 pp.

TOTA B. (1999) Chapter 10 in Hamlett W.C.: Sharks skates and rays, The biology of elasmobranch fishes

TOWNER A.V., UNDERHILL L.G., OLIVER J.D., JEWELL, SMALE M.J. (2013b) Environmental influences on the abundance and sexual composition of white sharks *Carcharodon carcharias* in Gansbaai, South Africa. PloS one 8 (8): e71197

TOWNER A.V., WCISEL M.A., REISINGER R.R., EDWARDS D., JEWELL O.J.D. (2013a) Gauging the threat: the first population estimate for white sharks in South Africa using photo identification and automated software. PloS one, 8 (6): e66035

TRENTINI M. (1997) Appunti di zoologia generale e speciale veterinaria

TRICAS T.C. & MCCOSKER J.E. (1984) Predatory behavior of the white shark *Carcharodon carcharias*, with notes on its biology. California Academy of Sciences

TRICAS T.C. & TIMOTHY C. (1985) Feeding ethology of the white shark *Carcharodon carcharias*. Memoirs of the Southern California Academy of Sciences, 9: 81-91

TYACH P. (1981) Interactions between singing Hawaiian humpback whales and conspecifics nearby. Behavioural Ecology and Sociobiology 8 (2): 105-116

UCHIDA S., YASUZUMI F., TODA M., OKURA N. (1987) On the observations of reproduction in *Carcharodon carcharias* and *Isurus oxyrinchus*. Report of the Japan Group for Elasmobranch Studies 24: 5-6

VLIET K.A. (1989) Social displays of the American alligator (*Alligator mississippiensis*). American Zoologist 29:1019-1031

VOIGT M. & WEBER D. (2011) Field guide for sharks of the genus *Carcharhinus*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Germany. 35-37 pp.

WALTMAN B. (1966) Electrical properties and fine structure of the ampullary canals of Lorenzini. Acta Physiologica Scandinavica. Supplementum 264: 1-60

WENG K.C. (2007) Migration and habitat utilization in lamnid sharks. PhD Thesis, Stanford University

WILSON D.S. (1975) A theory of group selection. Proceedings of the national academy of sciences 72 (1): 143-146

ZEISKE E., CAPRIO J., GRUBER S.H. (1986) Morphological and electrophysiological studies on the olfactory organ of the lemon shark, *Negaprion brevirostris* (Poey). Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes, 381-391

RINGRAZIAMENTI

Si dice spesso che il percorso conta più della meta, più del suo inizio e del suo traguardo. Ora che sto per essere proclamata “Dottoressa” posso dire di saperlo con certezza. Il giorno della laurea rimarrà sempre nel mio cuore ma ancor di più rimarrà dentro di me la consapevolezza di aver avuto accanto a me dei buoni compagni di viaggio, in questi anni – a volte bui, a volte meravigliosi.

Il mio primo pensiero va ai miei genitori, Noemi ed Adriano. Posso solo che dirvi grazie per avermi permesso tutto questo, per aver creduto in me sempre, per avermi dato fiducia e sostegno nel proseguire le mie passioni. Fin da piccola mi avete sempre insegnato a seguire il mio cuore, ad assecondare le mie inclinazioni, a vivere nel modo più consono al mio sentire. Voi avete sempre saputo che il MARE è la mia casa, il posto che mi fa sentire al sicuro, il posto che mi riserva sempre un abbraccio sincero. Devo a voi tutto. La mia laurea è il coronamento degli insegnamenti che ho ricevuto da voi e proprio per questo siete e sarete sempre la mia più grande ricchezza. La vostra sirenetta vi ama.

Grazie a te Mirko che fin dal primo momento hai visto in me qualcosa di speciale, che ami tutte le parti di me che io non riesco ad amare ma che te mi insegni a fare. Grazie dell’importanza che mi dai in ogni singolo istante e grazie del tuo supporto, che è stato indispensabile fino ad oggi. Ti ringrazio per ogni abbraccio dentro cui chiudo gli occhi e trovo rifugio ed infine grazie per tutte le volte che mi hai tenuto la mano dicendomi “non è niente polpettina mia, ce la puoi fare”. Devo dire che meriteresti una laurea ad honorem in psicologia. Grazie infinitamente ed eternamente, mio Amore.

Un grazie a voi nonni, sia a chi ora c’è che a chi purtroppo non c’è più... Grazie a nonna Giannina e nonno Ernesto che, anche da lassù, mi seguite passo per passo senza mai lasciarmi, siete i miei angeli custodi. Grazie a nonna Amalia e nonno Eolo per esservi sempre dimostrati orgogliosi di me e per aver avuto la pazienza di sopportare una nipote che vive sempre a mille, anzi duemila. Caratteristica presa senza dubbio da te nonna. In te vedo parte di me e non posso far altro che ammirarti perché sei una grande donna, un esempio di mamma e la migliore nonna che poteva mai capitarmi...per questo sei e sarai sempre il mio modello di vita. Vi amo, tutti.

Un grazie a tutti i miei zii e zie che per me siete come dei secondi genitori ed un grazie ai miei cugini/e che sono come dei fratelli e sorelle che non ho avuto la fortuna di avere. In particolar modo la vostra “medusina” ringrazia voi, zia Cheti e zio Franco ed i miei cugini Alex e Danny perché ci siete sempre stati, mi avete sempre trattata come una figlia/sorella regalandomi moltissimo affetto. Siete per me molto importanti. Vi voglio a tutti un bene dell’anima. Infine posso solo che augurare buona fortuna

a voi due Alex e Danny che state completando il vostro percorso universitario ed alla mia cuginetta Federica che invece lo inizierà. Sarò con voi sempre, in ogni scelta che farete.

Un grazie a voi Fabrizio e Maria, che nonostante non siete sangue del mio sangue, per me lo siete sempre stati, fin dal primo istante. Grazie a te Fabrizio che fin da piccola mi hai insegnato a nuotare e mi hai permesso di capire quale fosse per me il posto dove riesco ad esprimermi al meglio. Vi voglio un bene immenso. (Anziché un grazie, poi direi che un croccantino speciale va a Kiko, che è ovviamente l'amstaff più bello e dolce del mondo pronto sempre a regalarmi un sorriso ahahahah).

Grazie a voi tutti amici, grazie per essere stati miei complici, ognuno a suo modo, in questo percorso intenso ed entusiasmante, nel bene e nel male. Sono così tanti i ricordi che mi passano per la testa che è impossibile trovare le giuste parole per onorarli. A farlo saranno le mie emozioni, i miei sorrisi, le mie lacrime che insieme si mescolano in un bagaglio di affetto sincero e gratitudine per tutti voi. Grazie per aver reso il mio traguardo davvero speciale. In modo particolare ringrazio di cuore te Federica, per essermi stata accanto sempre, da quando siamo piccine, per aver sempre compreso con la tua dolcezza ogni mia sfaccettatura, per essere da sempre la mia più grande sostenitrice. Le belle persone come te sono la prova che possiamo fare qualcosa di buono. Ringrazio te Elisa, sorella maggiore, sorella di avventure e sventure per esserci stata quando ne avevo bisogno, perché hai visto in me quello che nessuno prima aveva visto e hai tirato fuori il meglio di me, non ti ringrazierò mai abbastanza per tutto il bene che mi hai fatto. Grazie alle mie amiche storiche, Ludovica in particolare, Francesca ed Irene per avermi sopportata fin dai banchi della scuola, per aver sempre compreso le mie passioni che purtroppo negli ultimi anni ci hanno portate ad essere distanti ma che non mi hanno mai fatto dimenticare il bene che provo per voi. Vorrei abbracciarvi tutti per dirvi quanto per me siete importanti. Grazie, di cuore, dalla vostra piratessa.

Grazie alla mia scuola subacquea "Macerata Sub" che mi ha concesso la possibilità di entrare a far parte di questa piccola grande famiglia. Grazie alle immersioni subacquee ho avuto la possibilità di trovare me stessa, di ascoltarmi dentro. Non dimenticherò mai la prima volta che mi sono immersa nel blu, ero in Egitto; tutto ad un tratto ho percepito un'ombra sopra di me e alzando gli occhi ho visto una manta enorme... Uscendo dall'acqua per l'emozione ho iniziato a piangere ed il mio istruttore mi andò a comprare un braccialetto con la mano di Fatima e mi disse: "Per questo nuovo inizio, che sempre ti protegga". Descrivere a parole non è facile ma ogni volta che mi immergo mi trovo in uno spazio senza dimensione e provo una sensazione di pace e gioia interiore, è una grande esperienza di autoascolto di me stessa. Il mare è e sarà sempre la mia culla. Ps: Fatemi un "in culo alla balena" che a breve avrò l'esame per diventare istruttrice ☺

Un enorme grazie va ai professori che mi hanno seguita nella stesura di questa tesi, in particolare la mia relatrice, la professoressa Emanuela Fanelli ed i miei due correlatori, il dott. Primo Micarelli, la dott.ssa Francesca Romana Reinero ed infine il professore di statistica Antonio Pacifico. Vi ringrazio per la disponibilità ma soprattutto per aver permesso la realizzazione di tutto ciò. Vi ringrazio per la professionalità e per la grande fiducia concessami durante tutto questo percorso assieme. Vi ringrazio inoltre per avermi saputo ascoltare e per aver messo a mia disposizione il vostro ricchissimo bagaglio culturale. Di questo non potrò mai essere abbastanza riconoscente. Vi ringrazio, di vero cuore.

Un ulteriore grazie va a Francesca perché oltre che essere la mia correlatrice si è rivelata essere una grande confidente in quanto ha saputo ascoltarmi ogni giorno con grande pazienza ed affetto, trovando con le sue parole, la sua esperienza e la sua dolcezza una soluzione ad ogni difficoltà incontrata durante questo percorso fatto assieme. Grazie per aver supportato e sopportato ogni mia idea, gran parte di questo lavoro lo devo a lei.

Ringrazio inoltre Sergio Riccardo per avermi messo a disposizione le sue meravigliose fotografie del mondo sommerso, fotografie a dir poco spettacolari. Ps: Seguitelo, non ve ne pentirete!!!!

Ringrazio tutti coloro che hanno preso parte al raggiungimento di questo traguardo che per me rappresenta contemporaneamente l'inizio di una grande ripartenza: citarli tutti sarebbe davvero impossibile.

Ringrazio inoltre gli squali bianchi del Sudafrica, protagonisti assoluti senza cui questa tesi non sarebbe mai esistita.

Ed infine vorrei dedicare questo piccolo traguardo a me stessa, alla mia forza di volontà che mi ha permesso di arrivare fin qua. Grazie alla mia passione, il mare, non ho mai smesso di sognare, di lottare per i miei obiettivi, non ho mai smesso di crederci cercando di dedicarmi a più esperienze possibili, alcune delle quali, mi hanno insegnato e lasciato tanto. Ho un tatuaggio a me molto caro che racchiude tutto: *“Negli occhi solo il mare, nel sangue tutto il bene”*. Nei miei occhi c'è sempre stato il mare, per me rappresenta tutto: è vita, gioia, amore ma anche scuola di vita, addestramento e scoperta. Ho assodato questo durante l'esperienza di imbarco da osservatrice nazionale della pesca, dove, stando in mare per due mesi interi senza mai toccare terra, ho capito quanto il mare per me rappresenti la mia essenza, la mia stessa vita, il posto in cui trovo rifugio e che mi genera bene...anche perché poi in fin dei conti è questo quello che più conta: il **Bene genera sempre Bene**.

Naomi