

Evolution pinnipeder Carnivora – eine konstruktionsmorphologische Fallstudie.

Zur Erlangung des akademischen Grades eines

DOKTORS DER NATURWISSENSCHAFTEN

(Dr. rer. nat.)

Fakultät für Chemie und Biowissenschaften

Karlsruher Institut für Technologie (KIT) - Universitätsbereich

genehmigte

DISSERTATION

von

Carolin Kuhn

aus

Mühlacker

Dekan: Prof. Dr. W. Klopper

Referent: Prof. Dr. E. Frey

Korreferent: Prof. Dr. H. Taraschewski

Tag der mündlichen Prüfung: 18.12.2015

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Dissertation selbstständig angefertigt habe und ausschließlich die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe. Ich habe alle Stellen, die dem Wort oder Inhalt nach aus anderen Werken stammen, durch die Angabe der Quellen kenntlich gemacht.

Alle Fotos ohne weitere Quellenangaben wurden selbst erstellt.

Des Weiteren habe ich die Regeln zur Sicherung guter wissenschaftlicher Praxis im Karlsruher Institut für Technologie (KIT) in der gültigen Fassung vom 09. Juli 2010 bzw. die der Universität Karlsruhe (TH) vom 15. Januar 2002 beachtet.

Karlsruhe, 09.10.15

Carolin Kuhn

Danksagung

Zum Gelingen einer wissenschaftlichen Arbeit tragen eine Reihe von Menschen und Institutionen bei. Diesen möchte ich hier meinen Dank ausdrücken.

Besonderen Dank gilt Herrn Prof. Eberhard „Dino“ Frey, der mich gleich mit seiner Begeisterung für das Thema ansteckte und mir die Möglichkeit bot, diese Arbeit im Rahmen des von der Deutschen Forschungsgemeinschaft geförderten Projektes „Evolution pinnipeder Carnivora – eine konstruktionsmorphologische Fallstudie“ anzufertigen. Seine unermüdliche Unterstützung und zahllose Diskussionen und Anregungen zu den unterschiedlichsten Aspekten des Themas haben erheblich zum Gelingen der Arbeit beigetragen.

Folgenden Institutionen möchte ich für ihre stets freundliche Aufnahme und der Möglichkeit der Datensammlung für diese Arbeit danken: in Deutschland dem Deutschen Meeresmuseum Stralsund und Zoologischen Museum Berlin für den Zugang zum osteologischen Material, dem Zoo am Meer Bremerhaven, Zoo Frankfurt, Zoo Heidelberg, Zoo Rostock und Zoo Leipzig für die Ermöglichung von Filmaufnahmen der verschiedenen Robbenarten, dem Burgers' Zoo Arnhem, dem Diergaard Blijdorp Rotterdam, und dem Dolfinarium Harderwijk in den Niederlanden, dem Zoo Antwerpen in Belgien, dem L'Océanogràfic Valencia in Spanien und dem Fukui Prefectural Dinosaur Museum, Katsuyama in Japan.

Dank gebührt den Kollegen und meinen Freunden für die immer offenen Ohren, anregenden Diskussionen, konstruktiven Vorschlägen und der Mithilfe, den Überblick über die Aufzeichnungen zu behalten und die Arbeit letztendlich immer wieder voranzutreiben.

Von Herzen danke ich meinen Eltern, die mich in meiner Studienlaufbahn stets unterstützten sowie meinem Mann und Sohn, die mir nahezu endlose Geduld schenkten und in diesem nie enden wollenden Projekt oft auf Ehefrau und Mutter verzichten mussten. Auch dem Rest der Familie danke ich für die häufige Entlastung. Es erfüllt mich mit Trauer, dass nicht alle das Ende dieser Arbeit miterleben durften.

Der Deutschen Forschungsgesellschaft danke ich für die Finanzierung des Projektes FR 1314/16.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung.....	1
1.1 Stand der Forschung.....	1
1.1.1 Systematik und Abstammung	1
1.1.2 Anatomie.....	4
1.1.3 Lokomotion	8
1.2 Fragestellung und Ziele der Arbeit	23
2. Material und Methoden.....	25
2.1 Material.....	25
2.2 Methoden	28
2.3 Definitionen	33
3. Lokomotion	38
3.1 Fortbewegungsproblematik.....	38
3.2 Bewegungskategorien.....	39
3.3 Semiaquatische Mammalia	126
3.4 Aquatische Mammalia	128
4. Anatomie rezenter „Pinnipedia“	130
4.1 Otariidae.....	131
4.1.1 Grunddaten	131
4.1.2 Bezug zu den Bewegungskategorien.....	149
4.2 Phocinae	157
4.2.1 Grunddaten	157
4.2.2 Bezug zu den Bewegungskategorien.....	173
4.3 Monachinae.....	182
4.3.1 Grunddaten	182
4.3.2 Bezug zu den Bewegungskategorien.....	200
4.4 Odobenidae.....	206
4.4.1 Grunddaten	206
4.4.2 Bezug zu den Bewegungskategorien.....	222

Ergebnisse	229
5. Rekonstruktion der Vorkonstruktion(en)	230
5.1 Anatomische Anforderungen an die Vorläuferkonstruktion(en).....	230
5.2 Anatomie ausgewählter fossiler Pinnipedimorpha	259
5.2.1 <i>Semantor</i>	259
5.2.2 <i>Potamotherium</i>	260
5.2.3 <i>Puijila</i>	262
5.2.4 <i>Enaliarctos</i>	264
5.2.5 Weitere fossile Formen im Zusammenhang mit möglichen pinnipedem Stammgruppen	266
5.3 Beschreibung der hypothetischen Ausgangskonstruktion(en)	267
6. Verspannungssysteme	269
6.1 Das Verspannungssystem der Otariidae.....	275
6.2 Das Verspannungssystem der Phocinae	290
6.3 Das Verspannungssystem der Monachinae.....	303
6.4 Das Verspannungssystem von <i>Odobenus</i>	313
6.5 Verspannungssysteme der hypothetischen Ausgangskonstruktion(en).....	321
7. Evolutionäres Ablaufmodell	326
7.1 Evolution der Otariidae.....	327
7.2 Evolution der Phocinae	352
7.3 Evolution der Monachinae.....	375
7.4 Evolution von <i>Odobenus</i> (<i>Odobenidae</i>)	377
7.5 Zusammenfassung der pinnipedem Ablaufmodelle	398
8. Diskussion	407
9. Zusammenfassung	418
Literatur	420
Anhang	

1. Einleitung

1.1 Stand der Forschung

1.1.1 Systematik und Abstammung

Die evolutive Herkunft einer Tiergruppe wird häufig in Form von Kladogrammen mit dichotomen Verzweigungspunkten dargestellt. Nach dem Prinzip von Willi Hennig (STORCH *et al.* 2013) repräsentiert ein Verzweigungspunkt die Abspaltung vom letzten gemeinsamen Vorfahren, ein einzelner Evolutionszweig ein sogenanntes Monophylum. Ein Monophylum besteht immer aus einer Vorfahrenart und allen ihren Abkömmlingen. Um verschiedene Spezies zu einem Monophylum zu gruppieren, werden Homologien analysiert und Synapomorphien identifiziert, die nur in der entsprechenden monophyletischen Gruppe zu finden sind (CAMPBELL & REECE 2003). Der Homologiebegriff ist sowohl auf morphologische als auch molekulare Merkmale anwendbar (WÄGELE 1999). Besteht ein Taxon aus einem Vorfahren und nicht allen seinen Abkömmlingen, ist es paraphyletisch (CAMPBELL & REECE 2003).

Für die pinnipeden Gruppen ist die evolutive Herkunft bislang noch ungeklärt. Bis zum Jahr 1990 standen die Verfechter der Monophylie (SARICH 1969, 1975, ARNASON 1974, ARNASON & WIDEGREN 1986, WYSS 1988a, BERTA *et al.* 1989, BERTA & RAY 1990) denen einer Polyphyly (MCLAREN 1960, MITCHELL & TEDFORD 1973, TEDFORD 1976, REPENNING *et al.* 1979, DE MUIZON 1982, RIESS *et al.* 1989, NOJIMA 1990) gegenüber. RIESS *et al.* betonten noch 1989, dass eine „Monophylie...allein aufgrund der Lokomotionsweise angezweifelt werden“ kann (S.100), welche die unterschiedlichen Familien der Pinnipedia zeigen. Alle nach 1990 erschienenen Arbeiten stützen jedoch eine Monophylie der Pinnipedia (FLYNN & NEDBAL 1998, BININDA-EMONDS *et al.* 1999, UHEN 2007, ADAM 2000, YU *et al.* 2011, NYAKATURA & BININDA-EMONDS 2012). Eine Monophyle der Pinnipedia basiert überwiegend auf molekularbiologischen Untersuchungen (AGNARSSON *et al.* 2010, ARNASON *et al.* 1995, 2002, 2006, LEDJE & ARNASON 1996a, b, BERTA & WYSS 1994, DAVIS *et al.* 2004, DELISLE & STROBECK 2005, FLYNN *et al.* 2000, FLYNN *et al.* 2005, HIGDON *et al.* 2007, LENTO *et al.* 1995, SATO *et al.* 2006, 2009, SCHRÖDER *et al.* 2009a, b, EIZIRIK *et al.* 2010). Doch molekularbiologischen Methoden (ARNASON *et al.* 1995; LENTO *et al.* 1995) und Merkmalsanalysen (BERTA & WYSS 1994) sollten nicht mehr Gewicht als anatomischen Vergleichen zugestanden werden (PATTERSON 1988, PATTERSON *et al.* 1993). Auch sind Parallelismus und Konvergenz bei der Evolution der Phocidae und Otariidae (MITCHELL

1975) nicht außer Acht zu lassen. Nach MITCHELL (1967) könnten einige Merkmale den „Trend aquatischer Spezialisierung“ (S. 351) zeigen.

Unabhängig von Ergebnissen zu den Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb der Gruppe wird außerdem die Unterteilung der Ordnung Carnivora in Fissipedia (Landraubtiere) und Pinnipedia (Wasserraubtiere) als fragwürdig betrachtet (WYSS 1987, BININDA-EMONDS & GITTLEMAN 2000, MILLER *et al.* 2007, JONES *et al.* 2015). Nach BININDA-EMONDS & GITTLEMAN (2000) rechtfertigen „Anpassungen“ an eine aquatische Umwelt nicht den Status einer eigenen Gruppe. Die Unterschiede zwischen den paraphyletischen Fissipedia und den Pinnipedia seien nicht größer als zwischen einzelnen fissipeden Gruppen (BININDA-EMONDS & GITTLEMAN 2000).

Weiterhin unklar bleibt auch die Schwestergruppe der Pinnipedia innerhalb der Carnivora. Einig sind sich die Autoren, dass sie zu den Arctoidea gehören muss. Zu dieser Gruppe zählen neben den Pinnipedia auch die Ursidae und Musteloidea (Mustelidae, Ailuridae, Mephitidae, Procyonidae). Eine Schwestergruppenbeziehung zu ersterer wird unter anderem unterstützt von BERTA & RAY (1990), WYSS & FLYNN (1993), BERTA & WYSS (1994), WANG *et al.* (2005), UHEN (2007; *Kolponomos*, Amphicyodontinae) und AGNARSSON *et al.* (2009). FLYNN & NEDBAL (1998), BININDA-EMONDS *et al.* (1999), FLYNN *et al.* (2005), FINARELLI & FLYNN (2006), FULTON & STROBECK (2006), SATO *et al.* (2006, 2009), ARNASON *et al.* (2007), SCHRÖDER *et al.* (2009 a, b) und EIZIRIK *et al.* (2010) stützen eine enge Verwandtschaft zu den Musteloidea. Nach der Untersuchung von DELISLE & STROBECK (2005) ist die Schwestergruppe innerhalb der Arctoidea unklar, eventuell stünden Musteloidea und Ursidae als Schwestergruppe den Pinnipedia gegenüber. Auch DAVIS *et al.* (2004) sowie YU *et al.* (2011) argumentieren, dass die Schwestergruppe je nach angewandter Methode variiert, eine Schwestergruppenbeziehung zu den Ursidae aber am häufigsten gestützt werde. Desweiteren ist die Schwestergruppenbeziehung innerhalb der Pinnipedia problematisch, insbesondere die Position der Odobenidae. Während die Mehrheit der Autoren *Odobenus* näher zu den Otariidae einordnen (SARICH 1969, ARNASON *et al.* 1995, 1996, 2002, 2006 und 2007, LEDJE & ARNASON 1996a, b, LENTO *et al.* 1995, FLYNN & NEDBALL 1998, BININDA-EMONDS *et al.* 1999, DAVIS *et al.* 2004, DELISLE & STROBECK 2005, FLYNN *et al.* 2005, FULTON & STROBECK 2006, HIGDON *et al.* 2007, UHEN 2007, AGNARSSON *et al.* 2010, SCHRÖDER *et al.* 2009b, EIZIRIK *et al.* 2010, Nyakatura & Bininda-Emonds 2012), befürworten andere eine Schwestergruppenbeziehung zu den Phocidae (WYSS 1987, BERTA & WYSS 1994, BERTA *et al.* 1994). LENTO *et al.* (1995) betrachten *Odobenus* in ihrer molekularen Studie dagegen als frühe Abzweigung eines gemeinsamen, pinnipeden Vorfahren.

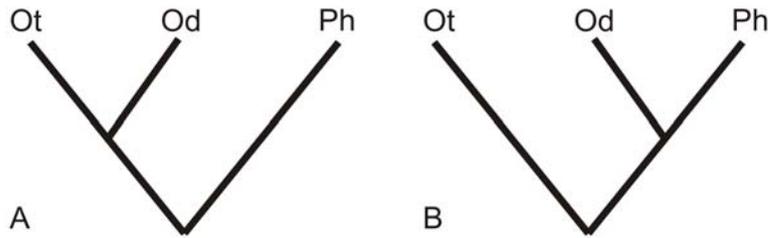


Abbildung 1-1: Mögliche Stellung von *Odobenus* mit den Otariidae (A) oder Phocidae (B) als Schwestergruppe.

Die rezenten pinnipeden Gruppen werden nach heutigem Standard folgendermaßen systematisch zugeordnet:

Klasse: Mammalia

Ordnung: Carnivora

Überfamilie: Arctoidea

[Infraordnung: Arctoidea (SHANNON 1987)]

Ohne Rang: Pinnipedia

[Überfamilie: Pinnipedeae ([sic], SHANNON 1987)]

Familie: Otariidae

Familie: Odobenidae

Familie: Phocidae

Unterfamilie: Phocinae

Unterfamilie: Monachinae

Die Unterteilung der Phocidae in zwei Unterfamilien, die Phocinae und Monachinae, ist allgemein anerkannt (REPENNING *et al.* 1979, DE MUIZON 1982, WYSS 1988b, ÁRNASON *et al.* 1995, BININDA-EMONDS & RUSSELL 1996, BININDA-EMONDS *et al.* 1999, DAVIS *et al.* 2004, FYLER *et al.* 2005, BERTA *et al.* 2012). Eine Unterteilung der Otariidae in die Unterfamilien Otariinae und Arctocephalinae (REPENNING 1975, 1976, DE MUIZON 1978, BERTA & DEMÉRE 1986, ÁRNASON *et al.* 1995) erachten TEDFORD (1976), REPENNING & TEDFORD (1977), REPENNING *et al.* (1979) sowie BININDA-EMONDS *et al.* (1999) für unhaltbar. Neuere Studien (WYNEN *et al.* 2001, DELISLE & STROBECK 2005, HIGDON *et al.* 2007, YONEZAWA *et al.* 2009 und AGNARSSON *et al.* 2010, BERTA *et al.* 2012) halten eine Unterteilung in die Unterfamilien Otariinae und Arctocephalinae ebenfalls als nicht gerechtfertigt. Die Familie Odobenidae ist rezent monospezifisch mit der Gattung *Odobenus* innerhalb der Unterfamilie Odobeninae. Weitere, jedoch fossile Unterfamilien der Odobenidae sind die Dusignathinae (DEMÉRE 1994, KOHNO 1994) und Imagotariinae (HOELZEL 2002).

1.1.2 Anatomie

Zur Osteologie und Myologie rezenter Pinnipedia existieren eine Anzahl meist deskriptiver Arbeiten. Nur HOWELL (1929) vergleicht die Anatomie von *Zalophus* (Otariidae) mit der von *Pusa* (Phocidae). ENGLISH (1976b, 1977) beschreibt die Vorderextremitätenmuskulatur einiger Otariidae im Zusammenhang mit ihrer Nutzung bei der Lokomotion. GORDON (1983) analysiert die Mechanik der Extremitäten von *Odobenus* und *Zalophus* im Vergleich. Tabelle 1 zeigt einen Überblick über die Arbeiten zur Anatomie der rezenten Pinnipedia. Diese Arbeiten, insbesondere mit grafischen Darstellungen der Muskulatur sind die Grundlage zum Verständnis des Funktionierens aller lokomotionsrelevanten Muskelgruppen.

Muskelursprünge und -ansatzstellen an den Knochen werden zur Rekonstruktion der Myologie fossiler Pinnipedia beitragen. Dazu sind möglichst vollständige Fossilienbeschreibungen insbesondere des Lokomotionsapparates notwendig (Tabelle 2). Fossilienbeschreibungen, die nur das Cranium umfassen, sind hier nicht aufgelistet, da Rückschlüsse auf die Lokomotion nicht möglich sind.

Tabelle 1: Überblick der anatomischen Arbeiten

Autor	Jahr	Bearbeitete Art(en) (mit gültigem wissenschaftlichen Namen)	Art der Beschreibung
HUMPHRY	1868	<i>Phoca</i>	Myologie
MURIE	1871	<i>Odobenus</i>	Myologie
MURIE	1872	<i>Otaria</i>	Myologie
MURIE	1874	<i>Otaria</i>	Osteologie
LUCAE	1887	<i>Phoca</i>	Osteologie
LEBOUCQ	1904a	<i>Lobodon, Leptonychotes</i>	Osteologie von Manus und Pes
HOWELL	1929	<i>Zalophus, Pusa</i>	Vergleichende Anatomie der Osteologie und Myologie
HUBER	1934	<i>Zalophus, Phoca</i>	Myologie des Caput
MORI	1958	<i>Zalophus</i>	Osteologie und Myologie
BACKHOUSE	1961	<i>Halichoerus</i>	Osteologie und Myologie der Membri thoracici

KING	1969	<i>Ommatophoca</i>	Myologie des Caput, Osteologie
BRYDEN	1971	<i>Mirounga</i>	Myologie
PIÉRARD	1971	<i>Leptonychotes</i>	Osteologie und Myologie
BRYDEN, FELTS	1974	<i>Ommatophoca, Hydrurga, Lobodon, Mirounga</i>	Gewichte von Knochen und Muskeln
ENGLISH	1976b	<i>Zalophus, Eumetopias, Callorhinus</i>	Funktionelle Anatomie der Membri thoracici
ENGLISH	1977	<i>Zalophus, Eumetopias, Callorhinus, Arctocephalus</i>	Funktionelle Anatomie der Membri thoracici
PIERARD, BISAILLON	1978	<i>Ommatophoca</i>	Osteologie
BISAILLON, PIERARD	1981	<i>Odobenus</i>	Osteologie
GORDON	1983	<i>Odobenus, Zalophus</i>	Funktionelle Anatomie der Membri thoracici et pelvini

Tabelle 2: Fossilienbeschreibungen

Autor	Jahr	Bearbeitete Art(en)/ Gruppe	Bemerkung
KELLOGG	1921	<i>Pliopedia</i>	Fragmente Humerus, Radius, Ulna, Metapodalia, Phalanges
KELLOGG	1925	<i>Pontolis</i>	Tarsus
KELLOGG	1931	<i>Allodesmus</i>	Schädel, Wirbel, Scapula- und Humerusfragmente, Radius, Ulnafragment, Teile des Carpus, Pelvisfragment, Femur, Tibia, Fibula, Tarsus
		<i>Neotherium</i>	Humerusfragment, Femur, Teile des Tarsus, Metapodalia, Phalangen

ORLOV	1933	<i>Semantor</i>	Lumbal-, Sacral- und Caudalwirbel, unvollständiges Becken und Elemente der Hinterextremitäten
LYON	1937	<i>Zalophus</i>	Subfossil
SAVAGE	1957	<i>Potamotherium</i>	Schädel, Wirbel, Rippen, Scapula, Humerus, Radius, Ulna, Manus, Pelvis, Femur, Tibia, Fibula, Pes
MITCHELL	1961	<i>Valenictus</i>	Humerus
MITCHELL	1966	<i>Allodesmus</i>	Nahezu vollständig
HENDEY, REPENNING	1972	<i>Homiphoca</i>	Schädel, Wirbel, Scapula, Humerus, Ulna, Radius, Pelvis, Femur, Tibia, Tarsus, Metapodalia, Phalangen
RAY	1977	<i>Monotherium</i>	Schädel, Humerus, Ulna, Fibia, Tibula
		<i>Leptophoca</i>	Humerus
DE MUIZON, HENDEY	1980	<i>Homiphoca</i>	Schädel, Humerus, Ulna, Radius, Pelvis, Femur, Tibia, Fibula
DE MUIZON	1981a	<i>Messiphoca</i>	Distale Hälfte des Humerus, Radius, Ulna, Thoracalwirbel
DE MUIZON	1981b	<i>Acrophoca</i>	Schädel, Wirbel, Rippen, unvollständige Scapula, Humerus, Radius, Ulna, Pelvis, Femur, Tibia, Fibula, Teile von Manus Pes

		<i>Piscophoca</i>	Schädel, Wirbel, Rippen, Scapula, Humerus, Radius, Ulna, Pelvis, Tibia, Fibula, Teile von Manus und Pes
HORIKAWA	1981	<i>Eumetopias</i>	Tibia, Fibula, Teile von Manus und Pes

DE MUIZON, BOND	1982	<i>Properiptychus</i>	Humerus, Radius, Pelvisfragment, Femur, Metatarsalia
BERTA, MORGAN	1985	Fossiler Seeotter (<i>Enhydritherium</i>)	Humerusfragment, Tibia
VAN BREE, ERDBRINK	1987	Phocinae	Alles Knochenfunde rezente Arten! (z.B. <i>Phoca vitulina</i> , <i>Halichoerus grypus</i>)
BERTA, RAY	1990	<i>Enaliarctos</i>	Schädel, nahezu vollständiges postcraniales Skelett
BARNES, RASCHKE	1991	<i>Gomphotaria</i>	Schädel, Humerus, Radius, Ulna
BERTA	1994a	<i>Pinnarctidion</i>	Schädel, Wirbel, Rippen, Scapulafragment, Humerus, Femur, Tibia
BERTA	1994b	<i>Pteronarctos</i>	Schädel, Wirbel, Scapula, Humerusfragment
DÉMÉRE	1994b	<i>Dusignathus</i>	Schädelfragment, Humerus
		<i>Valenictus</i>	Schädel, Humerus, Teile des Tarsus
KORETSKY, RAY	1994	<i>Cryptophoca</i>	Humerus, Femur

LAMBERT	1997	Fossiler Seeotter (<i>Enhydritherium</i>)	Schädel, Humerus, Ulna, Radius, Carpalia, Metacarpalia, Femur, Fibula, Tarsalia
DEMERE, BERTA	2001	<i>Proneotherium</i>	Schädel, Wirbel, Fragmente von Femur, Tibia und Fibula, Pes
DEMERE, BERTA	2005	<i>Thalassoleon</i>	Schädel, Rippen, Scapula, Humerus, Radius, Ulna, Femur, Tibia, Fibula, Teile Tarsus
RYBCZYNSKI et al.	2009	<i>Puijila</i>	Schädel, 65% des postcranialen Skeletts

Unter den aufgelisteten fossilen Formen sind *Allodesmus* (KELLOGG 1931, MITCHELL 1966), *Homiphoca* (HENDEY & REPENNING 1972, DE MUIZON & HENDEY 1980), *Potamotherium* (SAVAGE 1957), *Acrophoca* (DE MUIZON 1981b), *Piscophoca* (DE MUIZON 1981b), *Enaliarctos* (BERTA & RAY 1990), *Thalassoleon* (DEMÉRÉ & BERTA 2005), *Puijila* (RYBCZYNSKI et al. 2009) sowie gegebenenfalls *Pinnarctidion* (BERTA 1994a) und *Enhydritherium* (LAMBERT 1997) nahezu vollständig erhalten. Sie lassen sich rezenten Pinnipedia zuordnen oder gegebenenfalls in einen Evolutionsablauf eingliedern. Bei allen anderen Formen dienen die vorhandenen Knochen als Vergleichsmaterial mit denen der rezenten Pinnipedia und lassen sich möglicherweise als sinnvolle Zwischenstufen einem Evolutionsablauf zuordnen.

1.1.3 Lokomotion

Die unterschiedlichen Lokomotionsweisen der drei rezenten pinnipeden Familien wurden bereits im 19. Jahrhundert beobachtet und beschrieben. MURIE 1870a, BACKHOUSE 1961, RAY 1963, O'GORMAN 1963, TARASOFF *et al.* 1972, FISH 1996b und BERTA *et al.* 1999 beschrieben die Fortbewegung der Phocidae an Land und im Wasser. RAY 1963, ENGLISH 1974 und 1976, FELDKAMP 1987a, BEENTJES 1990, FISH 1996b, BERTA *et al.* 1999 und FISH *et al.* 2003 analysierten diejenige der Otariidae. Für Odobenidae existieren Beobachtungen von BACKHOUSE 1961, RAY 1963, GORDON 1981 und BERTA *et al.* 1999.

Phocidae

WASSER

Die älteste wissenschaftliche Beschreibung der aquatischen Lokomotion der Phocidae stammt aus den frühen 1960er Jahren (BACKHOUSE 1961). Kopf und Rumpf der Tiere bilden beim Schwimmen eine kompakte Einheit. Gleichzeitig schwingt der caudale Körperabschnitt, insbesondere der Lumbalbereich lateral, wobei die alternierend gespreizten Plantarflächen der Füße das Wasser bewegen. Die Vorderextremitäten liegen während des Schwimmens nach caudal gerichtet am Körper an, was die Stromlinienform des Körpers aufrechterhält. BACKHOUSE (1961) ordnet dem Bewegungsablauf jedoch keine physikalische Bezeichnung zu. RAY (1963) erwähnt ebenfalls die alternierende Nutzung der Hinterextremitäten zur Fortbewegung und nennt die Bewegungsform „fischähnlich“. Mit dieser Antriebsform können Phocidae Geschwindigkeiten von etwa 20 km/h (12 mph, S.17) erreichen. TARASOFF *et al.* (1972c) bezeichnen das laterale Auslenken der caudalen Körperpartie beim Antriebsschlag (BACKHOUSE 1961, RAY 1963) als Wriggbewegung, bei welcher die Plantarflächen der Pedes während der Lateralbewegung nach medial gerichtet und alternierend gespreizt werden. FISH (1996b) bezeichnet den axialen aquatischen Lokomotionsmodus der Phocidae als Beckenoszillation, und beschreibt diese wie folgt: „...the posterior body is laterally undulated moving the paired hindflippers in the horizontal plane“ (FISH 1996b, S.630). Er bezieht sich also explizit auf eine Undulationsbewegung, was ein Widerspruch zur Oszillation *sensu* REIF (1981, vgl. Definitionen) ist. Der Anstellwinkel, vermutlich der Plantarflächen, wird in den Tarsalgelenken eingestellt (FISH 1996b). BERTA *et al.* (1999) teilen die Schlängelbewegung der Phocidae in Beckenoszillation und zusätzliche Lendenundulation. Die Autoren stellen fest, dass der Hauptantrieb von den Hinterextremitäten generiert und über die Lendenundulation verstärkt wird. Wie die verstärkende Wirkung der Lendenundulation entstehen soll oder die Undulation mit der Oszillation zusammenhängt, wird aber nicht erläutert. Möglicherweise handelt es sich auch in der Beschreibung von BERTA *et al.* (1999) bei der Undulation um einen Widerspruch zur Oszillation *sensu* REIF (1981). Für eine langsame Fortbewegung nutzen die Phocidae ihre Vorderextremitäten als Paddel (TARASOFF *et al.* 1972c, BACKHOUSE 1961). Der Antriebschlag erfolgt durch eine nach caudal gerichtete Bewegung der Palmarflächen mit maximal gespreizten Digiti. Während des Rückstellschlags wird die Fläche der Vorderextremität durch Flexion reduziert und erst nach craniodorsal und dann nach ventral geführt.

RAY (1963) beschreibt erstmals den Ablauf einer Wende durch Dorsalflexion des Körpers mit gestreckten Vorderextremitäten, jedoch ohne die genaue Position oder Bewegung der Vorderflossen zu erläutern. Die Hinterextremitäten sollen während der Wende als

Stabilisatoren wirken. Allerdings liefert RAY (1963) darüber keine Details. TARASOFF *et al.* (1972c) vermuten eine Funktion der lateral ausgebreitete Position der Vorderextremitäten als Unterwassertragflächen während des Wendens. Während der Kopf in Wenderichtung zeigt, werden die Pedes in die entgegengesetzte Richtung gestreckt (TARASOFF *et al.* 1972c).

LAND

Die erste wissenschaftliche Beschreibung der terrestrischen Lokomotion der Phocidae stammt aus einer Abhandlung über die Sattelrobbe (*Pagophilus*) aus dem Jahre 1870 von MURIE. Die am häufigsten genutzte Form der Fortbewegung erfolgt auf dem Bauch mit an den Körper angelegten Vorderextremitäten und nach caudal weisenden, auf dem Boden liegenden Hinterextremitäten. Den genauen Fortbewegungsablauf beschreibt MURIE (1870a) jedoch nicht. Bei der Sattelrobbe (*Pagophilus*) beobachtet er häufigen Gebrauch der Vorderextremitäten, die auf dem Boden „halb greifend“ („semigrasping manner“ [sic] MURIE 1870a, S.605) platziert werden und alternierend den Körper vorwärtsziehen. Was genau „semigrasping manner“ bedeutet, wird nicht erklärt. Die Hinterextremitäten werden während der Bewegung entweder nachgezogen oder mit aneinander gelegten Plantarflächen abgehoben und steif nach caudal gefaltet. Auf unebenem Grund oder beim Klettern wird eine „besondere laterale Schlängelbewegung“ („peculiar lateral wriggling movement“ [sic] MURIE 1870a, S.605) vollführt. Allerdings wird nicht erwähnt wie diese Bewegung erfolgt oder welcher Körperabschnitt daran beteiligt ist. Neben alternierender „palmarer Aktion“ („palmar action“ [sic] MURIE 1870a, S.605), ein ebenfalls nicht definierter Begriff, beschreiben Körper und Hinterextremitäten eine sinusförmige Halbspirale oder Wellenspur (MURIE 1870a). Unklar bleibt, in welcher Ebene diese Bewegung stattfindet.

BACKHOUSE (1961) geht erstmals auf den Ablauf der Landlokomotion am Beispiel der Kegelrobbe (*Halichoerus*) ein. Dabei sind Pubis und Sternum die wesentlichen Auflastpunkte (main weight bearing points [sic] BACKHOUSE 1961, S.62) und Progressionshebel. Allerdings zieht BACKHOUSE (1961) Rückschlüsse aus seinen Beobachtungen am lebenden Tier, bei dem sich über Sternum und Pubis noch eine dicke Schicht aus Muskeln, Fett, Haut und Haaren befindet. Ein röntgenanalytischer oder vergleichbarer Beleg könnte seine Behauptung stützen, wurde aber nicht durchgeführt. Nach BACKHOUSE (1961) wird die Landfortbewegung wie folgt ausgeführt: Durch Strecken von Kopf und Nacken wird Gewicht nach cranial verlagert und der caudale Körperbereich hebt vom Boden ab. Die Streckung kann jedoch nur im Halsbereich erfolgen. Durch Ventralflexion des Thoracolumbalbereichs wird der abgehobene Rumpfbereich nach cranial bewegt und abgesetzt. Dann streckt sich der Rumpf, wird dabei über das Pubis vorgestoßen und der craniale Körperbereich in die Fortbewegungsrichtung katapultiert. BACKHOUSE (1961) dokumentiert auch erstmals eine

Wende an Land mit dem Sternum als Drehpunkt. Auch hierbei wird die mögliche Rolle der Weichteile vernachlässigt. Wie MURIE (1870a) bei *Pagophilus* bemerkt BACKHOUSE (1961) bei *Halichoerus* den Einsatz der Vorderextremitäten bei der Landlokomotion. Neugeborene *Halichoerus* ziehen sich durch alternierende Bewegung ihrer Vorderextremitäten vorwärts. Ab einem Alter von 4-5 Tagen werden die Vorderextremitäten synchron genutzt. Über eine mögliche Bedeutung dieses Lokomotionswechsels macht BACKHOUSE (1961) keine Angaben. Er beschreibt den Einsatz der Extremitäten bei *Halichoerus* und anderen Phociden, die sich auf harten unebenen Böden fortbewegen (S. 63) wie folgt: Die Vorderextremitäten werden auf Halshöhe in den Boden gehakt. Durch Flexion der Ellenbogengelenke und Gewichtsverlagerung auf die Metacarpalcapiti wird das Sternum vom Boden abgehoben und der Körper vorwärts gezogen. Gleichzeitig wird der Rumpf wie bei der Lokomotion ohne Vorderextremitäten nach dorsal gebogen und das Becken nach cranial bewegt. Dabei streckt sich der Körper durch einen Schub des Pubis. Der Schub durch das Becken wird durch metacarpophalangeale Flexion und ulnare Deviation unterstützt und wirft den Körper cranialwärts aufs Sternum.

Die von BACKHOUSE (1961) beschriebene vertikale Undulationsbewegung an Land wird von O'GORMAN (1963) als typisch phocid bezeichnet. O'GORMAN (1963) beschreibt jedoch auch abweichende Lokomotionsweisen antarktischer Phocidae (Monachinae). So bewegt sich der Krabbenfresser (*Lobodon*) an Land durch nach caudal gerichtete, alternierende Schläge der Vorderextremitäten und gleichzeitigem „lateralen Dreschen“ („violent lateral flailing“ [sic] O'GORMAN 1963, S.839) der mit den Plantarflächen aneinander liegenden Hinterextremitäten fort. Neben den Hinterextremitäten werden auch der Beckenbereich und die Lendenwirbelsäule nach lateral flexiert. Nach O'GORMAN (1963) wird der Druck der Vorderextremitäten auf die Schneefläche durch Rollen von einer Körperseite auf die andere erhöht. Mit dieser Fortbewegungsform erreicht das Tier Geschwindigkeiten von 11-13km/h. Seeleoparden (*Hydrurga*) und Weddell-Robben (*Leptonychotes*) undulieren an Land vertikal (vgl. BACKHOUSE 1961) ohne die Vorderextremitäten einzusetzen. Die Hinterextremitäten werden hinter dem Körper her gezogen. Welpen von *Leptonychotes* nutzen die Vorderextremitäten entweder synchron oder alternierend, um sich vorwärts zu ziehen. In welchem Alter der Übergang zur Landlokomotion ohne Vorderflosseneinsatz stattfindet, gibt O'GORMAN (1963) nicht an. Auch Seeelefanten (*Mirounga*) zeigen nach O'GORMAN (1963) das typisch phocide Lokomotionsmuster, allerdings setzen diese Tiere die Vorderextremitäten zum Balancieren, Ziehen und Antreiben ein, wobei der Bewegungsablauf nicht dargelegt wird. Das Körpergewicht lastet während der Bewegung auf den Metacarpalcapiti.

TARASOFF *et al.* (1972) erwähnen am Beispiel von *Pagophilus* drei Grundmuster der Landlokomotion: das Vorrücken des Körpers ohne Einsatz der Vorderextremitäten, das Vorwärtsziehen durch die simultan in craniocaudaler Richtung bewegten Vorderextremitäten und gleichzeitigem Vorrücken des Körpers oder die sinusförmige Rumpfbewegung. Die einzelnen Bewegungsabläufe werden aber nicht analysiert. Die Autoren merken auch an, dass die Hinterextremitäten passiv hinter dem Körper nachgezogen werden. FISH (1996b) macht dieselbe Beobachtung und stellt fest, dass Phocidae ihre Hinterextremitäten nicht unter den Körper bringen können. Gründe dafür nennt er nicht.

BERTA *et al.* (1999) bezeichnen die typisch phocide terrestrische Fortbewegung als vertikale Rumpfundulation. Die Aufwärtskrümmung der Lumbalregion ermöglicht, das Becken nach cranial zu bewegen, während das Körpergewicht auf dem Sternum lastet. Wie bei BACKHOUSE (1961) liegen auch hier keine röntgenanalytischen Bestätigungen vor. Die Streckung des „cranialen Körperendes“ („anterior end of the body“ [*sic*] BERTA *et al.* 1999, S. 183) bringt den Rumpf caudalwärts, wobei das Gewicht auf dem Becken liegen soll. Welcher Bereich des Körpers exakt mit „anterior end of the body“ gemeint ist, lässt sich aus der Beschreibung nicht erkennen. Die Bewegung kann durch die Vorderextremitäten unterstützt werden, die den cranialen Körperbereich vom Untergrund abheben oder anschieben. Die Hinterextremitäten werden typischerweise vom Boden abgehoben und tragen nicht zur Fortbewegung bei. Krabbenfresser (*Lobodon*), Bandrobben (*Histriophoca*), Sattelrobben (*Pagophilus*) und Seeleoparden (*Hydrurga*) bewegen sich an Land außer durch vertikale Undulation auch sinusoid lateral undulierend fort. Während der lateralen Undulation schlagen die Vorderextremitäten nach caudal, und die Hinterextremitäten sind vom Boden abgehoben (BERTA *et al.* 1999).

Otariidae

WASSER

Die erste Beschreibung der aquatischen Fortbewegung der Otariidae stammt von RAY (1963). Demnach setzen die Otariidae nur ihre langen Vorderflossen („foreflippers“, S. 17) zum Vortrieb ein. Der Autor vergleicht diese Fortbewegungsform mit jener von Pinguinen und Alken. Die Flossen werden gehoben und dann zu den Körperseiten bewegt. Wie genau die Flossenbewegung abläuft, wird jedoch nicht erläutert. Die Hinterflossen (rear flippers, S. 17) werden in einer nach ventral offenen V-Stellung nachgeschleppt und wirken wahrscheinlich als Heckstabilisator (RAY 1963). RAY (1963) beschreibt auch Gleitphasen zwischen den Antriebsschlägen der Vorderextremitäten mit an die Körperseiten angelegten Vorderflossen. Die Körperkontur wird dadurch stromlinienförmig und verursacht so nur geringen Widerstand.

Otariidae können auf diese Weise 24-29 km/h (15-18 mph, S. 17) erreichen. Wenden erfolgen nach RAY (1963) bei den Otariidae wie bei den Phocidae durch Dorsalflexion mit gestreckten Vorderflossen. Die Hinterflossen wirken dabei als Stabilisatoren.

Nach ENGLISH (1974) entsteht bei den Otariidae der aquatische Vortrieb durch bilaterales Paddeln („paddling“, S. 350) mit den Vorderflossen, die außerdem als Tragflächen oder Steuer („rudders“, S. 350) Unterwassermanöver unterstützen. Angaben über den Ablauf der Vorderextremitätenbewegung während des Unterwassermanövers fehlen jedoch. ENGLISH (1974) unterteilt den Bewegungszyklus der Vorderextremität bei der geradlinigen Fortbewegung in Vortriebs- und Rückstellphasen. Die Rückstellphase besteht aus Abduktion und Protraktion. Simultane Supinationsbewegungen („lateral rotary movements“) stellen die Flosse so, dass sie mit nach cranial weisender Vorderkante bei minimalem Widerstand durchs Wasser geführt wird. Die Vortriebsphase beginnt mit einer Adduktion der Vorderextremität, die in eine Retraktion übergeht. Die Flosse ist dabei proniert, was eine große Verdrängungsfläche („high degree of contact“ [sic], S. 350) bewirkt. ENGLISH (1974) geht also davon aus, dass die Otariidae Verdrängungsschwimmer sind.

ENGLISH (1976a) ergänzt, dass die Vorderextremitäten während Gleitphasen in postaxillaren Vertiefungen der Fettschicht („blubber“ [sic], S. 343) gehalten werden (vgl. RAY 1963). Die Arme sind in diesem Zustand retrahiert, die Ellenbogen gestreckt und die Handgelenke leicht nach ulnar flexiert. Außerdem schildert ENGLISH (1976a) die beiden Phasen des aquatischen Lokomotionszyklus detailliert. Zu Beginn der Rückstellphase sind beide Vorderextremitäten abduziert und supiniert. Dann werden die Ellenbogen gebeugt, die Arme supiniert und gleichzeitig abduziert, gefolgt von einer Protraktion der Extremitäten. Während der Protraktion werden Abduktion und laterale Rotation fortgeführt. Nach ENGLISH (1976a) beschränkt sich die Protraktion hauptsächlich auf den Arm, kann aber auch durch eine Caudalrotation der Scapula ergänzt werden. Die Rückstellphase endet mit protrahierten, abduzierten und supinierten Vorderextremitäten. Die Ellenbogen sind angewinkelt, Handgelenke und Finger nach ulnar ausgelenkt. Die Scapulae sind am Ende der Rückstellphase nach caudomedial rotiert, ihre „vertebralen Ränder [sic] (S.344)“ adduziert (ENGLISH 1976a). Diese entsprechen sehr wahrscheinlich den Margo dorsalis. Im Allgemeinen beginnt die Vortriebsphase mit einer Pronation und Adduktion der Vorderextremitäten. Die Pronation setzt dabei kurz vor der Adduktion ein. Solange über die Flossenfläche Wasser verdrängt wird, kann durch die Adduktion Vorschub erzeugt werden. In der frühen Vortriebsphase bleiben die Ellenbogen angewinkelt, Handgelenke und Finger sind nach dorsal gebogen. Während der Pronation und der Adduktion werden die Vorderextremitäten zusätzlich retrahiert. Diese Retraktion findet zunächst im Schultergelenk statt, im Laufe der Bewegung aber auch durch Ellenbogenstreckung und Palmarflexion. Die

Vortriebsphase endet damit, dass die Vorderextremitäten in Richtung der postaxillaren Vertiefungen in der Fettschicht bewegt werden. ENGLISH (1976a) beobachtet eine kurze Ventralflexion der Lumbosacralregion am Ende der Paddelsequenzen, die eine Wende oder ein Abtauchmanöver begleiten. Während dieser Ventralflexion sind die Hinterextremitäten nach caudal gestreckt und die Digiti gespreizt. Der Bewegungsausschlag ist ENGLISH (1976a) zufolge klein. Die Ausschlagswinkel werden jedoch nicht angegeben.

Die Rückstellphase der Vorderextremitäten benötigt nach ENGLISH (1976a) etwa 40% des Lokomotionszyklus, die Vortriebsphase ungefähr 60%. Bei höherer Schwimgeschwindigkeit wird die Frequenz des Schlagzyklus auf fast die Hälfte verkürzt. Die Hinterextremitäten und das Achsenskelett werden ENGLISH (1976a) zufolge zur aquatischen Schuberzeugung nicht eingesetzt.

FELDKAMP dokumentiert 1987 erstmals die Vorderflossenbewegung eines Seelöwen (*Zalophus*) beim Schwimmen im Strömungskanal qualitativ mit Hilfe von Chronofotografie. Auch er stellt fest, dass nur die Vorderextremitäten zum Vortrieb genutzt werden und der Körper während des Schwimmens gewöhnlich horizontal mit leicht nach dorsal gebogenem Rücken gehalten wird. Die Hinterflossen werden passiv nachgeschleppt. Im Gegensatz zu ENGLISH (1974, 1976a) unterteilt FELDKAMP (1987a) den Flossenschlag in drei Segmente: Rückstell- („recovery phase“), Vortriebs- („power phase“) und Paddelphase („paddle phase“, S. 46). Zu Beginn des Flossenschlags werden die Vorderflossen retrahiert und mit der Palmarfläche an die ventrolaterale Körperoberfläche angelegt.

Hochgeschwindigkeitsaufnahmen zeigen, dass die Rückstellphase durch leichte Beugung des Ellenbogens sowie durch Supination und Abduktion eingeleitet wird. Diese Bewegungen bringen die Flosse etwas ventral der Schultergelenksebene in einen Anstellwinkel von etwa 0°. Mit weiterer Abduktion supiniert die Vorderflosse in einen positiven Anstellwinkel. Die Armbewegungen werden nach dorsal weitergeführt bis die Flosse die Ebene des Schultergelenks passiert, wobei der Anstellwinkel immer größer wird. Welchen Effekt die unterschiedlichen Anstellwinkel auf die Gesamtfortbewegung im Wasser haben, beschreibt FELDKAMP (1987a) nicht. Der maximale Anstellwinkel am Ende der Supinations- und Abduktionsbewegung wird nicht angegeben. Dann überwiegt die Protraktionsbewegung die Abduktionsbewegung und die Supination der Vorderextremität wird langsamer und geht möglicherweise in eine Pronationsbewegung über, was das Tier vorantreibt. Damit zeigt FELDKAMP (1987a), dass auch während der Rückstellphase Vortrieb erzeugt wird. Am Ende der Rückstellphase sind die Vorderextremitäten abduziert, protrahiert bei kleinem, positivem Anstellwinkel. Aus dieser Stellung beginnt die Vortriebsphase. FELDKAMP (1987a) beschreibt, dass die Flosse kräftig adduziert und zugleich proniert wird, wodurch die beiden distalen Drittel der Vorderextremität deutlich nach dorsal flexiert werden. Durch die gleichzeitige

Pronation orientiert sich die Flosse beim Passieren der mittleren Horizontalebene von einem positiven in einen negativen Anstellwinkel. Dann verlangsamt sich die Pronation, während die Adduktion weiter läuft. Schließlich ragt die Vorderextremität am Ende der Vortriebsphase vollständig gestreckt nach ventral. Nach den chronofotografischen Aufnahmen durch FELDKAMP (1987a) wird der Hauptvortrieb des gesamten Flossenschlags aber während der Paddelphase erzeugt. Diese beginnt am Ende der Vortriebsphase mit maximal adduzierten Flossen. Die Pronationsbewegung, die bereits in der Vortriebsphase einsetzte, wird fortgeführt und die Extremitäten werden zusätzlich retrahiert. Dadurch werden die Flossen mit ihrer Palmarfläche zur Strömung orientiert, wobei mit der maximalen Flossenoberfläche ein Antriebsimpuls auf das umgebende Wasser übertragen wird (FELDKAMP 1987a). Die Rückstellphase entspricht nach FELDKAMP (1987a) im Schnitt 49% des Flossenschlagzyklus, Vortriebs- und Paddelphase jeweils etwa 25%. Die Höchstgeschwindigkeit der Flosse wird ungefähr in der Mitte der Vortriebsphase erreicht, wenn die Flosse die mittlere Horizontalebene mit etwa 60% des gesamten Schlagzyklus kreuzt. Der Hauptteil des Flossenschlags findet ventral des Schultergelenks statt, nur etwa 20% dorsal davon. Die Schlagfrequenz steigt mit der Schwimmgeschwindigkeit an, allerdings liefert FELDKAMP (1987a) hierfür keine Werte.

FISH (1996b) bezeichnet den Bewegungsablauf der Vorderextremitäten physikalisch als pectorale Oszillation und Unterwasserflug. Demzufolge agieren die Vorderflossen der Otariidae als oszillierende Unterwassertragflächen. Wie zuvor FELDKAMP (1987a) führt auch FISH (1996b) eine Paddelphase („paddling phase“, S.637) zwischen der Vortriebs- und Rückstellphase an.

BERTA *et al.* (1999) nehmen den Begriff der pectoralen Oszillation *sensu* FISH (1996b) auf. Nach BERTA *et al.* (1999) nutzen die Otariidae ihre Vorderextremitäten wie Vögel in schlagender Weise („flapping“ [*sic*], S.173) zur Antriebserzeugung. Die Hinterextremitäten dienen dem Manövrieren und der Steuerung. Die Brustflossen („pectoral flippers“) bilden eine Einheit und agieren als oszillierende Tragflächen mit einem Flossenschlag aus Vortriebs-, Paddel- und Rückstellphase („power, paddle and recovery phase“). Der Vortriebsschlag wird durch Pronation, Adduktion und Retraktion erzeugt. Über den Ablauf der anderen beiden Bewegungskomponenten werden keine Aussagen gemacht.

Während die zuvor genannten Autoren die Funktion der Hinterextremitäten beim Schwimmen nur wenig bis gar nicht beachten, betont GODFREY (1985) deren Bedeutung bei Wenden und einer indirekten Beteiligung an der Vortriebserzeugung. Während geradlinigen Schwimmens werden die Hinterextremitäten der Seelöwen häufig in umgekehrter V-Position mit medial aneinander gelegten Plantarflächen gehalten. In dieser Ausrichtung agieren sie als Stabilisatoren analog zu den Höhen- und Seitenleitwerken der Flugzeuge und verhindern

unerwünschten Rollen um die Körperlängsachse während eines Schlagzyklus oder dem Gleiten. Insbesondere während enger Wenden sind die Hinterextremitäten funktionell analog zu den Schwanzfedern der Vögel. Sie verhindern einen übermäßigen Verlust des Vorwärtsimpuls durch „Schleudern“ ('skidding'[sic], S.57) der Abdominal- und Beckenregion um keinen anderen Punkt als dem Zentrum des Wendekreises (GODFREY 1985).

Nachdem RAY 1963 die erste Beschreibung einer Wende veröffentlichte, erfolgt erst 40 Jahre später eine weitere Schilderung durch FISH *et al.* (2003). Vor Einleitung der Wende ist der Bauch des Tieres nach ventral orientiert, die Pectoralflossen liegen den Körperflanken an und die Hinterflossen (pelvic flippers) sind, wie auch die Digiti, adduziert. Die Wende wird durch Ausrichtung des Kopfes in die neue Schwimmrichtung eingeleitet. Dabei ist ein leichtes Rollen des Kopfes (S.669, FISH *et al.* 2003) durch Drehen und Beugen des Nackens zu beobachten. Die Vorderflossen werden abduziert und supiniert, während sich der Körper um etwa 90° dreht, vermutlich um die Längsachse. Kopf und Körper sind überstreckt und nehmen in der Mitte des Wendemanövers eine dorsal offene U-Form an. Dabei sind die Vorderextremitäten wie auch die Digiti pedorum abduziert. Die Schwimnhäute zwischen den Digiti pedorum werden gespreizt und damit die Projektionsfläche der Flossen vergrößert. Wenn der Seelöwe am Ende der Wende den Körper streckt, drehen sich Kopf und Körper zurück bis zur Ausgangsposition. Das Manöver wird durch Anlegen der Vorderflossen und Adduktion der Digiti pedorum beendet, wobei der Körper die strömungsgünstigste Form einnimmt. Bei der Adduktion der Hinterflossen liegen die Plantarflächen zusammen und blockieren einander. Die Bedeutung dieser Blockade wird aber nicht erörtert. Nach FISH *et al.* (2003) dienen Vorder- und Hinterextremitäten sowie der Kopf während der Wende als Steuerflächen. Die Vorderflossen erzeugen den zum Rollen nötigen Auftrieb. Der Kopf bestimmt die künftige Schwimmrichtung. Die Hinterextremitäten wirken als Stabilisatoren, um einer Abweichung des caudalen Körperbereichs von der Kurvenbahn vorzubeugen. Dorsale Krümmung der Wirbelsäule erlaubt das Schwimmen weicher Kurven, bei denen die Stromlinienform durchgehend erhalten bleibt (FISH *et al.* 2003). Durch die Stromlinienform wird der Widerstand auch bei antriebslosen Wenden reduziert, was das Abbremsen bei Richtungswechseln begrenzt. Bei der beschriebenen Wende handelt es sich vermutlich um eine Wende in vertikaler Ebene. Horizontale Wenden werden durch Strecken der Vorderflossen, Spreizen der Hinterflossen und Biegung des Körpers durchgeführt (FISH *et al.* 2003). Dabei können Seelöwen eine Kurvenneigung von 90° erreichen ohne ihre vertikale Kurvenebene zu verlassen. Der Bewegungsablauf während der horizontalen Wende wird nicht beschrieben.

CHENEVAL *et al.* beschrieben 2007 die Wende bei *Eumetopias* und betonen die Ähnlichkeit in der Grundtechnik mit *Zalophus*. Der Kopf wird zu Beginn der Wende zur Kurveninnenseite

gerichtet und die Pectoralflossen abduziert. Zeitgleich mit der maximalen Abduktion der Vorderflossen beginnt die Spreizung der Zehen sowie die Dorsalflexion des Körpers. Die maximale Dorsalflexion wird zum Zeitpunkt der vollen Zehenabduktion erreicht. Die Vorderextremitäten werden adduziert mit maximal gespreizten Digiti. Sobald der Körper am Ende der Wende wieder gestreckt ist, erreichen die Pectoralflossen das Ende des Antriebsschlags (Paddelphase) und die Füße nehmen ihre Gleitschwimmstellung ein (CHENEVAL *et al.* 2007).

LAND

Die Tatsache, dass die Hinterflossen der Otariidae frei nach cranial unter den Körper rotierbar und deshalb zur Fortbewegung an Land nutzbar sind, wird in der Literatur erstmals von RAY (1963) erwähnt. Die erste Beschreibung des terrestrischen Lokomotionsablaufs der Otariidae erfolgt durch ENGLISH (1976a). Demzufolge bewegen sich die Tiere quadruped durch Schreiten und Galopp (siehe unten) fort. Das Schreiten („walk“) ist eine symmetrische Gangart (ENGLISH 1976a). Die zeitliche Schrittabfolge jedes Extremitätenpaares ist gleich und die Autopodien des jeweiligen Beinpaars haben dieselben Bodenkontaktintervalle. Nach GAMBARYAN (1974) handelt es sich um einen symmetrisch, diagonalen Gang bei dem sich Zwei- und Dreibeinstützen abwechseln. Die asymmetrische Fortbewegungsweise wird als „Galopp“ (S. 353, ENGLISH 1976a) bezeichnet. Der Vorderextremität wird um etwa ein Drittel eines Schrittzklus („stride“) wie beim echten Galopp verzögert nach dem ipsilateralen Hinterextremität aufgesetzt. Die Hinterextremitäten bleiben aber über die Hälfte des Schrittzklus am Boden. Der bei den Seelöwen beobachtete „Galopp“ entspricht deshalb einer Mischform aus schnellem Schreiten und echtem Galopp (ENGLISH 1976a). Nach GAMBARYAN (1974) ist diese Gangart als asymmetrisch und direkt einzuordnen. Die Hinterextremitäten werden synchron bewegt, wodurch eine Einteilung in lateral oder diagonal nicht möglich ist. Beim „Galopp“ der Otariidae treten Ein- bis Vierbeinstützen auf (Stützformel: 3-2-3-3-4-2-1-1, ENGLISH 1976a). Eine Schwebephase wie beim echten Galopp kommt nicht vor.

Nach ENGLISH (1976a) kann der Zyklus der Extremitätenbewegung in Stütz- (stance, S. 353) und Hangbeinphasen (swing phases, S. 353; deutsche Bezeichnung nach GIRTNER 1987) unterteilt werden, abhängig davon, ob die Extremität auf den Boden aufgesetzt oder von diesem abgehoben ist. Den Lokomotionszyklus gliedert er in eine Flexions- und drei Extensionskomponenten. Die Flexions- und die erste Extensionskomponente entsprechen der Schwingphase während die beiden letzten Extensionskomponenten die Stützphase bilden. Die Schwingphase jeder Vorderextremität beginnt mit dem Abheben vom Boden. Dabei wird der Ellenbogen gebeugt. Das Handgelenk verbleibt in starker Extension. Kopf

und Nacken werden in Richtung der kontralateralen Vorderextremität geschwungen. Dann wird die abgehobene Extremität protrahiert. Damit endet die Flexionskomponente. Die erste Extensionskomponente beginnt mit der Streckung des Ellenbogens. Das Handgelenk bleibt während der gesamten Schwingphase stark extendiert. Die Schwingphase endet mit dem Absetzen der Extremität auf dem Boden. Dabei werden zunächst die Digiti V und IV, dann erst der Rest der Hand abgesetzt. Gleichzeitig schwingen Kopf und Nacken von der kontralateralen Vorderextremität zurück über die Körperlängsachse hinaus. In der frühen Stützphase ist der Ellenbogen gebeugt und das Handgelenk stark extendiert. Kopf und Nacken werden in Richtung des Standbeins geschwungen, welches dann das Gewicht trägt. Beim Übergang von der Stütz- in die Schwingphase liefert die Extremität Schub durch Retraktion. Kopf und Nacken werden über die gewichtstragende Extremität hinweg geworfen. Anschließend wird der Ellenbogen gestreckt. Es folgt eine Palmarflexion sowie eine nach ulnar gerichtete Auslenkung der Hand. Die letztere Bewegung führt zu einer Gewichtsverlagerung zur radialen Handseite hin, bis nur noch der Pollex Kontakt zum Untergrund hat. Durch abschließende Palmarflexion hebt die Hand schließlich vom Boden ab.

Während des "Galoppierens" entspricht die Fußfolge der Vorderextremitäten der unilateralen Bewegung während des Schreitens. Im langsamen „Galopp“ heben und setzen die Vorderextremitäten zeitlich etwas voneinander versetzt ab. Diese zeitliche Trennung der Vorderextremitätenaktivität wird beim schnellen "Galopp" undeutlich (ENGLISH 1976a). Ausschlaggebend für die terrestrische Lokomotion sind Bewegungen des Achsenskeletts und der Vorderextremitäten, weniger die der Hinterextremitäten (ENGLISH 1976a). Bei alternierender Nutzung im Schreiten werden die Hinterextremitäten in ihrer jeweiligen Schwingphase überwiegend durch Flexion und laterales Schwingen des caudalen Achsenskeletts (S. 354) nach cranio-lateral bewegt. Beim Abheben der Hinterextremität vom Boden wird das caudale Achsenskelett lateral gebogen. Die Extremität selbst bleibt während der Bewegung steif. ENGLISH (1976a) beobachtet eine gelegentliche Protraktion der Hüfte. Bein und Fuß behalten ihre Positionen aber während des gesamten Lokomotionszyklus bei. Das Absetzen der Füße auf dem Boden erfolgt jeweils zuerst mit der Ferse. Der restliche Fuß ist mit gespreizten Zehen lateral rotiert und berührt so nicht den ipsilateralen Vorderextremität am Ende seiner Stützphase. Während der Stützphase der Hinterextremitäten ist das Achsenskelett gestreckt und der Oberschenkel retrahiert. Am Ende der Stützphase wird die Hinterextremität vom Untergrund abgehoben. Der dazu notwendige Vortrieb wird durch Flexion des „caudalen Achsenskeletts“ (s.o.) ausgelöst. Die distalen Gelenke der Hinterflosse (S. 356) werden dabei nicht nach plantar gebogen, sondern bleiben stark extendiert. Ob die distale Hinterflosse nur Metatarsal- und

Zehengelenke oder auch das Sprunggelenk einschließt, lässt sich aus der Beschreibung nicht schließen. Beim "Galoppieren" werden beide Hinterextremitäten während ihrer Schwingphase überwiegend durch Flexion des Achsenskeletts und während ihrer Stützphase durch Streckung desselben gemeinsam bewegt.

BERTA *et al.* (1999) bezeichnen die Landlokomotion der Otariidae als extremitätenbasiert. Gleichzeitig betonen sie, dass der Antrieb eher durch extensive Kopf- und Nackenbewegungen als durch Bewegungen der Hinterextremitäten erzeugt wird.

Extremitätenbasiert verweist daher vermutlich auf die Fähigkeit der Otariidae, sich mit allen vier Extremitäten vom Untergrund abzustemmen und sich an Land quadruped fortzubewegen. Typisch für Otariidae wie *Zalophus*, die auf sandigen Untergründen leben, sind Gangarten, bei denen die Extremitäten alternierend und unabhängig voneinander bewegt werden (BERTA *et al.* 1999). Seebären bewegen sich mit einem Sprungschritt („bounding gait“, S. 174) vorwärts, wobei der Massenschwerpunkt nach vertikal verschoben wird (BERTA *et al.* 1999). Bei dieser Gangart, werden die Hinterextremitäten als Einheit bewegt. Genutzt wird sie häufig von Otariidae auf felsigen Substraten (BERTA *et al.* 1999). Eine quantitative und qualitative Analyse der terrestrischen Lokomotion von *Phocarctos* (Otariinae) und *Arctocephalus* (Arctocephalinae) wurde von BEENTJES (1990) gemacht. Er stellt dabei ein Paradoxon zur Evolutionsgeschichte der Otariidae fest, wobei der Gang der evolutionär jüngeren Otariinae an Land dem der mutmaßlichen otariiden Vorfahren stärker ähnelt als der der „primitiveren“ (*sic*, S.307) Arctocephalinae.

Odobenidae

WASSER

BACKHOUSE (1961) bezeichnet die aquatische Fortbewegungsweise der Walrosse als seltsame Mischung aus Lateral- und Dorsoventralflexion des Körperendes. Die Hinterflossen („hind flippers“ [*sic*], S.59) liefern dabei den Hauptantrieb, werden aber durch die als Paddel fungierenden Vorderflossen unterstützt.

RAY (1963) beschreibt eine alternierende Nutzung der Hinterflossen zur Antriebserzeugung. Der Antriebsschlag erfolgt gegen die Plantarflächen und wird zur jeweils kontralateralen Seite geführt. Zusätzlich können die Vorderflossen den Körper über Schlagbewegungen antreiben (RAY 1963). Die Schwimmweise der Odobenidae enthält demnach sowohl otariide als auch phocide Komponenten, wobei die phociden Anteile überwiegen (RAY 1963).

Wenden erfolgen wie bereits bei den Phocidae und Otariidae beschrieben (*s.o.*).

Beobachtungen von GORDON (1981) bestätigen, dass der Hinterextremitätenantrieb die

Hauptantriebsquelle der Odobenidae darstellt. Die Vorderextremitäten werden für Manöver, aber auch zur Vortriebserzeugung eingesetzt.

Der zum Antrieb genutzte Schlagzyklus der Vorderextremitäten besteht aus einem beidseitig geführten Vortriebs- und einem Rückstellschlag (GORDON 1981). Der Vortriebsschlag beginnt mit abduziert-protrahiertem Humerus, angewinkeltem Ellenbogen und leicht gestreckter Hand. Die Extremität wird proniert, adduziert und retrahiert. Darauf streckt sich der Ellenbogen leicht und die Hand wird flexiert. Am Ende des Vortriebsschlags befindet sich die Vorderextremität mit der Palmarfläche einige Zentimeter von der ventrolateralen Körperoberfläche entfernt. Der Rückstellschlag wird durch Supination der gesamten Vorderextremität eingeleitet. Anschließend erfolgt eine Protraktion und Abduktion des Humerus. Der Ellenbogen wird angewinkelt. Die Vorderextremitäten agieren auch als Tragflächen, um den Nickwinkel des Körpers im Wasser oder die horizontale Lage zu ändern (GORDON 1981). Wenden unter Wasser werden durch Streckung beider Vorderflossen vermutlich nach lateral und Dorsalflexion des Rückens eingeleitet. Kopf und Nacken drehen den Körper in die Wendebahn. Während das Tier an der Oberfläche schwimmt, hilft die Adduktion der Vorderextremitäten den Kopf aus dem Wasser zu halten und Tauchgänge einzuleiten.

Der Hinterextremitätenantrieb wird nach GORDON (1981) durch einen einseitigen, horizontalen, stoßend-wriggenden Vortriebsschlag ausgeführt, auf den ein Rückstellschlag folgt. Bei der Einleitung des Vortriebsschlags ist das Hüftgelenk leicht gebeugt. Knie und Flosse sind gestreckt. Die Plantarfläche der Flosse ist normalerweise vertikal ausgerichtet. Die Lumbalwirbelsäule ist zur ipsilateralen Körperseite des schlagenden Beins gebogen. Kurz nach Beginn des Vortriebsschlags ist die Flosse mit gespreizten Zehen flexiert und befindet sich nahezu senkrecht zur Körperlängsachse. Diese Phase des Vortriebsschlags entspricht einer Kickbewegung. Sie wird grundsätzlich durch eine nach caudal gerichtete Streckung im Hüftgelenk und nur leicht durch eine Beugung des Knies ausgeführt. Die Streckung der Extremität im Hüftgelenk und ihre Beugung im Knie führen zunächst zu einer nach caudal, dann caudomedial (Original: posteromedial) gerichteten Umsetzung der abduzierten Flosse. Im Gegensatz zum Walross ist bei *Phoca vitulina* (Phocidae) die caudale Umsetzung der Flosse während des Vortriebsschlags entweder reduziert oder eliminiert (GORDON 1981). Der Schlag endet mit einer Wriggbewegung, die durch Weiterführung der Kniebeugung, Flossenstreckung und Geraderichten der Wirbelsäule vollzogen wird. Am Ende des Vortriebsschlags liegt die mittlere Flossenlängsachse parallel zur Medianen. Die Ausrichtung der Plantarfläche variiert zwischen vertikal und horizontal, über das Fußgelenk ist eine beachtliche Flossenrotation möglich ist (GORDON 1981). Der Rückstellschlag beginnt mit einer Beugung von Hüftgelenk und Wirbelsäule sowie einer Streckung in Kniegelenk und

Flosse, wobei die Zehen adduziert sind. Am Ende des Rückstellschlags ist die Extremität protrahiert. Die genaue Position wird allerdings nicht beschrieben.

Während des Rückstellschlags beobachtet GORDON (1981) in einigen Fällen eine Rotation der Flosse. Dabei supinieren die Tiere zeitweise so, dass die schmale Flossenhinterkante anstatt der Dorsalfläche der angezogenen Flosse in die Strömung gedreht wird. Allerdings werden keine Beispiele für entsprechende Situationen gegeben.

BERTA *et al.* (1999) bezeichnen den Schwimmmodus der Odobenidae als Form der Beckenoszillation. Dabei wird die Hauptantriebskraft durch die Hinterextremitäten erzeugt (siehe auch BACKHOUSE 1961). Die Vorderextremitäten werden entweder als Steuer oder Paddel bei langsamen Geschwindigkeiten eingesetzt. Der Schlagzyklus der Vorderextremitäten wird beidseitig ausgeführt und besteht sowohl aus einem Vortriebs- als auch einem Rückstellschlag (vgl. GORDON 1981). Der Vortriebsschlag umfasst eine Adduktions- und Retraktionsbewegung der pronierten Extremitäten. Der Rückstellschlag wird durch Supination eingeleitet, gefolgt von einer Abduktion und Protraktion der Vorderextremität. Der Schlagzyklus der Hinterextremität besteht ebenfalls aus einem Vortriebs- und einem Rückstellschlag, wird aber einseitig ausgeführt (vgl. GORDON 1981). Der Vortriebsschlag entspricht einer rückwärts gerichteten Umsetzung („rearward translation“, S. 349) der Flosse, auf die eine Medialflexion von Flosse und Knie folgt. Der Rückstellschlag bringt die Flosse zurück in ihre protrahierte Position. Der Rückstellschlag der einen Seite erfolgt zeitgleich zum Vortriebsschlag des anderen Beines.

LAND

Nach RAY (1963) können sich Odobenidae an Land aufgrund ihrer unter den Körper rotierbaren Hinterextremitäten in der Weise der Otariidae („after the manner of eared seals“, S.14) fortbewegen.

GORDON (1981) beschreibt zwei terrestrische Gangarten bzw. Koordinationsmuster der Extremitäten. Die erste ist eine seitliche Schrittfolge, die entweder mit Diagonalkopplung (lateral sequence, diagonal couples walk (LSDC) [*sic*], S. 355) oder ohne Kopplung (lateral sequence single foot (LSSF) [*sic*], S. 355) erfolgen kann. Die zweite ist eine seitliche Schrittfolge in Verbindung mit einem Vorwärtswerfen des Körpers. Beides sind symmetrische Gangarten. Die zeitliche Schrittabfolge jedes Extremitätenpaares ist gleich. Nach GAMBARYAN (1974) sind alle oben beschriebenen Bewegungsmuster symmetrisch diagonal. Beim LSDC wechseln Zwei-, Drei- und Vierbeinstützen nach der Formel 2-3-4-3-2-3-4-3, beim LSSF Drei- und Vierbeinstützen ab. Nur junge und kleine Tiere können eine seitliche Schrittfolge ohne Vorwärtswerfen des Körpers durchführen (GORDON 1981). Bei adulten Tieren dient das Vorwärtswerfen dem Abheben und Vorrücken der Körpermasse, auch wenn

der Körper sonst nicht vom Boden abgehoben ist. Ein typischer Schrittzzyklus, der durch ein Vorwärtswerfen eingeleitet und mit einer LSDC-Schrittfolge fortgesetzt wird, beginnt mit geradem oder leicht extendiertem Rücken. Die Vorderextremitäten sind teilweise unter den Körper geschlagen, wobei die Flossen nach lateral und nahezu rechtwinklig zur Körperlängsachse weisen. Die Unterarme werden leicht protrahiert in beinahe vertikaler Position gehalten. In wie weit sich welche Bereiche der Vorderextremitäten unter dem Körper befinden, wird nicht beschrieben. Der Kopf zeigt gerade nach caudal und wird auf einer Ebene zwischen Wirbelsäule und Brust gehalten, meist näher zur Wirbelsäule hin. Die Hinterextremitäten sind unter den Körper geschlagen und weisen in einem kleinen Winkel zur Körperlängsachse nach cranial. Ob der Fuß dabei eher nach lateral oder nach medial ausgestellt ist, lässt GORDON (1981) offen. Brust und Bauch liegen dem Untergrund auf. Das Vorwärtswerfen wird durch Abheben der Brust vom Untergrund wie bei einem Liegestütz eingeleitet. GORDON (1981) vermutet, dass dieser Liegestütz den Masseschwerpunkt durch Streckung des Ellenbogens und Adduktion des Humerus hebt. Werden die Vorderextremitäten retrahiert, bleibt die Hand wahrscheinlich nach palmar flexiert. Anders als bei *Zalophus* werden so die Digiti nicht als Antriebshebel genutzt. Sobald die Brust vom Boden abgehoben ist, biegt sich die Lendenwirbelsäule nach dorsal. Dadurch werden auch die mittleren und caudalen Körperbereiche vom Untergrund abgehoben. Die Hinterextremitäten stoßen dann den Körper durch Streckung von Bein und Fuß cranialwärts und der Bauch wird vorwärtsgeworfen. Sobald die Hinterextremitäten Vortrieb leisten, wird der vordere Körperbereich durch Streckung der Wirbelsäule weiter beschleunigt. Während des Vorwärtswerfens wirken die Vorderextremitäten als Stützen, die den Körper vom Boden abheben. Nach GORDON (1981) werden sie kraftvoll retrahiert und tragen zum Vorwärtsschwung des Körpers bei. Während der Stützphase beim Vorwärtswerfen werden Kopf und Nacken gesenkt und gestreckt, wodurch der Masseschwerpunkt nach cranial bewegt wird. Eine Streckung ist jedoch nur im Nacken möglich. Dies hilft offenbar, das Körpergewicht auszubalancieren, welches sich caudal der Vorderextremitäten befindet. Nachdem Brust und Bauch vorgerückt wurden, befinden sich die Vorderextremitäten in retrahierter Position unter der Brust und die Flossen weisen leicht nach caudolateral. Die Hinterextremitäten sind ebenfalls retrahiert und die Flossen zeigen nach craniolateral. Als nächstes wird der Rücken extendiert. Der Kopf wird hochgehalten und zur Seite geschwungen. Dann wird die kontralaterale Vorderextremität abduziert und in die Bewegungsrichtung vorgesetzt. Darauf biegt sich die Wirbelsäule lateral zur ipsilateralen Seite und die ipsilaterale Hinterextremität wird abgehoben und vorgerückt. Dann schwingt der Kopf zur kontralateralen Seite. Es folgt das Abheben und Vorrücken der ipsilateralen Vorderextremität. Anschließend wird die kontralaterale Hinterextremität abgehoben und

vorgesetzt, während die Wirbelsäule zur kontralateralen Seite hin gebogen wird. Der Kopf wird gesenkt. Jetzt wirft das Tier das Gewicht nach vorne („forward lunge“ [sic], S. 355). Sobald die Brust auf den Boden aufkommt, wird die kontralaterale Vorderextremität abgehoben und vorgerückt. Damit endet der Schrittzzyklus. Das Bewegungsmuster der Extremitäten entspricht weitgehend dem bei *Zalophus*.

BERTA *et al.* (1999) merken an, dass die Hinterextremitäten der Odobenidae zur terrestrischen Lokomotion nach cranial rotiert werden können (vgl. RAY 1963). Der Körper der Tiere wird aber überwiegend durch den Bauch („belly“, S. 184) und nicht durch die Extremitäten gestützt. Die Extremitätenbewegung entspricht einem lateral sequence walk nach GORDON (1981) was dem symmetrischen Gang nach GAMBARYAN (1974) entspricht. Die Vorwärtsbewegung wird aber durch ein Vorwärtswerfen des Körpers ausgelöst. Dabei wird die Brust durch die Vorderextremitäten vom Boden abgedrückt, während der Rumpf vermutlich nach ventral gebeugt wird. Dann strecken sich Hinterextremitäten und Rumpf und stoßen den Körper nach cranial. Junge und kleine Walrosse können sich auch ohne das Vorwärtswerfen ähnlich der Otariidae fortbewegen (vgl. GORDON 1981).

In den jeweiligen Beschreibungen fehlt eine einheitliche Nomenklatur für die einzelnen Bewegungselemente und häufig werden die selben Bewegungen mit widersprüchlichen Begriffen belegt, z.B. Oszillation, Undulation und Wriggbewegung für die aquatische Lokomotionsweise der Phocidae. Auch wird vielfach nicht zwischen Rudern und Paddeln *sensu* ROBINSON (1975), REIF (1981) und FISH (1996b) unterschieden.

Es ist erforderlich, einheitliche Kategoriebegriffe für die Bewegungselemente der pinnipeden Carnivorenfamilien zu definieren, was ebenfalls ein Ziel dieser Arbeit ist.

1.2 Fragestellung und Ziele der Arbeit

Ein Zusammenhang zwischen Anatomie und Lokomotion der pinnipeden Carnivora wurde bisher nur von ENGLISH (1976, 1977) zur funktionellen Anatomie der Schultergliedmaße der Otariidae und von BACKHOUSE (1961) bezüglich der Landlokomotion von *Halichoerus* hergestellt. Allerdings werden hier nur einzelne Körperbereiche erfasst, nicht jedoch das Tier als Gesamtkonstruktion betrachtet. MURIE (1870a, *Pagophilus*), HOWELL (1929, *Zalophus*, *Pusa*), PIÉRARD (1971, *Leptonychotes*), BISAILLON & PIÉRARD (1981, 1983, *Odobenus*) sowie GORDON (1983, *Odobenus*, *Zalophus*) deuten auf Zusammenhänge zwischen Anatomie und Lokomotion hin, gehen jedoch nicht genauer darauf ein.

Alle Lokomotionsstudien sind begrenzt auf einzelne Aspekte der Fortbewegung einer oder mehrerer pinnipeder Carnivora und aufgrund fehlender Angaben wie Geschwindigkeit oder

Beschleunigung nicht miteinander vergleichbar. Im Hinblick auf die Artenvielfalt pinnipeder Carnivora (34 Arten in 21 Gattungen) fehlen zudem Beschreibungen vieler Lokomotionsweisen und Schwimmmanöver. Eine Gegenüberstellung von Lokomotionstypen im funktionellen Kontext wird erst durch die Entwicklung miteinander vergleichbarer Kategorien möglich. Beobachtungen an Tieren in Menschenobhut und aus Dokumentaraufnahmen dienen als Basis für die Erstellung solcher Kategorien. In kladistischen Analysen werden anatomische, gelegentlich auch lokomotionsbezogene Unterschiede als Merkmale zur Entwicklung von Stammbäumen eingesetzt. Ähnlichkeiten deuten zwar auf mögliche Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der pinnipeden Carnivora hin, doch der konstruktionsmorphologisch begründete Ablauf der Evolution pinnipeder Lokomotionssysteme wird auf diese Weise nicht geklärt. Die Rekonstruktion von Evolutionsabläufen auf der Basis konstruktiver Bedingungen und der lokomotorischen Leistungen rezenter Pinnipedia bildet in dieser Arbeit die Grundlage für die Erarbeitung der Entstehung der einzelnen rezenten Pinnipedierkonstruktionen. Dabei sollen insbesondere folgende Fragen geklärt werden:

- 1) Wie entstanden die unterschiedlichen Hauptlokomotionsformen der drei pinnipeden Carnivorengruppen?
- 2) Lassen sich Phocidae, Otariidae und Odobenidae auf eine gemeinsame terrestrische oder semiaquatische Vorläuferkonstruktion zurückführen?
- 3) Welche Vorkonstruktion ermöglicht insbesondere die für Mammalia untypische laterale Körperbiegung bei der Unterwasserlokomotion der Phocidae? Bewegten sich auch fossile Phocidae unter Wasser auf diese Weise?
- 4) Stimmen die konstruktionsmorphologischen Ergebnisse mit denen der Molekularbiologie und Genetik überein?

2. Material und Methoden

2.1 Material

Beobachtete rezente Mammalia:

Tierart	Zoologischer Garten	Gruppe
<i>Aonyx cinerea</i> – Kurzkralle	BZA, ZAMB, ZF	Lu
<i>Arctocephalus pusillus</i> – Südafrikanischer Seebär	ZAMB, ZF, ZHR, ZL	Ot
<i>Enhydra lutris</i> – Seeotter	DBR, ZA	Lu
<i>Eumetopias jubatus</i> – Steller-Seelöwe	DH	Ot
<i>Halichoerus grypus</i> – Kegelrobbe	DH	Ph
<i>Lutra lutra</i> – Europäischer Otter	DBR, ZHR	Lu
<i>Odobenus rosmarus</i> – Walross	DH, OV	Od
<i>Otaria flavescens</i> – Mähnenrobbe	DH, OV, ZAMB, ZHD	Ot
<i>Phoca vitulina</i> – Europäischer Seehund	DH, OV, ZA, ZAMB, ZF, ZHR	Ph
<i>Pusa hispida</i> – Ringelrobbe	BZA	Ph
<i>Pusa sibirica</i> – Baikarobbe	ZL	Ph
<i>Trichechus manatus</i> – Karibischer Nagelmanati	BZA	Si
<i>Ursus maritimus</i> – Eisbär	ZAMB, ZHR	Ur
<i>Zalophus californianus</i> – Kalifornischer Seelöwe	DBR, DH, ZA	Ot

Osteologisches Material:

Tierart	Institution	Samml.nr.	Gruppe
<i>Allodesmus</i>	FPDM		Pi, foss.
<i>Arctocephalus pusillus</i> – Südafrikanischer Seebär	DMMS	I-A/4111	Ot
<i>Cystophora cristata</i> – Klappmütze	DMMS	I-A/862	Ph
<i>Cystophora cristata</i> – Klappmütze	DMMS	I-A/412	Ph
<i>Erignathus barbatus</i> – Bartrobbe	ZMB	An 10107	Ph
<i>Erignathus barbatus</i> – Bartrobbe	ZMB	42136	Ph
<i>Eumetopias jubatus</i> – Stellerscher Seelöwe	FPDM		Ot
<i>Halichoerus grypus</i> – Kegelrobbe	DMMS	I-A/4285	Ph
<i>Halichoerus grypus</i> – Kegelrobbe	DMMS	I-A/3296	Ph
<i>Hydrurga leptonyx</i> – Seeleopard	ZMB	49020	Mo

<i>Leptonychotes weddelli</i> – Weddell-Robbe	ZMB	36268	Mo
<i>Leptonychotes weddelli</i> – Weddell-Robbe	ZMB	36270	Mo
<i>Leptonychotes weddelli</i> – Weddell-Robbe	ZMB	36267	Mo
<i>Lobodon carcinophagus</i> – Krabbenfresser	ZMB	36255	Mo
<i>Lobodon carcinophagus</i> – Krabbenfresser	ZMB	36254	Mo
<i>Mirounga angustirostris</i> – Nördlicher Seeelefant	DMMS	II-A/133	Mo
<i>Mirounga leonina</i> – Südlicher Seeelefant	ZMB	42097	Mo
<i>Mirounga sp.</i> – Seeelefant	ZMB	77210F	Mo
<i>Monachus monachus</i> – Mittelmeermönchsrobbe	ZMB	32791	Mo
<i>Monachus monachus</i> – Mittelmeermönchsrobbe	ZMB	47518	Mo
<i>Monachus monachus</i> – Mittelmeermönchsrobbe	ZMB	-	Mo
<i>Odobenus rosmarus</i> – Walross	ZMB	42098	Od
<i>Odobenus rosmarus</i> – Walross	ZMB	77255M	Od
<i>Odobenus rosmarus</i> – Walross	DMMS	I-A/268	Od
<i>Ommatophoca rossi</i> – Ross-Robbe	ZMB	36245	Mo
<i>Otaria byronia</i> – Mähnenrobbe	FPDM		Ot
Otariidae indet.	ZMB	-	Ot
Otariidae indet. (Deckelnotiz Seelöwe)	DMMS	-	Ot
<i>Pagophilus groenlandicus</i> – Sattelrobbe	DMMS	I-A/3998	Ph
<i>Pagophilus groenlandicus</i> – Sattelrobbe	DMMS	I-A/3295	Ph
<i>Phoca (Pusa) hispida</i> – Ringelrobbe	DMMS	I-A/3427	Ph
<i>Phoca (Pusa) sibirica</i> – Baikarobbe	DMMS	I-A/3428	Ph
<i>Phoca vitulina</i> – Seehund	DMMS	I-A/3292	Ph
<i>Phoca vitulina</i> – Seehund	FPDM		Ph
<i>Phoca vitulina</i> – Seehund	FPDM		Ph
Phocinae indet.	DMMS	-	Ph
<i>Prototaria</i>	FPDM		Od, foss.
<i>Zalophus californianus</i> – Kalifornischer Seelöwe	DMMS	I-A/131	Ot

Kameraausrüstung:

- Stativ Velbon Sherpa 550
- Canon BP 945 Akku
- Canon XM2 Camcorder
- Panasonic AY-DVM 60 FE Mini-DV Kassetten

Verwendete Programme:

- CorelDRAW 12
- Corel PHOTO-PAINT 12
- AutoStitch 1.0.0.1, University of British Columbia 2004
- Pinnacle Studio 9

Abkürzungen:

BZA	Burgers' Zoo Arnhem, Niederlande
DBR	Diergaarde Blijdorp Rotterdam, Niederlande
DH	Dolfinarium Harderwijk, Niederlande
DMMS	Deutsches Meeresmuseum Stralsund
FPDM	Fukui Prefectural Dinosaur Museum, Katsuyama, Japan
OV	L'Oceanogràfic Valencia, Spanien
ZA	Zoo Antwerpen, Belgien
ZAMB	Zoo am Meer Bremerhaven
ZF	Zoo Frankfurt
ZHD	Zoo Heidelberg
ZHR	Zoo Rostock
ZL	Zoo Leipzig
ZMB	Zoologisches Museum Berlin

Lu	Lutrinae
Mo	Monachinae
Od	Odobenidae
Ot	Otariidae
Ph	Phocinae
Pi	Pinnipedimorpha
Si	Sirenia
Ur	Ursidae

2.2 Methoden

2.2.1 Anatomie und Lokomotion

Die vorliegende Arbeit basiert auf der Anatomie und Bewegung der pinnipeden Carnivora. Um beide Bausteine miteinander zu korrelieren, wurden zunächst die anatomischen Besonderheiten der einzelnen Gruppen herausgearbeitet und Konstruktionstypen ermittelt werden. Hierzu wurden sowohl grafische als auch beschreibende Darstellungen der Anatomie (Osteologie und Myologie) rezenter Pinnipedia aus der Literatur herangezogen und nach der Nomenklatur der Nomina Anatomica Veterinaria (NAV, 2005) überarbeitet. Direkte Untersuchungen anhand von Sektionen sind aus artenschutzrechtlichen Gründen schwierig (CITES), die wenigen Kadaver aus Haltung in Menschenobhut werden üblicherweise vernichtet (Tierkörperbeseitigungsgesetz) und standen daher nicht zur Verfügung. Nichtinvasive anatomische Untersuchungsmethoden wie Computertomografien (CT) oder Magnetresonanztomografien (MRT) sind bisher nicht gängige Techniken in der Anatomieforschung an Zoo- und Wildtieren, kostenaufwendig und in der ursprünglichen Projektplanung nicht vorgesehen. Auch Anfragen ins Ausland konnten hierzu keinerlei relevante Daten liefern.

Ursprünge, Ansätze und Verläufe der Muskeln lassen Rückschlüsse auf ihre Wirkweise und Wirkrichtung zu. Die Wirkrichtungen (Zugvektoren) können vereinfacht über einen geometrischen Lösungsansatz bestimmt werden, soweit sie nicht bereits in früheren Arbeiten bestimmt und beschrieben wurden. Dabei gibt die Form von Muskelursprung und Ansatz den Verlauf der Wirklinie als Zugrichtung ohne Angabe der Wirkungsgröße vor:

- a) Bei sehnigem Muskelursprung und –ansatz verläuft die Wirklinie durch die Ansatzstellen, unabhängig ob es sich bei dem Muskel um einen parallelfaserigen oder gefiederten Muskel handelt.
- b) Bei flächigem, fächerförmigem Ursprung und sehnigem Ansatz resultiert die Wirklinie aus der Winkelhalbierenden.
- c) Bei sehnigem Ursprung und flächigem Ansatz (Aponeurose) verläuft die Wirklinie als Seitenhalbierende durch den Mittelpunkt der Ansatzseite und den Ursprung.
- d) Bei bandförmigen Muskeln mit flächigem Ursprung und Ansatz verläuft die Wirklinie durch die jeweiligen Mittelpunkte der Muskelansatzseiten.

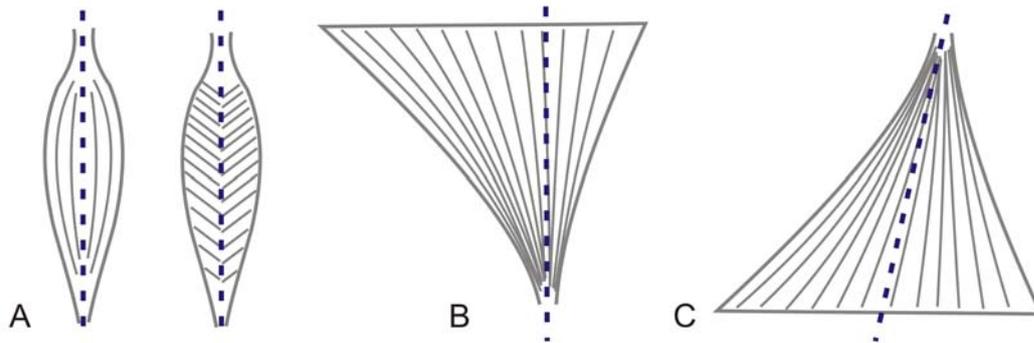


Abbildung 2-1: Wirklinien (gestrichelt) der unterschiedlichen Muskelformen. A) Verlauf der Wirklinie durch die Ansatzstellen bei sehnigem Ursprung und Ansatz, B) Verlauf der Wirklinie bei flächigem Ursprung und sehnigem Ansatz durch die Winkelhalbierende und C) Verlauf der Wirklinie bei sehnigem Ursprung und flächigem Ansatz durch die Seitengahlbierende.

Über die Wirklinien der Einzelmuskeln wird die Zugrichtung von synergistischen Muskelgruppen als resultierende Wirklinie ermittelt. Da die Zugkraft der einzelnen Muskeln nicht bekannt ist, lässt sich nur der maximale Bewegungsspielraum der resultierenden Wirklinie angeben, der von den Wirklinien der Einzelmuskeln aufgespannt wird. Dieser Bewegungsspielraum ist zudem durch Gelenke, Sehnen und Bänder limitiert. Die Wirkrichtungen von Muskeln und Muskelgruppen zeigen, welche Muskeln während bestimmter Lokomotionsformen genutzt werden. Die Lokomotionsformen der pinnipeden Carnivora an Land und im Wasser werden anhand eigener Filmaufnahmen möglichst vieler verschiedener Arten in zoologischen Gärten (vgl. Material) erfasst und durch Ausschnitte aus Tierdokumentationen erweitert und ergänzt. Die Erfassung der Lokomotion erfolgt qualitativ, d. h. die einzelnen Lokomotionsformen werden beschrieben. Es findet jedoch keine Bestimmung von Geschwindigkeiten bei Ortswechseln an Land oder im Wasser statt. Die Lokomotionsformen werden zum Vergleich zwischen den Tiergruppen in folgende Kategorien gefasst:

Land	Wasser
Lineare Lokomotion, Gangarten	Lineare Lokomotion
Positions- und Richtungswechsel	Positions- und Richtungswechsel
Sprünge	Sprünge
Ruhepositionen	Ruhepositionen
-	Beschleunigung und Abbremsen (Verzögerung)

-	Höhenwechsel (Aufsteigen, Absinken)
Übergänge ins Wasser	Übergänge an Land
Andere Bewegungen (Komfort- und Sozialverhalten, Manipulationen)	Andere Bewegungen (Komfort- und Sozialverhalten, Manipulationen, Nahrungserwerb)

2.2.2 Verspannungssysteme

Zur Rekonstruktion der Verspannungssysteme der rezenten pinnipeden Carnivora wird das Tier als organismische Konstruktion betrachtet, was die Anwendung mechanischer Gesetzmäßigkeiten wie dem Hebelgesetz erlaubt. Dabei erhalten die Bestandteile des Stütz- und Bewegungsapparates folgende Bedeutung:

- Knochen (kompressionsresistent) und Knorpel (komprimierbar): gleichförmig kompressiven Bauteilen
- Sehnen und Bänder: tensile Elemente
- Muskeln und deren Bindegewebsverband: kontraktile, hydraulische Körper
- Fett und innere Organe: nicht-kontraktile, hydraulische Körper
- Bindegewebe im Allgemeinen und Haut: tensile Fasernetze, welche den mechanischen Zusammenhalt erhalten und die Kraftübertragung sichern.

Der Rumpf mit der Wirbelsäule aus mehreren gleichförmig kompressiven Bauteilen, den Wirbeln, wird durch die epaxiale und hypaxiale Rückenmuskulatur und die Bauchmuskulatur dynamisch verspannt, wobei die Wirbelsäule mit den Bandscheiben als kompressive Einheit eine weitgehende Längenkonstanz des Organismus garantiert. Durch das Zusammenspiel von Agonisten und Antagonisten wird sowohl eine Versteifung als auch die Bewegung des Rumpfes ermöglicht. In Relation zum versteiften Rumpf arbeiten die Langknochen der Extremitäten als Hebel, die sich um die Gelenke als Hebelauflage- oder Drehpunkte bewegen. Diese Vorbedingungen lassen die Bewertung des Organismus bei Bewegungen als Ganzes und nicht nur in seinen Einzelteilen zu.

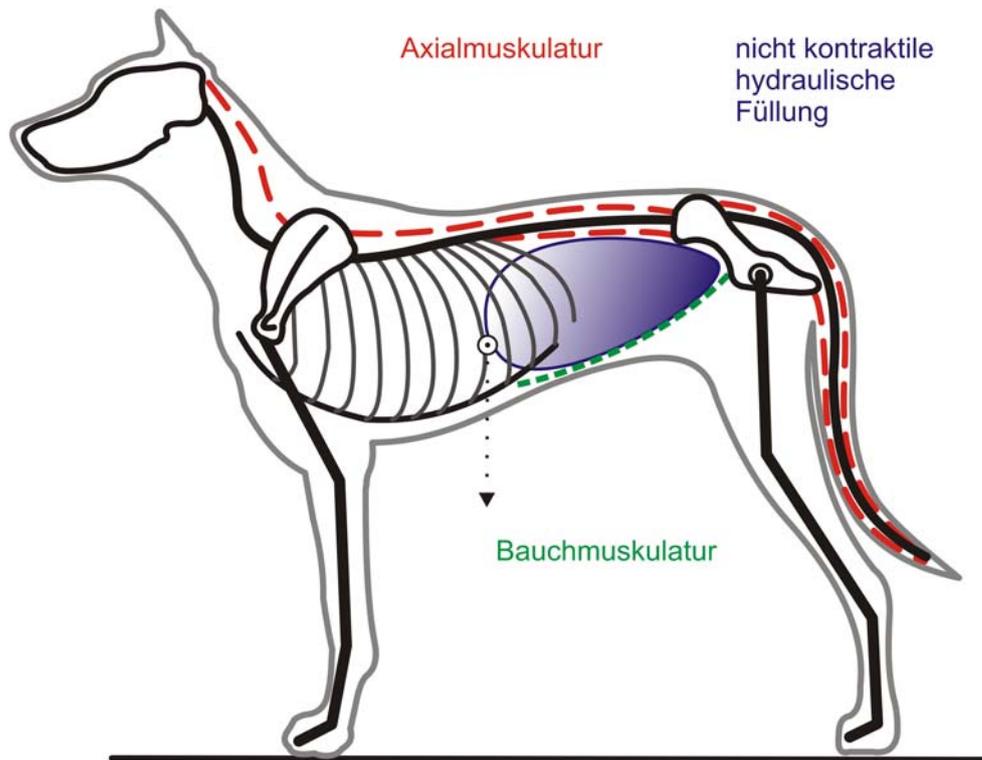


Abbildung 2-2: Vereinfachte Darstellung des Verspannungssystems einer abgestemmt stehenden Mammalia-Konstruktion am Beispiel des Hundes. Die Axialmuskulatur stabilisiert die Wirbelsäule (Druckseite), Sternum und Bauchmuskeln die Bauchseite (Zugseite). Der weiß umrandete Punkt entspricht der ungefähren Lage des Körperschwerpunkts. Die laterale Verspannung durch Zwischenrippenmuskulatur und seitliche Rumpfmuskeln ist nicht eingezeichnet.

Verspannungssysteme sind eine Grundlage zur Entwicklung evolutionärer Ablaufmodelle der pinnipeden Carnivora nach der durch SALISBURY (2001) überarbeiteten Methode von HERKNER (1999).

Die Muskulatur einiger fossiler pinnipeder Carnivora und deren Lokomotionsformen und Bewegungsoptionen werden durch Anwendung des Aktualitätsprinzips rekonstruiert. Darauf basierend werden wie oben beschrieben teilweise auch für die fossilen pinnipeden Formen Verspannungssysteme erstellt, die rezenten Konstruktionstypen zugeordnet oder als neue Konstruktionsniveaus deklariert werden.

2.2.3 Semiaquatische Zwischenformen

Die meisten terrestrischen Mammalia bewegen sich beim Schwimmen quadruped durch „pectoropelvic paddling“ (*sic*, LODÉ 1999, S.114) ähnlich ihres Fortbewegungsmodus an

Land vorwärts. Bei einigen Mammalia ist die Schultergliedmaße kräftiger gebaut als die Beckengliedmaße. Diese Konstruktionen können die Vorderextremität außer zum Abfangen auch zum Graben, Klettern oder aktiv ziehendem Antrieb nutzen. Die Vorderextremitäten solcher schulterüberbauter Formen liefern im Wasser automatisch mehr Antrieb als die hinteren. Dadurch besteht die Option, den Schwimmantrieb auf die Vorderextremität zu beschränken wie beispielsweise bei *Ursus maritimus* (BERTA & SUMICH 1999). Bei anderen Mammalia sind dagegen die Beckengliedmaßen kräftiger gebaut als die Schultergliedmaßen. Der Antrieb bei diesen beckenüberbauten Konstruktionen liegt hinter dem Schwerpunkt. Daher haben solche Konstruktionen neben dem quadrupeden Schwimmantrieb die Möglichkeit, Antrieb ausschließlich durch die Hinterextremitäten zu erzeugen, wie es bei vielen semiaquatischen Rodentia der Fall ist (LODÉ 1999). Tiere mit etwa gleich starken, kurzen Vorder- und Hinterextremitäten und gestrecktem Rumpf wie viele Mustelidae werden als rumpfflexible Schwimmer bezeichnet, welche neben den beschriebenen Antriebsmodi auch die Körperachse zum Antrieb nutzen können. So erfolgt der Schwimmantrieb bei *Mustela putorius* über die Vorderextremitäten (FISH & BAUDINETTE 2006), bei *Mustela lutreola* quadruped (LODÉ 1999) und bei *Lutra canadensis* über die Hinterextremitäten mit gleichzeitiger Dorsoventralbeugung des Rumpfes (FISH 1994).

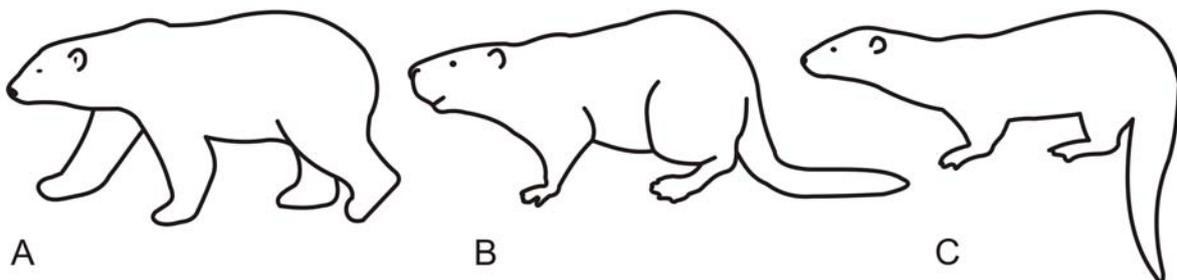


Abbildung 2-3: Schulterüberbaute (A), beckenüberbaute (B) und rumpfflexible Konstruktion (C)

Diese drei Konstruktionstypen werden als mögliche semiaquatische Vorkonstruktionen der kontinuierlichen Transformationsreihen der pinnipeden Konstruktionsniveaus diskutiert. Dabei ist der zum Konstruktionstyp passende Rezentorganismus nicht der Vorläufer der Pinnipedia, sondern weist nur den gleichen Konstruktionstyp auf. Daraus lassen sich Rückschlüsse auf Funktion und Lebensweise der pinnipeden Vorläuferkonstruktion ziehen, nicht aber auf deren Aussehen oder gar Verwandtschaft.

Nachdem die Anforderungen an einen oder mehrere pinnipede Vorläuferkonstruktionen erarbeitet und diskutiert werden, erfolgt die Entwicklung ihrer Verspannungssysteme. Diese entsprechen dem Ausgangspunkt für die kontinuierlichen Transformationsreihen der pinnipeden Konstruktionsniveaus (terrestrische fissipede Konstruktion, vgl. Schema).

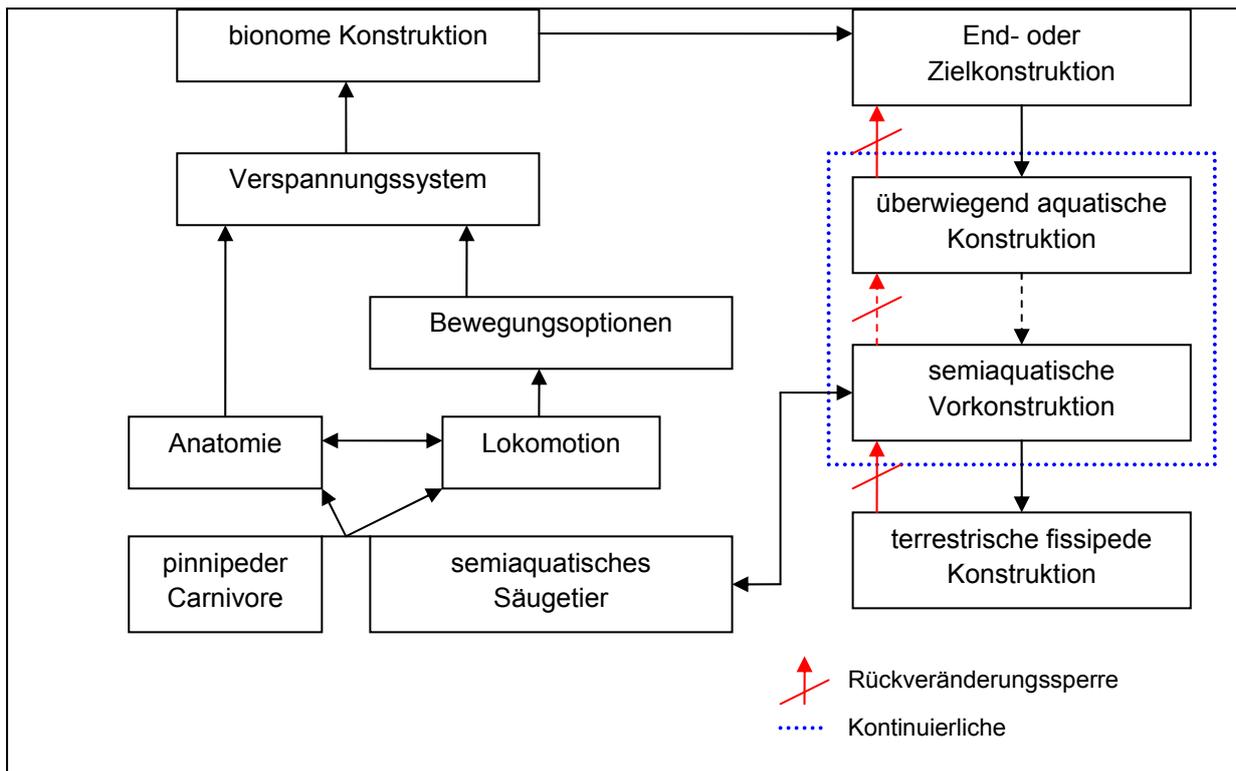


Abbildung 2-4: Schema zur Entwicklung des evolutionären Ablaufmodells

2.3 Definitionen

a) Aktualitätsprinzip

Nach dem Aktualitätsprinzip haben sich die Naturgesetze seit Beginn der Erde nicht verändert. Das in der Geologie und Paläontologie entwickelte Aktualitätsprinzip gilt analog für die Evolutionsbiologie. Evolutive Abläufe werden demnach von den gleichen Faktoren beeinflusst, die auch heute wirksam und deshalb analysierbar sind. Beispiele solcher Faktoren sind Mutationen und Selektion.

b) Aquatisch und semiaquatisch

nach BININDA-EMONDS *et al.* (2001) bezogen auf die Carnivora: Aquatisch sind solche Arten, bei denen der Lebensraum Wasser eine unvermeidliche Schlüsselrolle im Lebenszyklus eines Individuums spielt.

nach FISH & STEIN (1991): Aquatische Taxa sind solche Arten, (1) die deutliche äußerliche Abwandlungen von Extremitäten und Körper aufweisen, die ihnen ein erfolgreiches Leben im Wasser ermöglichen, (2) die hauptsächlich im Wasser nach Futter suchen und (3) die das Wasser als Hauptmittel zur Flucht vor Beutegreifern nutzen.

Nach beiden Definitionen sind die Pinnipedia aquatisch, auch wenn sie zum

Landgang in der Lage und in verschiedenen Lebenszyklen in unterschiedlichem Maße von Land abhängig sind (Jungenaufzucht, Geburt, Fellwechsel).

FISH & STEIN (1991) definieren alle Arten, welche nur teilweise den oben genannten Anforderungen entsprechen als semiaquatisch.

c) Bionome Konstruktion

Eine bionome Konstruktion stellt ein Modell für den Organismus dar. Sie kann wachsen, erhält sich selbst, ist reproduktiv und arbeitet. Sie ist mechanisch kohärent.

Organismen lassen sich bionomen Konstruktionen zuordnen. Gleiche bionome Konstruktionen lassen nicht zwingend einen Rückschluss auf

Verwandtschaftsverhältnisse zwischen unterschiedlichen Organismen zu.

d) Pinnipedimorpha, Pinnipedia

Pinnipedia: umfasst die rezenten Gruppen Otariidae, Odobenidae und Phocidae (Pinnipedia *sensu stricto*).

Pinnipedimorpha: umfassen die rezenten Pinnipedia und ihre fossilen Verwandten (Pinnipedia *sensu lato*).

e) Rückveränderungssperre

Rückveränderungssperren sind strukturell irreversible Veränderungen im Verlauf von Transformationsreihen, ohne die sich kein Evolutionsablauf darstellen lässt (HERKNER 1999).

LOKOMOTION

f) Drehbewegungen um die Körperachse

Rollen: Drehung um die Körperlängsachse.

Nicken: Drehung um die Lateralachse.

Gieren: Drehung um die Dorsoventralachse.

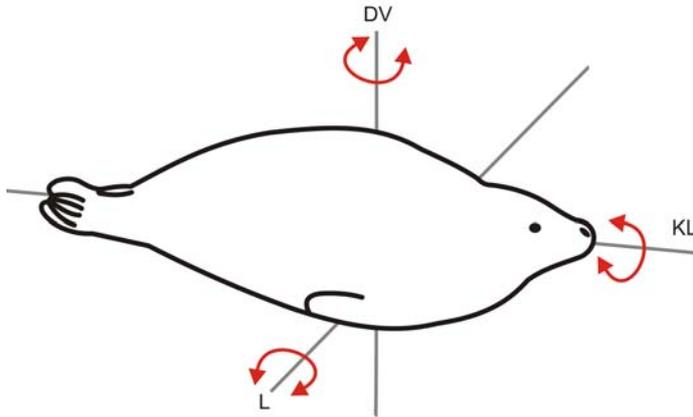


Abbildung 2-5: Drehachsen am Beispiel eines schwimmenden Seehundes. KL: Körperlängsachse, L: Lateralachse, DV: Dorsoventralachse.

g) Rudern und Paddeln

Für die tierische Fortbewegung, damit relevant für diese Arbeit, gelten die Definitionen nach ROBINSON (1975), Reif (1981) und FISH (1996b):

Rudern: Die Antriebsorgane bewegen sich in der Horizontalebene, entweder alternierend oder synchron.

Paddeln: Die Antriebsorgane bewegen sich in der Vertikalebene, entweder alternierend oder synchron.

Dagegen gilt im Bootssport Rudern als gleichmäßige synchrone Bewegung mit zwei Antriebsorganen, wobei die Fortbewegung gleichförmig gerade erfolgt. Paddeln entspricht einer gleichmäßig asynchronen Bewegung mit zwei Antriebsorganen, was zu einer wellenförmigen Fortbewegung entlang einer Linie führt.

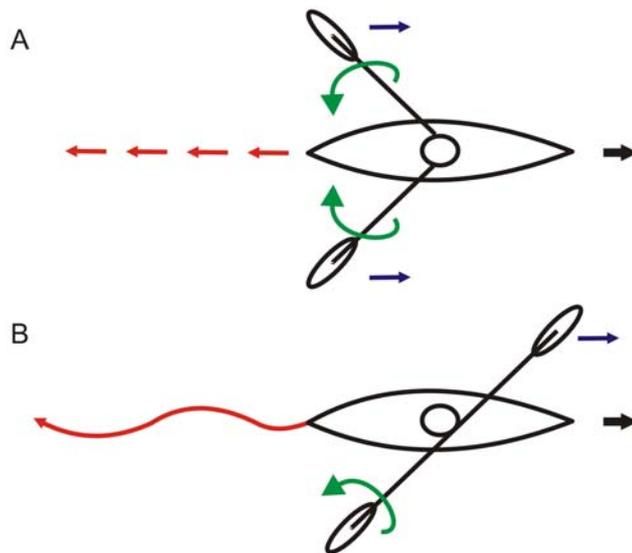


Abbildung 2-6: Rudern (A) und Paddeln (B) im Bootssport. Blau entspricht dem Weg des Ruder-/Paddelblattes im Wasser, grün seinem Bewegungsablauf. Der dicke schwarze Pfeil gibt die Bewegungsrichtung des Bootes wieder. Der rote Pfeil zeigt die gleichförmige (A) und wellenförmige (B) Bewegung.

h) Undulation, Oszillation und Wriggbewegung

Undulation: Sinusförmige Wellen verlaufen durch den Körper des Schwimmers. Die unterschiedlichen Körperbereiche befinden sich in verschiedenen Phasen der Sinuskurve (THEWISSEN & FISH 1997). Die Körperwelle entspricht mindestens der halben Wellenlänge (REIF 1981).

Oszillation: Sinusförmige Wellen verlaufen durch den Körper des Schwimmers. Der gesamte Körper befindet sich in derselben Phase der Sinuskurve. Die Bewegung entspricht einer stehenden Welle (THEWISSEN & FISH 1997). Die Körperwelle entspricht maximal der halben Wellenlänge (REIF 1981).

Wriggbewegung: propeller-ähnlicher Antriebsschlag mit einem Ruder oder Paddel am hinteren Ende des Bootes (= Skullen)

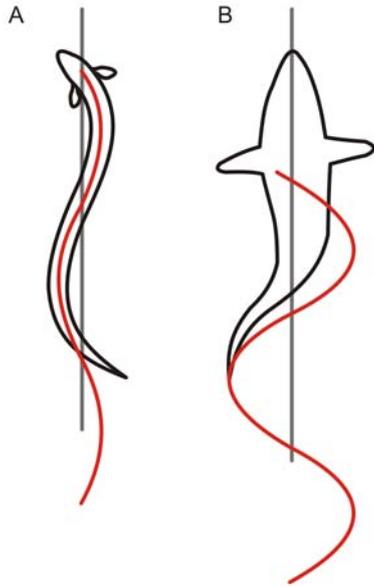


Abbildung 2-7: A) Undulation am Beispiel eines Aals. Der ganze Körper ist an der Wellenbewegung beteiligt. B) Caudaloszillation am Beispiel eines Hais. Nur maximal das letzte Drittel des Körpers erzeugt die Amplitude. Rot dargestellt ist die jeweilige Wellenlänge der Bewegung.

ANATOMIE

i) Blubber

Blubber ist eine subkutane Fettschicht, welche nur bei marinen Mammalia zu finden ist. Sie besteht wie anderes Fettgewebe aus zahlreichen Fettzellen (Adipozyten), enthält aber im Vergleich dazu größere Mengen kollagener und elastischer Fasern. Dies gibt der Blubber eine feste, zähe und fibröse Konsistenz. Blubber enthält zudem zahlreiche Blutgefäße für die Thermoregulation (IVERSON 2002).

j) Extremitätenverhältnisse

Brachialindex: Verhältnis der Länge des Radius (R) zur Humeruslänge (H) x 100%
 $(R/H \cdot 100\%)$

Cruralindex: Verhältnis der Länge der Tibia (T) zur Femurlänge (F) x 100%
 $(T/F \cdot 100\%)$

k) Langbeinig vs. kurzbeinig

Nach SAVAGE (1977) gilt eine zu den Carnivora zählende Tierart als langbeinig, wenn die Vorderextremität $\geq 70\%$ und die Hinterextremität $\geq 80\%$ der Wirbelsäulenlänge entspricht. Kurzbeinige Carnivora sind solche, deren Vorderextremitäten $\leq 40\%$ und Hinterextremität $\leq 50\%$ der Wirbelsäulenlänge beträgt.

3 Lokomotion

3.1 Fortbewegungsproblematik

Die Otariidae sind in der Lage, ihre Extremitäten trotz distaler, knorpeliger Verlängerungen zur Lokomotion an Land einzusetzen. Dabei hat die Ventralseite des Körpers keinerlei Kontakt zum Untergrund. Während des „Galopps“ entstehen Spitzengeschwindigkeiten bis 3,6 m/s (*Phocarctos*, BEENTJES 1990). Die Extremitäten behalten die Stützfunktion des terrestrischen Vorfahren bei. Im Wasser wird Vortrieb mit den Vorderextremitäten über eine Art Unterwasserflug mit Ruderkomponente erzeugt. Mit dieser Art der Vortriebserzeugung erreichen sie Tauchgeschwindigkeiten von bis zu 5,3 m/s und bis zu 3,9 m/s beim Schwimmen an der Wasseroberfläche (PONGANIS 1990). Die Lage der Extremitäten als Steuerflächen in Relation zum Körperschwerpunkt und der schlanke, hochflexible Rumpf ermöglichen ihnen geschicktes und schnelles Manövrieren (FISH *et al.* 2003).

Bei den Phocidae haben die Extremitäten dagegen ihre Stützfunktion verloren. Die Landlokomotion findet durch Dorsoventralundulation des Rumpfes statt. Auflagepunkte sind Pelvis und Brust. Die Ventralseite des Körpers liegt während der Lokomotion immer wieder dem Untergrund auf. Die antarktischen Arten zeigen auf dem Eis eine weitere Fortbewegungsweise mit lateraler Rumpfbewegung unterstützt durch alternierendes Vorwärtsziehen mit den Vorderextremitäten. Diese Art der Landlokomotion ist effektiver als die vertikale Undulation und es werden Geschwindigkeiten von 5,2 m/s erreicht (*Lobodon*, O’GORMAN 1963). Vortrieb im Wasser wird durch laterale Undulation der Lendenregion und Oszillation der Hinterextremitäten erzeugt. Beim geradlinigen Schwimmen sind die Vorderextremitäten an den Rumpf angelegt und der Hals eingezogen, was eine thunniforme Körpersilhouette zur Folge hat (FISH *et al.* 1988). Bei diesem Schwimmstil entstehen Spitzengeschwindigkeiten bis zu 4,9 m/s (*Phoca*, WILLIAMS & KOOYMAN 1985). Gesteuert wird mit den im Vergleich zu den Otariidae kurzen Vorderextremitäten und dem Rumpf. Die Fortbewegung der Phocidae ist einzigartig unter den Mammalia und findet auch bei fossilen Gruppen keinen Vergleich.

Die Odobenidae, rezent präsentiert durch *Odobenus*, zeigen an Land einen Stützgang ähnlich dem der Otariidae. Bei adulten Tieren wird die Ventralseite des Körpers jedoch nicht mehr durch eine Ventralflexion der Wirbelsäule vom Untergrund abgehoben. Daher muss der Körper bei der Fortbewegung vorwärts geworfen werden. Im Wasser erfolgt

Vortriebserzeugung entweder durch die Vorder- oder die Hinterextremitäten, wobei letzteres häufiger auftritt. Zu den maximalen Geschwindigkeiten sind in der Literatur keine Angaben zu finden.

Unabhängig von der Fortbewegung nutzen alle pinnipeden Gruppen ihre Extremitäten zum Komfortverhalten (Kratzen).

3.2 Bewegungskategorien

Die einzelnen Bewegungsoptionen werden beschrieben und durch Fotos und Einzelbilder aus Filmsequenzen veranschaulicht. Bei unscharfen Einzelbildern aufgrund schneller Bewegung, Wassertrübung im Bassin oder geringer Auflösung bei Aufnahme mehrerer Tiere wurden Skizzen erstellt.

A. LAND

a) RUHEPOSITIONEN

Ruhepositionen umfassen alle Positionen des Körpers, welche nicht zu einem Orts- Positions- oder Richtungswechsel führen. Hierbei zeigen die Otariidae und *Odobenus* teilweise vergleichbare Positionen.

Otariidae	<i>Odobenus</i>
Sitzen (Abbildung 3-1 A-C): Das Tier liegt mit dem Bauch dem Boden auf, die Hinterextremitäten sind auf einer Körperseite durch Ventrolateralflexion der Lumbalregion abgelegt, die Vorderextremitäten befinden sich in Stützfunktion. Brust und Hals haben keinen Kontakt zum Untergrund.	Sitzen (Abbildung 3-1 D-F): Die Vorderextremitäten befinden sich in Stützfunktion, die Brust ist vom Boden abgehoben, der Kopf leicht abgesenkt. Der Schulterbereich zeigt einen Buckel, Bauch und lateraler Lendenbereich liegen dem Boden auf, die Hinterextremitäten zeigen nach cranial.
Bauchlage (Abbildung 3-2 A, B): Ventral liegt das Tieres von der Schnauze bis zum Becken bzw. den Hinterextremitäten vollständig dem Boden auf, die Vorderextremitäten sind nahezu parallel des Körpers nach caudal oder nach lateral gerichtet. Die Palmar- und Plantarflächen	Bauchlage (Abbildung 3-2 C): Die ventrale Rumpfseite des Tieres liegt von der Schnauze bis zu den Hinterextremitäten vollständig dem Boden auf, die Vorderextremitäten sind nach lateral gerichtet mit den Palmarflächen in Bodenkontakt. Die Plantarflächen zeigen

<p>haben Bodenkontakt. Als Variante befinden sich die Hinterextremitäten in Stützfunktion mit nach cranial gerichteten Pedes (Abbildung 3-3). Hier liegen nur Brust, Hals und Kopf dem Boden auf, die Vorderextremitäten sind nach later(ocaud)al abduziert, ihre Palmarflächen in Bodenkontakt. Der Lumbalbereich ist ventral flexiert.</p>	<p>nach dorsal.</p>
<p>Seitenlage (Abbildung 3-4 A): Der Rumpf ist auf einer Körperseite abgelegt und der Hals lateral rotiert, dass der Hinterkopf dem Boden aufliegt.</p>	<p>Seitenlage: (Abbildung 3-4 B): Das Tier ist vollständig auf einer Körperseite abgelegt mit schwacher Dorsalflexion des Halses und gestrecktem Rumpf.</p>
<p>Rückenlage (Abbildung 3-5 A): Das Tier liegt auf Hinterkopf, Rücken und Beckenregion, die Vorderextremitäten sind entspannt abduziert.</p>	<p>Rückenlage: (Abbildung 3-5 B): Das Tier liegt auf Hinterkopf, Rücken und Beckenregion, die Vorderextremitäten sind entspannt abduziert.</p>

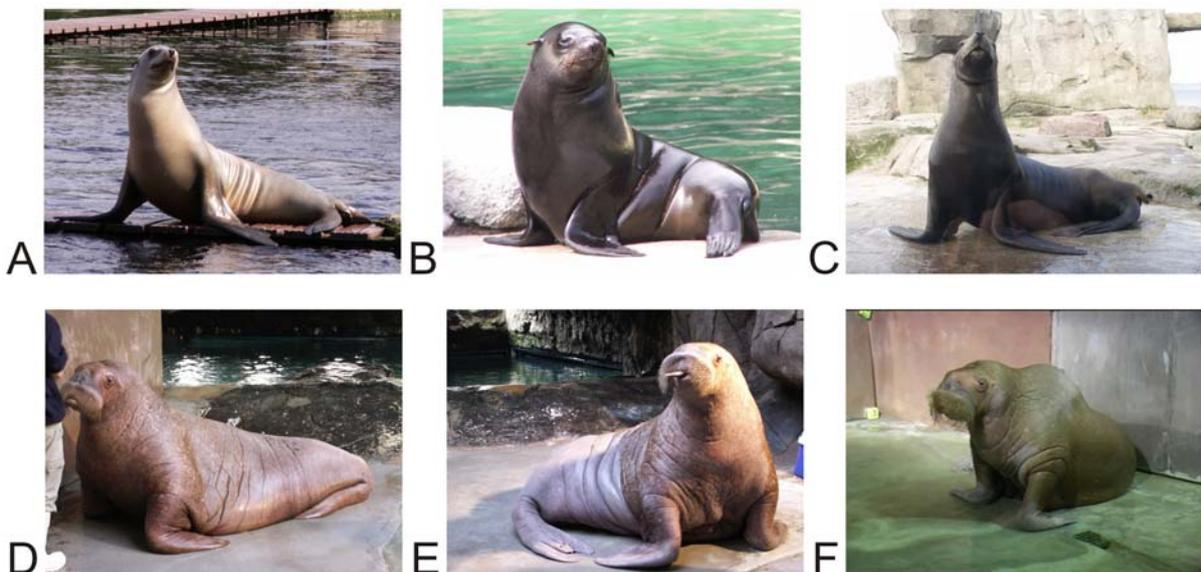


Abbildung 3-1: Sitzen, A) *Zalophus* (DH), B) *Arctocephalus* (ZHR), C) *Otaria* (ZAMB), D-F) *Odobenus* (OV).



Abbildung 3-2: Bauchlage, A) *Otaria* (OV), B) *Arctocephalus* (ZAMB), C) *Odobenus* (OV). Der Körper liegt über die gesamte Länge flach mit der ventralen Seite am Boden, die Hinterextremitäten sind in Verlängerung der Körperlängsachse nach caudal gestreckt.



Abbildung 3-3: Bauchlage mit Hinterextremitätenstütze. A) *Otaria* (OV), B) *Zalophus* (DH), C) *Arctocephalus* (ZAMB). Der Lumbalbereich ist stark flexiert, die Pedes nach cranial ausgerichtet.



Abbildung 3-4: Seitenlage, A) *Arctocephalus* (ZAMB), B) *Odobenus* (OV). Der Körper liegt über seine gesamte Länge mit einer Lateralseite auf dem Boden.

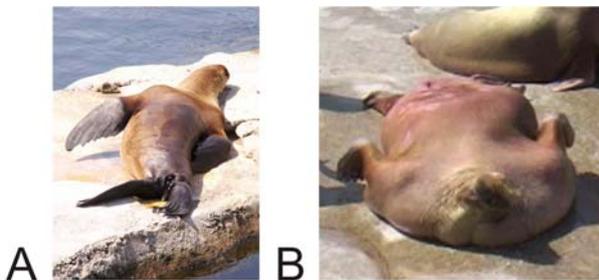


Abbildung 3-5: Rückenlage, A) *Otaria* (ZAMB), B) *Odobenus* (DH). Die Vorderextremitäten sind lateral des Körpers abduziert oder retrahiert.

Phocinae

- Ruhen auf Vorderextremität gestützt (Abbildung 3-6 A): Das Tier befindet sich in Bauchlage, leicht lateral abgekippt und auf die bodennahe Manus und ggf. das Antebrachium gestützt.
- Ruhen mit Ausbalancieren durch die Hinterextremitäten (Abbildung 3-6 B): Das Tier liegt auf Brust und Bauch, die Vorderextremitäten sind adduziert, eine davon befindet sich unter dem Körper. Die Hinterextremitäten sind mit aneinander gelegten Plantarflächen durch leichte Dorsalflexion des Lumbalbereichs abgehoben.



Abbildung 3-6: Ruhende *Phoca*. A) mit Vorderextremitätenstütze (ZHR), B) mit Ausbalancieren durch die Hinterextremitäten (ZA). Der Kopf ist jeweils angehoben.

b) STAND

Stand entspricht dem Stehen auf zwei oder vier Autopodien, wobei die Ventralseite des Körpers nicht in Kontakt mit dem Untergrund steht. Da die Extremitäten der Phocinae ihre Stützfunktion an Land verloren haben, zeigt diese Gruppe auch keinen Stand.

Otariidae und *Odobenus*

Stand auf allen Extremitäten (Abbildung 3-7): Vorder- und Hinterextremitäten haben Stützfunktion, der Rumpf ist vom Boden abgehoben, der Lendenbereich ventral flexiert. Der Thoracocervikalbereich befindet sich in Dorsalflexion.

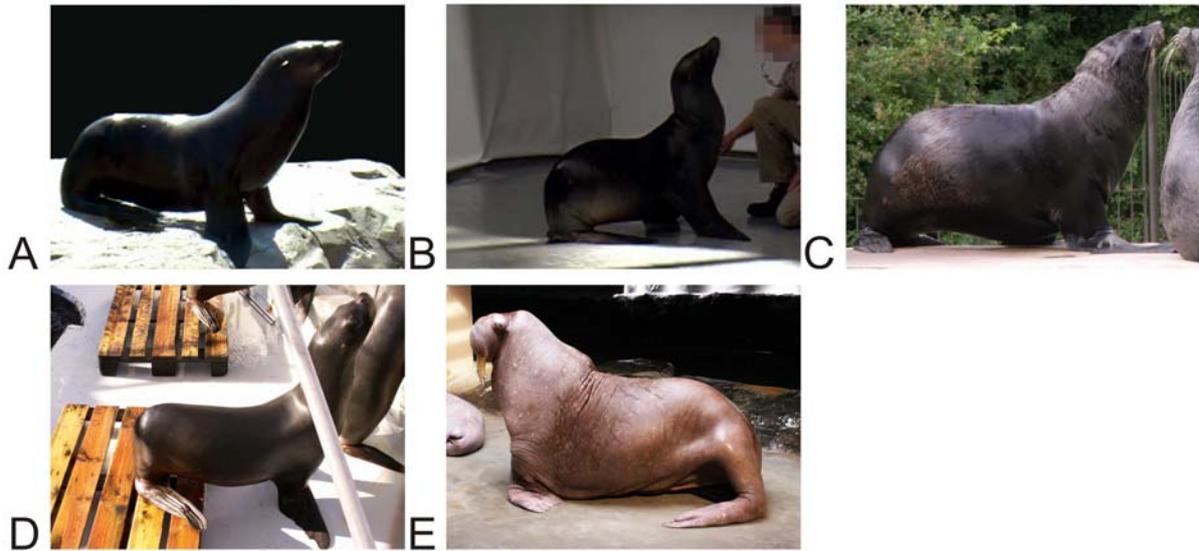


Abbildung 3-7: Stand, A) *Arctocephalus* ZAMB, B) *Zalophus* ZA, C) *Arctocephalus* ZHR, D) *Otaria* OV, E) *Odobenus* OV. Durch Ventralflexion des Lendenbereichs gelangen die Hinterextremitäten in Stützfunktion.

Nur bei den **Otariidae** wurden im Rahmen von Trainingseinheiten folgende Varianten des Standes beobachtet:

- Vorderextremitätenstütze

Handstand (Abbildung 3-8): Die Vorderextremitäten sind in Stützfunktion, die craniale Rumpfhälfte in starker Dorsalflexion, der Kopf wird in den Nacken gelegt. Die Hinterextremitäten bilden den höchsten Punkt. Bei unvollständiger Ausführung werden die Hinterextremitäten vor Erreichen der Endposition wieder abgesetzt.



Abbildung 3-8: Handstand, A) *Otaria* (OV), B) *Eumetopias* (DH), C) und D) *Otaria* (ZH). Das gesmte Gewicht wird allein durch die Vorderextremitäten getragen, die Wirbelsäule ist dorsal flexiert.

Als Variante des Handstandes wurde ein Bruststand beobachtet (Abbildung 3-9). Dabei wird der Rumpf dorsal flexiert, Brust und Hals liegen dem Boden auf. Die Vorderextremitäten sind

zur lateralen Stabilität abduziert nach caudal (A) oder nach lateroventral (B, C) ausgerichtet, die Hinterextremitäten bilden wie beim Handstand den höchsten Punkt.



Abbildung 3-9: Bruststand, A) und B) *Otaria* (ZHD), C) *Eumetopias* (DH). Das Gewicht ruht auf Brust und Hals, die Wirbelsäule ist dorsal flexiert, die Vorderextremitäten zeigen entweder nach caudal (A) oder lateroventral (B, C).

- Hinterextremitätenstütze

Stand auf Hinterextremitäten mit Vorderextremitäten-Stütze: Die Hinterextremitäten sind in Stützfunktion auf dem Boden, der Lendenbereich ist gestreckt. Allgemein wird der Rumpf weitgehend gerade oder schwach ventral flexiert gehalten. Der Kopf ist in Verlängerung zum Rumpf gerichtet. Die Vorderextremitäten werden nach ventral gestreckt und gegen eine Stütze gestemmt (Abbildung 3-10 A-C).

Stand auf Hinterextremitäten ohne Vorderextremitäten-Stütze: Auch hier sind die Hinterextremität in Stützfunktion und der Rumpf ist weitgehend gestreckt. Die Vorderextremitäten sind nach ventral adduziert (Abbildung 3-10 D). Teilweise wird ein Fersenstand mit abgehobenen Zehen eingenommen, die Vorderextremitäten sind dann nach caudolateral ausgerichtet (Abbildung 3-10 E).

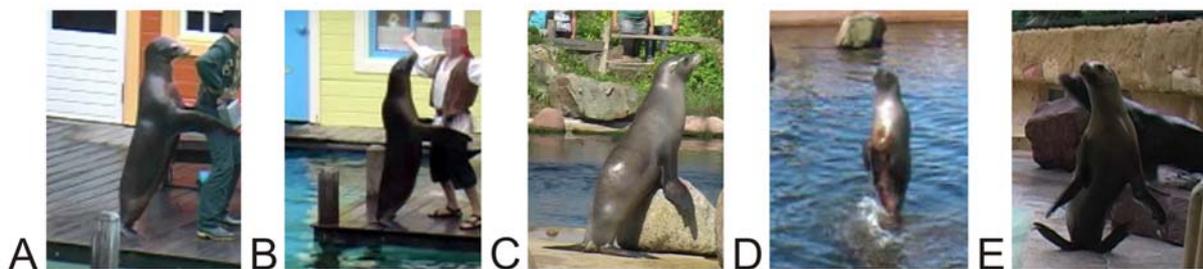


Abbildung 3-10: Stand auf den Hinterextremitäten mit Vorderextremitätenstütze (A-C) bei *Zalophus* (DH) und ohne Vorderextremitätenstütze bei (D) *Eumetopias* (DH) und E) *Otaria* (ZHD). Die Peden haben entweder mit der gesamten Plantarfläche (A-D) Kontakt zum Boden oder nur mit den Fersen (E).

c) ORTSWECHSEL, LINEARE LOKOMOTION

Otariidae: zeigen Gangarten von langsamem über schnelles Gehen bis hin zu einem Sprunggalopp („gallop“, ENGLISH 1976a) jeweils mit vom Untergrund abgehobener Ventralseite des Körpers (Stemmgang).

- Gehen (Abbildung 3-11, Abkürzungen vgl. 2.1 Material): Fußfolge LH, LV, RH, RV, LH..., alternierende Vorder- und Hinterextremitätenbewegung, Wechsel von 2- und 3-Beinstützen (lateral sequence gait, ENGLISH 1976a). Die Lumbalregion bleibt während des gesamten Bewegungszyklus in Ventralflexion. Das Abheben der Extremität wird durch Pendelbewegungen von Kopf und Hals zur kontralateralen Seite erleichtert. Beobachtet wurde Gehen in verschiedenen Geschwindigkeiten von langsam bis schnell.



Abbildung 3-11: Bewegungsablauf beim Gehen bei *Otaria* (ZHD) von laterocaudal. Vorsetzen links vorne (1-2), rechts hinten (3-5), rechts vorne (4-6), links hinten (7-8)...

- „Galopp“ (Abbildung 3-12): Beim „Galopp“ werden die Vorderextremitäten in schneller Folge aufgesetzt (Abbildung 3-12 A, 1-2). Dann werden die Hinterextremitäten synchron vom Boden abgehoben und durch Ventralflexion des Rumpfes nach cranial kurz hinter die Vorderextremitäten aufgesetzt (Abbildung 3-12 A, 3-4). Anschließend erfolgt ein Abheben der Vorderextremitäten in schneller Folge mit schwacher Rumpfstreckung (Abbildung 3-12 A, 5-6).

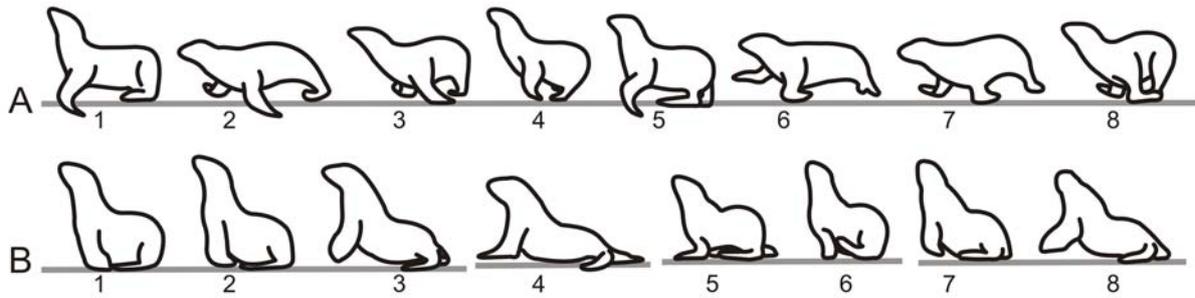


Abbildung 3-12: Bewegungsablauf beim „Galopp“, A) *Otaria* (ZAMB), adult, Versetzen der Vorderextremitäten (1-2), Versetzen der Hinterextremitäten durch Ventralflexion der Lendenwirbelsäule (3-4), Versetzen der Vorderextremitäten mit schwacher Rumpfstreckung (5-6) und Ventralflexion (8). B) *Eumetopias* (DH), juvenil, Versetzen der Vorderextremitäten durch Rumpfstreckung (1-4), Versetzen der Hinterextremitäten durch Ventralflexion der Lendenwirbelsäule (5-6), Versetzen der Vorderextremitäten durch Rumpfstreckung (7-8).

Variante: seitlicher „Galopp“ (Abbildung 3-13): Der Start erfolgt aus dem Vierfüßerstand in der zur Bewegung entgegengesetzten Richtung. Zunächst wird die zur Bewegung gerichtete Vorderextremität abgehoben und umgesetzt (1-3). Darauf folgt eine Verlagerung von Kopf und Hals sowie das Abheben der kontralateralen Vorder- und ipsilateralen Hinterextremität (4). Dann hebt die ipsilaterale Vorderextremität ab (5). Die Vorderextremitäten werden durch Rumpfstreckung in die Bewegungsrichtung versetzt (6-7), die Hinterextremitäten durch Ventrolateralflexion (8-12). Die Bewegungssequenz verläuft schräg nach craniolateral.

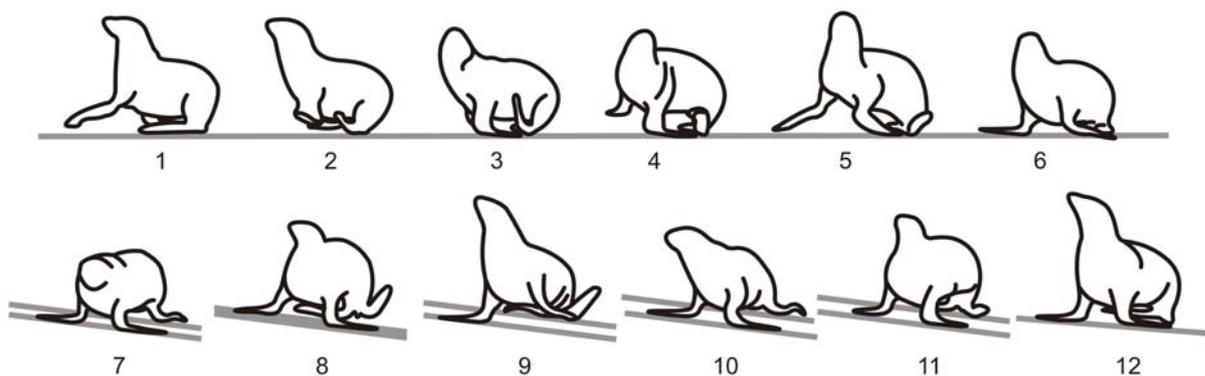


Abbildung 3-13: Bewegungsablauf beim seitlichen „Galopp“, *Arctocephalus* (ZHR). Bewegung auf den Beobachter zu. Abheben und Umsetzen der linken Vorderextremität (1-3), Verlagerung des Kopfes nach links und Abheben der rechten Vorderextremität und der linken Hinterextremität (4), Versetzen beider Vorderextremitäten in die Bewegungsrichtung durch Rumpfstreckung (5-7) und Versetzen beider Hinterextremitäten durch Ventrolateralflexion (8-12).

- Klettern: Beim Klettern bewegt sich das Tier über Felsen oder Stufen nach oben oder unten. Der Bewegungsablauf entspricht abhängig von der Geschwindigkeit dem Gehen oder „Galopp“.
 - a. Schnell: Zunächst werden die Vorderextremitäten alternierend versetzt. Durch Verlagerung des Gewichtes auf die Vorderextremitäten werden dann die Hinterextremitäten synchron abgehoben und cranialwärts gesetzt. Anschließend werden Kopf und Hals gleichzeitig abgesenkt und der Bewegungsablauf beginnt von vorne.
 - b. Langsam (Abbildung 3-14): Nach dem Aufsetzen der rechten Vorderextremität auf den Felsen wird die kontralaterale Hinterextremität vorgesetzt. Dann drückt sich die rechte Vorderextremität wieder ab und die linke Vorderextremität erreicht durch Anteversion die Stützbeinphase auf den Felsen oder die Stufe. Durch Absenken von Kopf und Hals wird Gewicht nach cranial verlagert und durch eine Ventralflexion der Lumbalregion heben beide Hinterextremitäten ab und werden cranialwärts gesetzt. Anschließend werden die Vorderextremitäten durch Gewichtsverlagerung von Kopf und Hals nach dorsal und Streckung der Lumbalregion in die Bewegungsrichtung versetzt. Daraufhin erfolgt Gewichtsverlagerung nach cranial durch Absenken von Kopf und Hals und die rechte Vorderextremität wird weiter vorwärts gesetzt. Nacheinander werden die Hinterextremitäten durch Anteversion und Dorsalflexion versetzt. Sobald beide Hinterextremitäten ihre Stützbeinphase erreicht haben, wird durch Heben von Kopf und Hals Gewicht nach caudal verlagert.



Abbildung 3-14: Bewegungsablauf beim Klettern, *Arctocephalus*. A) (ZF), Versetzen der Vorderextremitäten und Rumpfstreckung (1-4), Gewichtsverlagerung nach cranial durch Senken des Kopfes (5-6), einzelnes Versetzen der Hinterextremitäten (7-13), Ventralflexion der Lendenwirbelsäule und Stand (14). B) (ZHR), Versetzen der Vorderextremitäten und Rumpfstreckung (1-7), Gewichtsverlagerung nach cranial durch Senken des Kopfes (8), Versetzen der Hinterextremitäten durch Ventralflexion der Lendenwirbelsäule (9-10), weiteres Versetzen der Vorderextremitäten und Rumpfstreckung (11-12), Gewichtsverlagerung nach cranial (13), Ventralflexion der Lendenwirbelsäule (14-17) und Stand (18).

Langsame Fortbewegung (i.e. Gehen) ist auch rückwärts möglich, insbesondere auf unebenem Untergrund und beim Klettern. Beim Rückwärtsklettern werden die Vorderextremitäten alternierend nach caudal versetzt und anschließend beide Hinterextremitäten durch Streckung der Lumbalregion um eine Stufe tiefer abgesetzt.

Zwischen der Fortbewegung adulter und juveniler Tiere sowie zwischen Seelöwen und Seebären in zoologischen Gärten gibt es keine Unterschiede (ZF, DH, DBR). Die von BEENTJES (1990) beobachteten Unterschiede in der Fortbewegung von *Phocarctos hookeri* und *Arctocephalus forsteri* hängen möglicherweise mit den von den Arten bevorzugten Küstentypen (Sandstrand, Felsküste) zusammen.

Odobenus: zeigt als Gangart nur Gehen. Abhängig von Alter, Größe und Gewicht ist ein Stemmgang möglich oder wird ein „forward lunge“ (sensu GORDON 1981) in die Bewegung zwischengeschaltet.

- Gehen: Zunächst findet ein Abheben und Vorsetzen der linken Vorderextremität statt, dann Aufsetzen und Abheben der rechten Vorderextremität mit Verlagerung von Kopf und Hals zur kontralateralen Seite. Der Rumpf wird gestreckt und die rechte Vorderextremität aufgesetzt. Anschließend erfolgt ein synchrones Abheben und Vorsetzen der Hinterextremitäten mit gleichzeitigem Absenken von Kopf und Hals. Der Rumpf wird cranialwärts geworfen („forward lunge“) und die Vorderextremität nochmals abgesetzt (Abbildung 3-15 B). Bei subadulten Tieren entfällt das Vorwärtswerfen des Körpers. Der Gang ähnelt in diesem Fall dem der Otariidae (Abbildung 3-15 A).

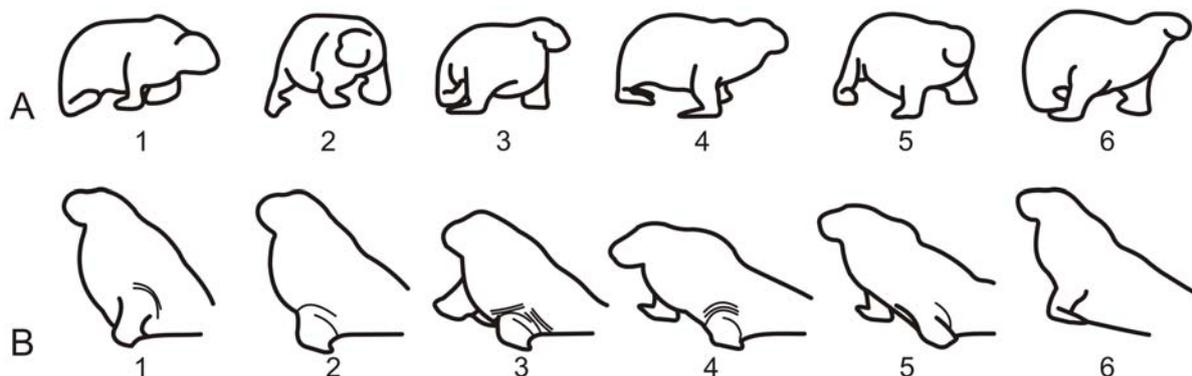


Abbildung 3-15: Bewegungsablauf beim Gehen von *Odobenus*, DH, A) ohne "forward lunge" bei juvenilem Tier. Verlagerung des Gewichts nach cranial und Versetzen der Hinterextremitäten durch Ventralflexion der Lendenwirbelsäule (1), Gewichtsverlagerung zur rechten Körperseite erleichtert das Versetzen der linken Vorderextremität (2-4), gleiches gilt für die rechte Vorderextremität (4-6). Boden

nicht eingezeichnet. B) mit „forward lunge“ bei adultem Tier (die Hinterextremitäten sind in der Videosequenz nicht zu sehen). Die Vorderextremitäten werden durch Gewichtsverlagerung zur jeweils kontralateralen Seite versetzt (1-3), Absenken des Kopfes ermöglicht ein Versetzen der Hinterextremitäten (4), der Körper wird durch Impuls der Hinterextremitäten nach cranial geworfen (5-6).

Dieser Lokomotionsablauf ist auch rückwärts möglich. Dazu wird der craniale Rumpf mit den Vorderextremitäten abgedrückt und gleichzeitig der Kopf gehoben. Ventralflexion des Lendenbereichs hebt Brust und Bauch vom Untergrund ab und verlagert den Körper nach caudal. Dann werden Brust und Bauch wieder auf dem Untergrund aufgesetzt. Die Vorderextremitäten schieben den Körper weiter nach caudal und der Lendenbereich wird gestreckt. Das Prinzip ähnelt dem umgekehrten Ablauf des Gehens.

Phocinae: setzen ihre Extremitäten bei der Landlokomotion nicht ein. Die Dorsoventralundulation zur Fortbewegung lässt sich jedoch möglicherweise von einem Sprunggalopp ableiten wie ihn viele Carnivora zeigen.

- Dorsoventralundulation (Abbildung 3-16): Das Tier befindet sich zu Beginn der Bewegung in Bauchlage. Die Vorderextremitäten sind angehoben. Durch Ventralflexion der Wirbelsäule wird das Becken nach cranial gesetzt (3). Die Brust bleibt dabei am Boden. Nach Aufsetzen des Beckenbereichs auf dem Boden wird der Rumpf gestreckt, die Brust abgehoben und weiter cranial wieder aufgesetzt (4-6). Daraufhin wird wieder durch Ventralflexion des Rumpfes das Becken vorgesetzt (7-8)...

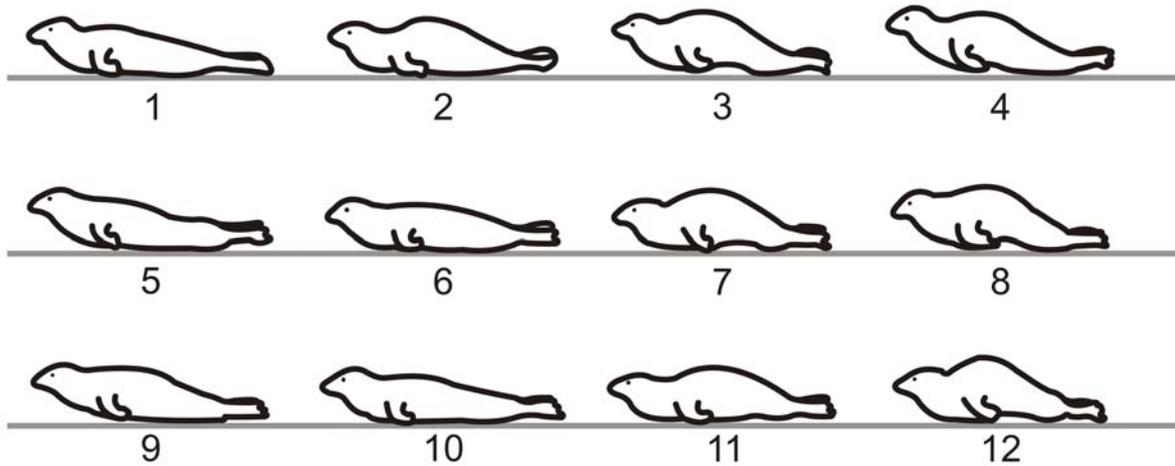


Abbildung 3-16: Dorsoventralundulation, *Halichoerus* (DH). Rumpf gestreckt (1), Dorsalflexion setzt Becken vor (2-3), anteriorer Rumpfbereich hebt ab (4), Rumpfstreckung (5), Dorsalflexion und Fortsetzung der Bewegung (6-12).

Auf glatten und nassen Untergründen zeigen **Otariidae** und **Odobenus** weitere Fortbewegungsoptionen:

Otariidae	Odobenus
Gleiten (Abbildung 3-17): Alternierende oder synchrone Schub- und Zugbewegungen mit den Vorderextremitäten bewegen den Körper. Der Bauch liegt während der gesamten Bewegung auf dem Boden auf, die Hinterextremitäten werden in Verlängerung zur Körperlängsachse gehalten.	Gleiten (Abbildung 3-18 A): alternierende oder synchrone Schub- und Zugbewegungen mit den Vorderextremitäten bewegen den Körper vorwärts. Der Bauch liegt auf dem Boden auf, die Hinterextremitäten werden in Verlängerung zur Körperlängsachse gehalten.
Rückwärtsgleiten durch Vorderextremitätenschub: Der Körper befindet sich in Bauchlage, die Vorderextremitäten in Stützfunktion. Alternierende Streckung und Anteversion der Vorderextremitäten schiebt den Körper über den nassen Untergrund nach caudal.	Rückwärtsgleiten durch Vorderextremitätenschub (Abbildung 3-18 B): Der Körper befindet sich in Bauchlage, die Vorderextremitäten in Stützfunktion. Alternierende Streckung und Anteversion der Vorderextremitäten schiebt den Körper über den nassen Untergrund nach caudal.
Gleiten mit Hinterextremitätenschub: Kopf, Hals, Brust und Bauch liegen dem Boden auf. Durch Ventralflexion des	Gleiten mit Hinterextremitätenschub (Abbildung 3-19): Das Tier liegt am Boden in Bauch- oder Seitenlage, mindestens eine

<p>Lendenbereichs werden die Hinterextremitäten nach cranial gesetzt und wirken in Stützfunktion als Ankerpunkt zum Vorwärtsschieben des auf der Brust liegenden Rumpfes durch Streckung des Lendenbereichs. Anschließend wird der Lumbalbereich erneut ventral flexiert...</p>	<p>Plantarfläche befindet sich in Bodenkontakt und dient als Ankerpunkt zum Vorwärtsschieben des Körpers durch Streckung (Plantarflexion) im Fußgelenk.</p>
<p>Schlittern auf ventraler Körperseite (Abbildung 3-20): Der Rumpf liegt mit dem Bauch auf dem glatten, nassen Untergrund. Die Hinterextremitäten sind vom Untergrund abgehoben und ohne Stützfunktion. Die Vorderextremitäten befinden sich in Stützposition. Durch Retroversion der Vorderextremitäten erfolgt ein Abdrücken des Körpers nach cranial. Der Kopf wird gesenkt, Brust und Hals abgelegt und das Tier gleitet vorwärts.</p>	<p>Schlittern, schräg (Abbildung 3-21): Das Tier liegt auf Bauch und Brust, der Kopf ist gesenkt, die Pedes befinden sich in Stützfunktion. Durch Abstoßen mit einer Vorderextremität und beiden Hinterextremitäten erfolgt eine Gleitbewegung zur kontralateralen Seite. Die kontralaterale Vorderextremität liegt nach lateral gestreckt auf dem Boden.</p>

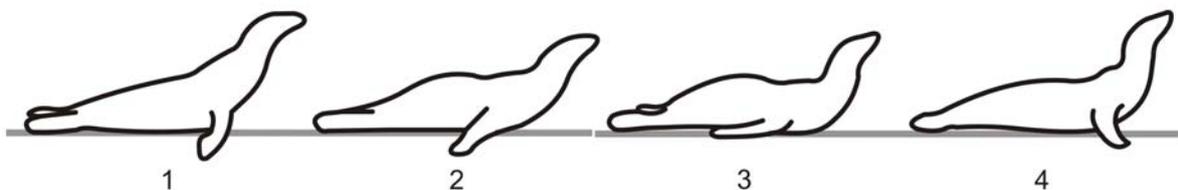


Abbildung 3-17: Gleiten, *Arctocephalus* (ZHR). Die Vorderextremitäten geben durch eine Retraktion den Impuls (1-2), der Körper wird auf nassem, glattem Untergrund in die entgegengesetzte Richtung geschoben (3) und die Vorderextremitäten werden wieder nach cranial versetzt (4).



Abbildung 3-18: Gleiten, *Odobenus*, A) Vorwärts (DH): Die Vorderextremitäten stoßen den Körper durch Retroversion in die entgegengesetzte Richtung ab (1-2), während der Gleitphase werden die

Vorderextremitäten wieder nach vorne geführt (3-5). B) Rückwärts (OV): Die Vorderextremitäten drücken den Körper durch Anteversion nach caudal (1-5) und es kommt zur Gleitbewegung (6).

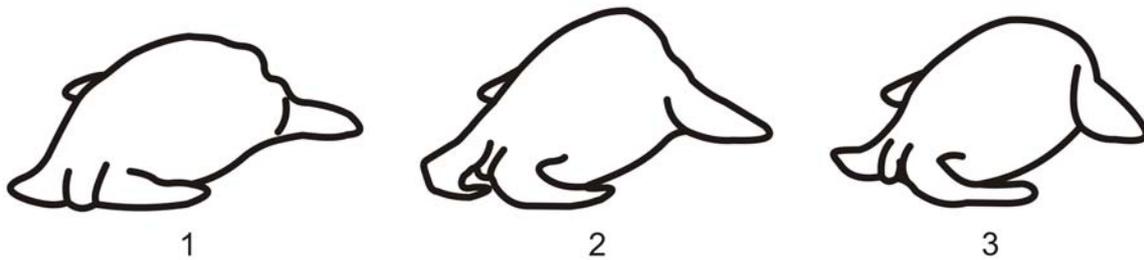


Abbildung 3-19: Gleiten mit Hinterextremitätenschub, *Odobenus* (OV). Die Hinterextremitäten sind mit den Plantarflächen in Bodenkontakt und drücken den Körper von links (1) nach rechts (3). Die Vorderextremitäten sind lateral des Körpers gestreckt (2) und verhindern möglicherweise eine Rollbewegung.

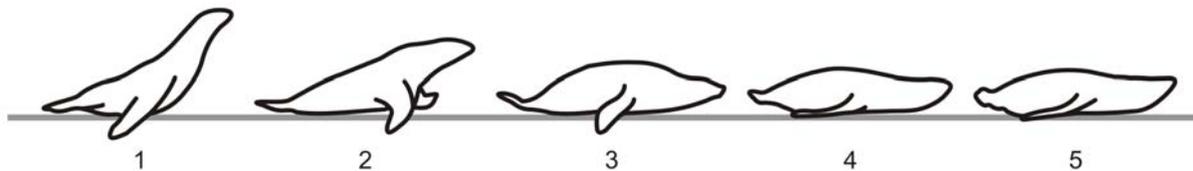


Abbildung 3-20: Schlittern auf der Ventralseite des Körpers, *Arctocephalus* (ZHR). Absenken von Kopf, Hals und Brust mit Vorwärtsimpuls durch die Vorderextremitäten (1-2) führt zur Gleitbewegung (3-5).

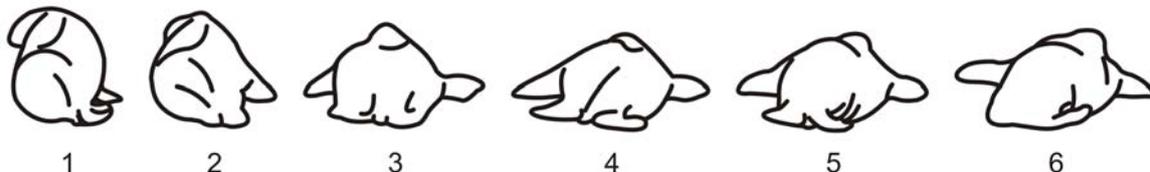


Abbildung 3-21: schräges Schlittern, *Odobenus* OV. Bewegungsrichtung von links nach rechts. Der Körper wird von der Seite auf den Bauch verlagert (1-3), was den Impuls für eine seitliche Gleitbewegung gibt (4-6).

Bei Trainingseinheiten in Zoologischen Gärten wurden bei den Otariidae weitere Fortbewegungsformen dokumentiert, welche in der freien Wildbahn nicht auftreten, zu denen die Tiere aufgrund ihrer Anatomie jedoch in der Lage sind:

- Gehen auf den Vorderextremitäten (im Handstand; Abbildung 3-22): Dabei befindet sich der craniale Rumpfbereich in starker Dorsalflexion, der caudale Rumpfbereich ist leicht ventral flexiert. Die Pedes sind nach distal gestreckt und bilden den höchsten Punkt. Der Kopf ist durch Dorsalflexion des Halses nach

craniodorsal gerichtet. Alternierende Vorwärtsbewegungen der Vorderextremitäten mit ausgleichenden Pendelbewegungen von Hals und Kopf führen zum Ortswechsel.

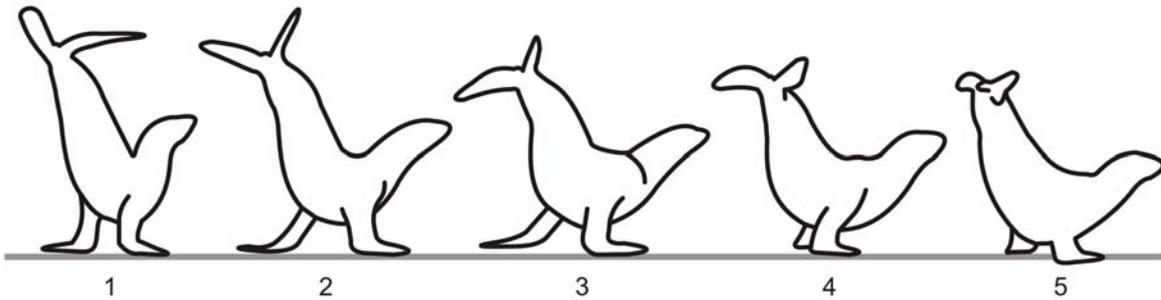


Abbildung 3-22: Gehen im Handstand, *Zalophus* DH. Vorwärtssetzen der linken Vorderextremität (1-4), Abheben der rechten Vorderextremität (5).

- Robben (Abbildung 3-23): Die Hinterextremitäten befinden sich in Stützfunktion, Brust und Bauch in Kontakt zum Boden. Die Vorderextremitäten liegen lateral des Körpers (1). Durch Anheben des Kopfes wird das Körpergewicht auf die Brust verlagert und die Hinterextremitäten werden mithilfe weiterer Ventralflexion im Lendenbereich cranialwärts gesetzt (2-6). Streckung des Lendenbereichs mit Hinterextremitäten als Ankerpunkt und Absenken des Kopfes den schiebt den Körpers vorwärts (7-9)...



Abbildung 3-23: Robben bei *Otaria* (ZHD). Bewegungsrichtung von links nach rechts. Anheben des Kopfes (1-2), cranialwärts setzen der Hinterextremitäten (2-6), Rumpfstreckung mit Hinterextremitäten als Ankerpunkt (7-9).

d) POSITIONS- UND RICHTUNGSWECHSEL

Neben der linearen Fortbewegung sind an Land auch Drehungen und Wenden notwendig.

Otariidae

- Drehen im Kreis (Abbildung 3-24): Der Start erfolgt aus der Vierfußstütze. Die Hinterextremitäten werden abgehoben, der Kopf zeigt in Bewegungsrichtung. Der Lumbalbereich wird lateral flexiert und die äußere Vorderextremität abgehoben, was zur Einbeinstütze führt. Die innere Vorderextremität wirkt als Angelpunkt um den der Rumpf gedreht wird. Dann werden zunächst die Hinterextremitäten und anschließend die äußere Vorderextremität wieder abgesetzt. Die Drehung kann durch erneutes Abheben der Hinterextremität fortgesetzt werden.

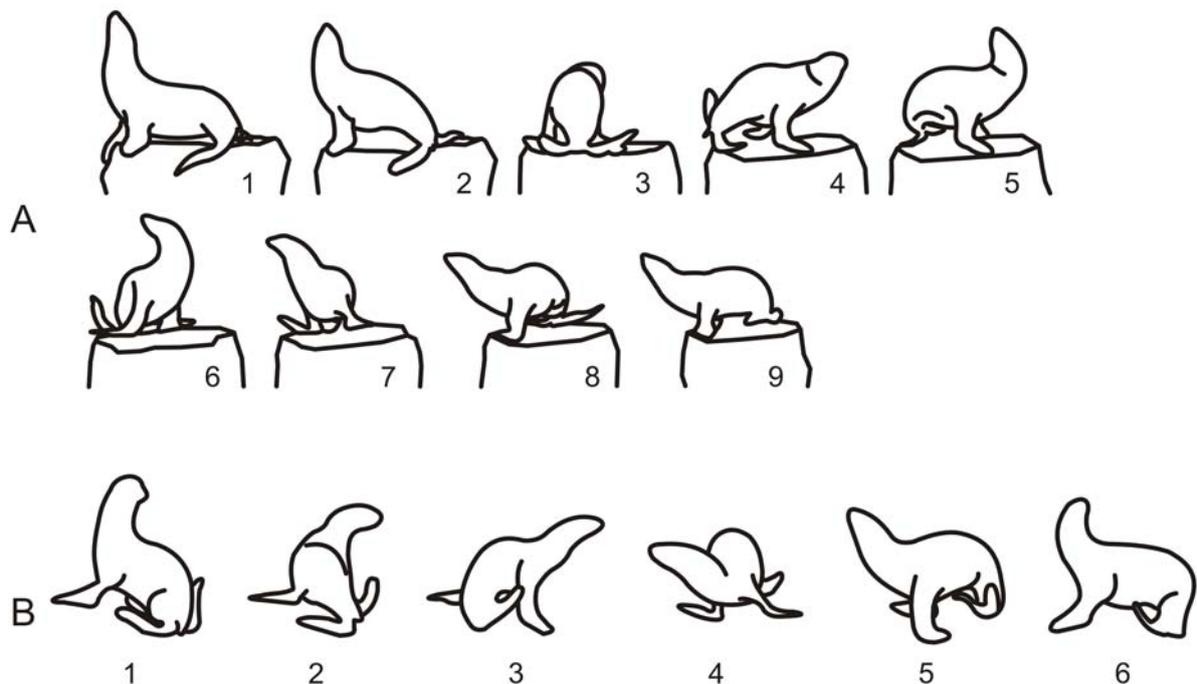


Abbildung 3-24: Drehen im Kreis im Stand, A) *Arctocephalus* (ZF) auf Fels. Abheben der Hinterextremitäten (2-3), Lateralflexion der Lumbalregion und Abheben der linken Vorderextremität (4), Rotation um rechte Vorderextremität und Aufsetzen der Hinterextremitäten (5-6), Aufsetzen der linken Vorderextremität (7) und erneutes Heben der Hinterextremitäten (8-9). B) *Otaria* (ZAMB) auf Boden. Abheben der Hinterextremitäten (1-2), Lateralflexion der Lumbalregion und Abheben der linken Vorderextremität (3), Rotation um rechte Vorderextremität (4) und Aufsetzen der Hinterextremitäten und der linken Vorderextremität (5). Beide Drehungen im Uhrzeigersinn.

- Drehen im Kreis mithilfe der Vorderextremitäten ohne Stützfunktion der Hinterextremitäten (Abbildung 3-25): Das Tier liegt mit dem Bauch auf einem nassem

Untergrund auf. Der Impuls entsteht durch synchrones Abdrücken der Vorderextremitäten entgegen der Drehrichtung. Aufsetzen der Vorderextremitäten stoppt die Drehbewegung. Der nasse Rumpf wird durch das Drehmoment nachgezogen.

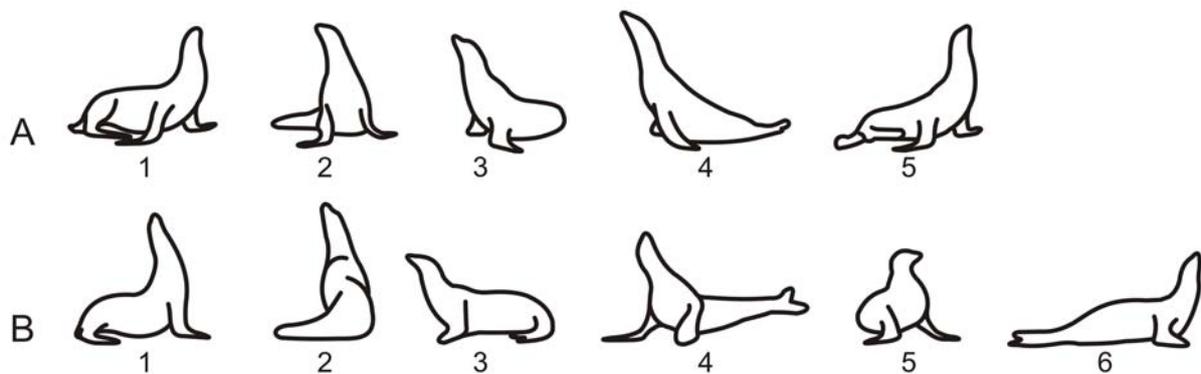


Abbildung 3-25: Drehen im Kreis mithilfe der Vorderextremitäten, *Zalophus*, A) im Uhrzeigersinn (DH), Drehpunkt ist der caudale Thorakalbereich, Abstoßen mit den Vorderextremitäten nach links rotiert den Rumpf (1-3), der Lumbalbereich wird durch das Drehmoment mit geschleudert (4), Versetzen der Vorderextremitäten setzen die Bewegung weiter fort (5). B) gegen den Uhrzeigersinn (ZA), Abstoßen mit den Vorderextremitäten nach rechts (1-2), passives Nachziehen des Lumbalbereichs (3-4) und Versetzen der Vorderextremitäten (5-6).

- Richtungswechsel aus dem Stand (Abbildung 3-26): Beginn der Bewegung ist im Vierfüßerstand. Kopf und Hals werden zur Seite verlagert und die kontralaterale Vorderextremität nach medial versetzt (1-3). Die distalen Bereiche der ipsilateralen Hinter- und ipsilateralen Vorderextremität heben ab (4). Dann setzt die ipsilaterale Vorderextremität wieder auf und der distale Bereich der kontralateralen Hinterextremität wird abgehoben (5-6). Schließlich heben beide Hinterextremitäten synchron vom Untergrund ab und werden lateral versetzt (7-11). Daraufhin hebt die kontralaterale Vorderextremität vom Untergrund ab (10) und wird etwa zeitgleich mit beiden Hinterextremitäten aufgesetzt (11). Anschließend erfolgt nochmaliges laterales Versetzen der Hinterextremitäten (12). Durch Versetzen der kontralateralen Vorderextremität nach medial kann die Bewegung fortgesetzt werden...

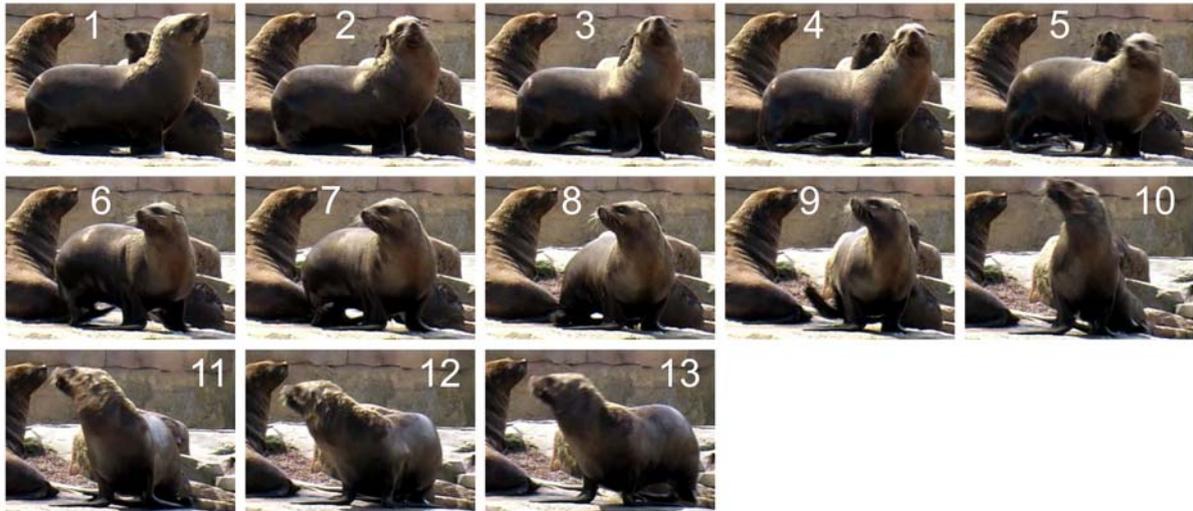


Abbildung 3-26: Richtungswechsel aus dem Stand, *Otaria* (ZAMB). Drehbewegung im Uhrzeigersinn. Versetzen der linken Vorderextremität (1-3), Abheben der rechten Vorderextremität sowie dem distalen rechten Pes (4), Aufsetzen der rechten Vorderextremität und Abheben der linken Hinterextremität (5-6), Abheben und Umsetzen beider Hinterextremitäten (7-11).

Odobenus

- Richtungswechsel aus Sitzposition (vgl. RUHEPOSITIONEN; Abbildung 3-27): Das Tier sitzt. Durch Senken des Kopfes wird Gewicht nach cranial verlagert und die Hinterextremitäten übernehmen Stützfunktion mit starker Dorsalflexion des Rumpfes (1-3). Durch Streckung der Vorderextremität wird das Gewicht nach laterocaudal verlagert (4-5) und der dorsale Beckenbereich gelangt in Bodenkontakt (6). Die Wirbelsäule ist über ihre gesamte Länge ventral flexiert. Die Vorderextremitäten heben vom Boden ab, Hals und Kopf werden nach oben (bezogen auf Raum) gestreckt (8-10). Das Gewicht wird nach lateral verlagert und der anteriore Rumpfbereich rotiert (11). Schließlich setzen beide Vorderextremitäten wieder auf dem Boden auf (12).

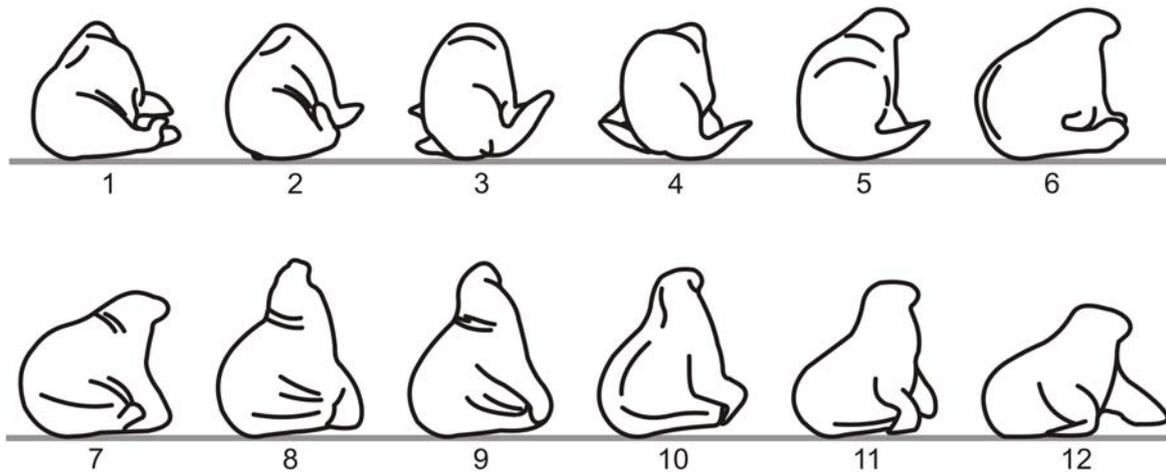


Abbildung 3-27: Richtungswechsel über Sitzposition, *Odobenus* (OV). Durch Gewichtsverlagerung nach cranial kommen die Hinterextremitäten in Stützfunktion (1-3), Streckung der Vorderextremität verlagert das Gewicht nach laterocaudal (4-5), der dorsale Beckenbereich berührt den Boden (6-7), Abheben der Vorderextremitäten und Streckung des Halses nach oben (8-10), Rotation des anterioren Rumpfes (11) und Absetzen der Vorderextremitäten (12).

Vergleichbare Positionswechsel von **Otariidae** und **Odobenus**:

Otariidae	Odobenus
<p>Drehen um Längsachse (Abbildung 3-28): Bei Beginn der Bewegung befindet sich das Tier in der Bauchlage, Hals und Kopf liegen ebenfalls am Boden. Durch Streckung der von der Drehung abgewandten Vorderextremität und Ventralflexion des Rumpfes wird der Körper mit einer Seite vom Untergrund abgedrückt (1-2). Es folgt eine Rotationsbewegung bis in Rückenlage (3). Durch Adduktion der äußeren Vorderextremität und Ventralflexion des Rumpfes gelangt das Tier in Seitenlage (4-5). Rumpfstreckung und Anteversion der Vorderextremität bringen das Tier wieder in die Ausgangslage (6-7). Bei einer unvollständigen Drehbewegung vom Bauch auf den Rücken erfolgt eine</p>	<p>Drehen um Längsachse (Abbildung 3-29): Zunächst wird die zur Drehrichtung zeigende Vorderextremität nach cranioventral an die Brust angelegt (1-3). Dann erfolgt eine Gewichtsverlagerung zur ipsilateralen Seite. Die Hinterextremitäten sind dorsal flexiert. Die der Drehrichtung abgewandte Vorderextremität wird gestreckt und abduziert und der Kopf in die Drehrichtung verlagert, wodurch sich der Körper weiter um die Längsachse dreht (4-7). Am Ende der Drehung setzt die Palmarfläche dieser Vorderextremität auf dem Boden auf.</p>

<p>Drehung nach lateral durch Ventralflexion des Rumpfes und Verlagerung einer Vorderextremität zur kontralateralen Seite. Weitere Ventralflexion des Rumpfes und Abheben der Pedes nach lateral (weg vom Boden) und eine darauf folgende Rotation und Streckung der Cervikalwirbelsäule sowie anschließend des übrigen Rumpfbereichs bringt das Tier in die Rückenlage.</p>	
<p>Rollen um Längsachse (Abbildung 3-30): Nach Retraktion der linken Vorderextremität liegt das Tier auf der Brust ab (1-2). Die Hinterextremitäten behalten weiter ihre Stützfunktion. Durch Abdrücken mit der rechten Vorderextremität erfolgt eine Gewichtsverlagerung nach links (3-4). Zur Schwungerzeugung für die Drehung drückt sich das Tier mit den Hinterextremitäten vom Boden ab. Kurz vor Erreichen der Bauchlage wird die rechte Vorderextremität abduziert und nach cranial gehoben. Am Ende der Drehbewegung befindet sich das Tier mit Vorder- und Hinterextremitäten in Stützfunktion.</p>	<p>Rollen um Längsachse (Abbildung 3-31): Der Impuls für die Rollbewegung des Körpers wird durch das Abstoßen mit der kontralateralen Vorderextremität gegeben. Diese gelangt daraufhin in Anteversion. Durch Bewegung des Kopfes wird das Gewicht weiter verlagert bis das Tier in Bauchlage gelangt. Bei unvollständiger Drehung erfolgt ein Rollen vom Bauch auf den Rücken und zurück. Entsprechend kann sich das Tier auch nach längerer Position in Rückenlage vom Rücken auf den Bauch rollen. Diese Bewegung wird beim adulten Tier durch Anteversion der Vorderextremität bis zur ventralen Ausrichtung eingeleitet. Dann erfolgt eine Ventrolateralflexion des Rumpfes, die zu einer Drehung auf die Körperseite führt. Während die bodennahe Vorderextremität (hier: links) weiter nach cranial geführt wird, wird die andere Vorderextremität (hier: rechts) adduziert. Dadurch wird die Rollbewegung um die Körperlängsachse bis zur Stützfunktion der rechten Vorderextremität fortgesetzt. Schließlich gelangt auch die linke</p>

	<p>Vorderextremität durch Abduktion und Rotation in Stützfunktion. Beim subadulten Tier wird die Drehung um die Körperlängsachse initiiert durch eine Dorsalflexion der Halswirbelsäule. Die innenliegende Vorderextremität wird dann nach ventral gestreckt. Gegen Ende der Rotation übernimmt zunächst die äußere Vorderextremität Stützfunktion, dann durch Abduktion und Rotation auch die innere.</p>
--	--

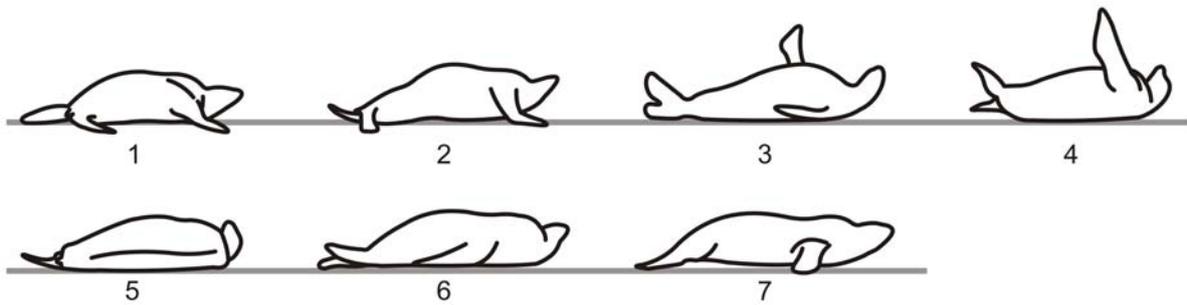


Abbildung 3-28: Drehung um die Längsachse, *Zalophus* (ZA). Impuls durch rechte Vorderextremität mit leichter Ventralflexion (1-2) rotiert das Tier um die Längsachse auf den Rücken (3). Erneute Ventralflexion und Streckung der linken Vorderextremität (4) führt zur Seitenlage (5). Rumpfstreckung und Anteversion der linken Vorderextremität bringen den Körper in die Ausgangslage (6-7).



Abbildung 3-29: Drehung um die Längsachse, *Odobenus* (DH). Adduktion der Vorderextremität nach cranioventral und Gewichtsverlagerung nach links (1-3), Streckung und Abduktion der rechten Vorderextremität und Kopfverlagerung führen zur weiteren Drehung um die Längsachse (4-9).

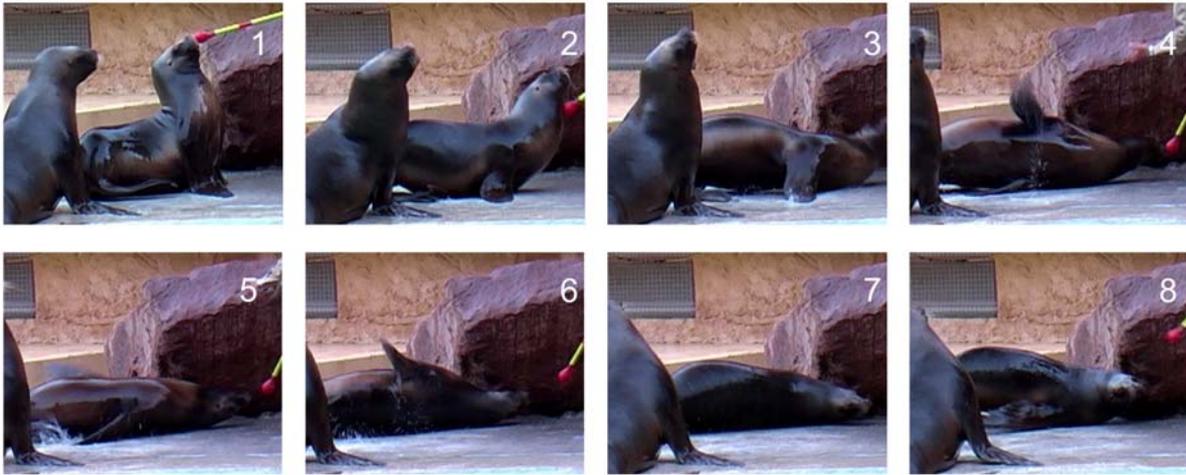


Abbildung 3-30: Rollen um die Längsachse, *Otaria* (ZHD). Retraktion der linken Vorderextremität (1-2), Abdrücken mit der rechten Vorderextremität und Gewichtsverlagerung nach links (3-4), Rotation (5-8).

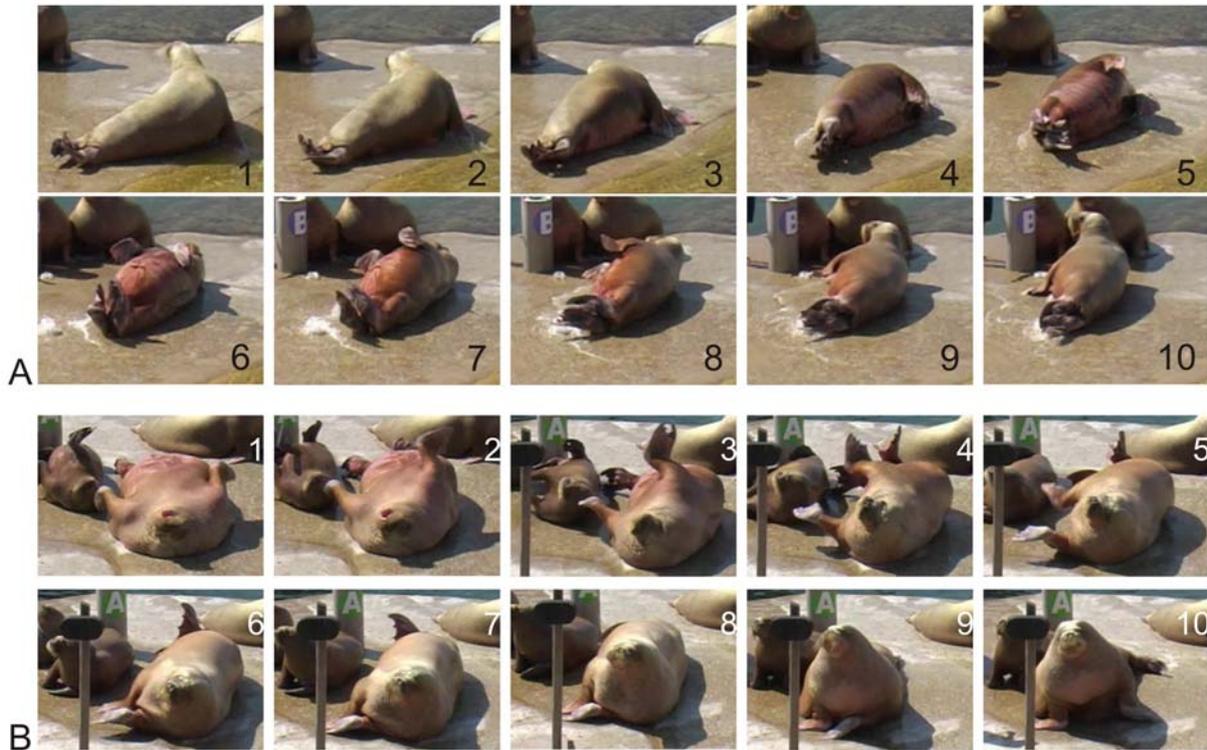


Abbildung 3-31: Rollen um die Längsachse, *Odobenus* (DH), A) Vollständiges Drehung um die Längsachse von caudal. Abstoßen mit der rechten Vorderextremität gibt den Impuls (1-3). Bewegung des Kopfes und Streckung der Vorderextremitäten verlagern das Gewicht weiter bis in Bauchlage (6-10). B) Rollen von Rücken- in Bauchlage von cranial. Anteversion der Vorderextremitäten und Bewegungen des Kopfes drehen das Tier.

Phocinae

- Drehung auf Brust und Bauch (Abbildung 3-32): Zuerst erfolgt eine Dorsalflexion des Rumpfes in Bauchlage. Mit einer Vorderextremität wird durch eine Adduktionsbewegung ein Impuls zur kontralateralen Seite gegeben und mithilfe einer Verlagerung des Kopfes rotiert das Tier auf seiner ventralen Rumpfseite. Dann wird der Rumpf wieder gestreckt. Weiterer Schwung für die Rotationsbewegung wird durch laterale Flexion der Lumbalregion erzeugt, dann wird der Körper wieder dorsal flexiert und erneut mit der Vorderextremität abgestoßen bis die gewünschte Endposition erreicht ist.

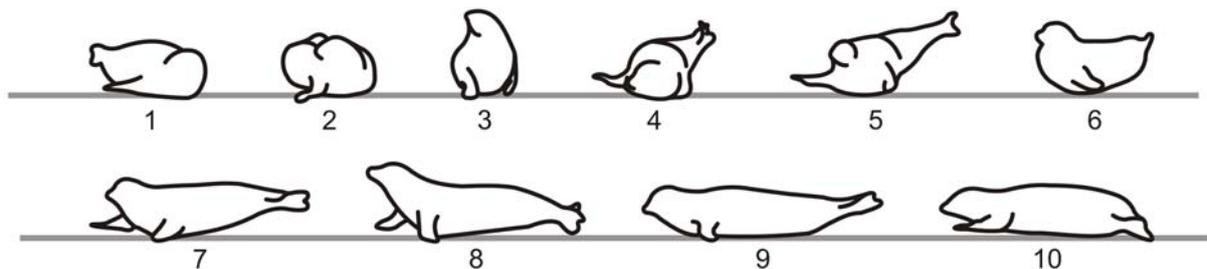


Abbildung 3-32: Drehung auf Brust und Bauch, *Phoca* (ZHR). Drehung im Uhrzeigersinn. Die Drehung wird durch eine Stoßbewegung der rechten Vorderextremität bei abgehobenem anterioren Brustbereich eingeleitet (3) und durch Dorsal- und Lateralflexionen des Rumpfes fortgeführt.

- Wende: Der Kopf wird in die neue Bewegungsrichtung orientiert und der Körper mit der kontralateralen Vorderextremität angestoßen. Der Rumpf wird zunächst dorsal flexiert, dann wieder gestreckt. Dabei wird der posteriore Auflagebereich (Pelvis) umgesetzt. Nach Aufsetzen der Beckenregion hebt der Brustbereich ab, der Rumpf wird in Wenderichtung lateral flexiert und der Brustbereich setzt wieder auf. Dann wird auch der posteriore Rumpfbereich weiter in die neue Richtung versetzt.
- Drehen von Bauch auf Rücken um Körperlängsachse (Abbildung 3-33): Adduktion der Vorderextremität nach ventral und Gewichtsverlagerung durch Dorsalflexion von Hals und Kopf in die entsprechende Rollrichtung leiten die Bewegung ein. Am Ende der Drehung erfolgt eine Streckung der Wirbelsäule.

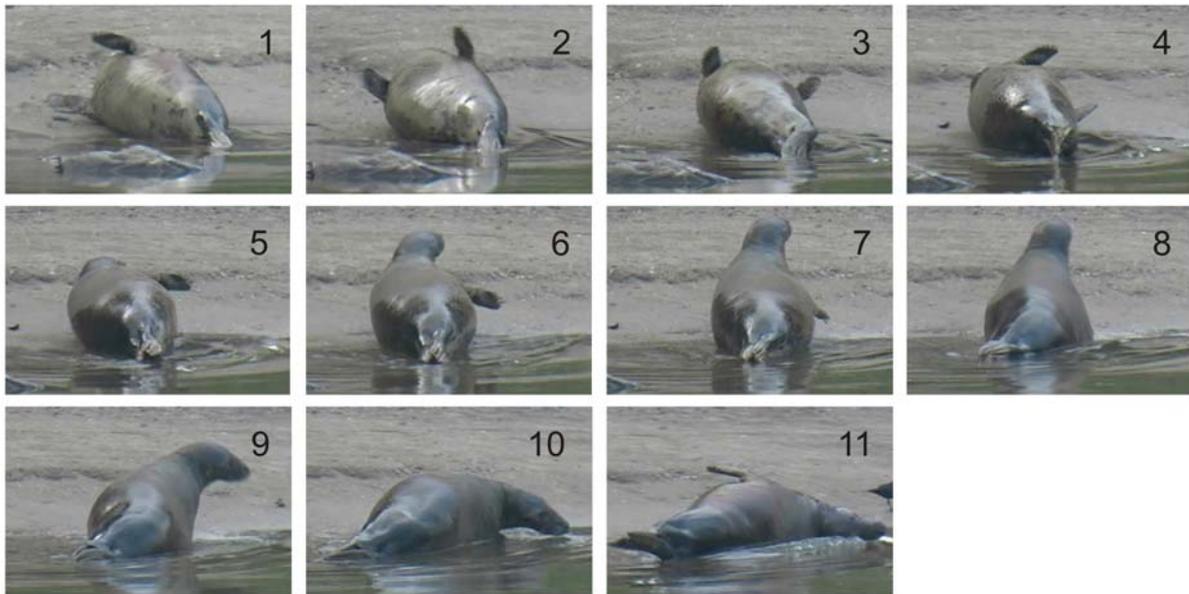


Abbildung 3-33: Drehung um Längsachse, *Halichoerus* (DH). Ansicht von caudal. Dorsalflexion von Hals und Kopf geben den Impuls für die Rollbewegung.

e) SPRÜNGE

Sprünge und sprungähnliche Bewegungen an Land wurden nur bei den Otariidae beobachtet. Die Phocinae können zwar den anterioren Brustbereich mit den Vorderextremitäten vom Untergrund abdrücken, zeigen allerdings auch bei Trainingseinheiten keine sprungähnlichen Bewegungen an Land. Dies hängt wahrscheinlich damit zusammen, dass die Hinterextremität keine Stütz- und Federfunktion einnehmen kann. *Odobenus* ist aufgrund seiner Körpermasse vermutlich nicht zu Sprüngen in der Lage. Ob juvenile oder subadulte Walrosse springen können, ist nicht bekannt.

- Hochspringen an Land (Abbildung 3-34): Beginn des Sprungs geschieht aus dem Vierfüßerstand durch Abdrücken mit den Vorderextremitäten (1-2). Dann wird der Rumpf gestreckt und die Hinterextremitäten drücken sich vom Boden ab (3). So entsteht eine Schwebephase mit den Pedes wenige Zentimeter über dem Boden (4). Die Landung erfolgt zunächst auf den Hinterextremitäten (5) und durch Lumbalflexion schließlich auch auf den Vorderextremitäten (6-7). Durch schwache laterale Flexion des Rumpfes weicht die Ausrichtung des Körpers am Ende des Sprungs von der zu Beginn ab.

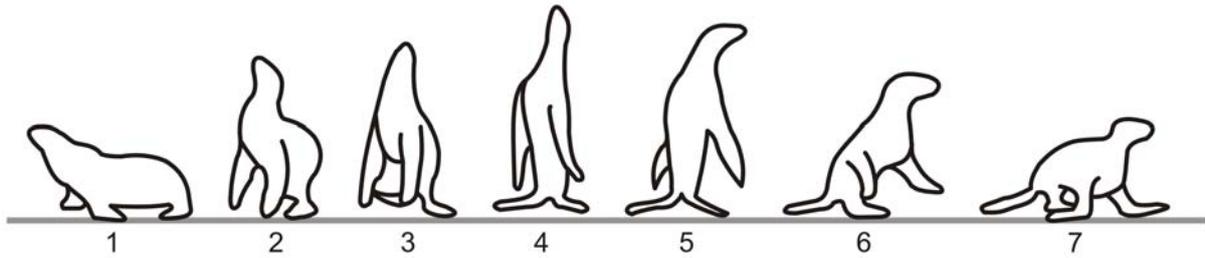


Abbildung 3-34: Hochspringen, *Eumetopias* (DH). Abdrücken der Vorderextremitäten aus dem Vierfüßerstand (1-2), Abdrücken mit den Hinterextremitäten (3), Schwebephase (4), Landung auf den Hinter- (5) und Vorderextremitäten (6-7).

- Springen mit den Vorderextremitäten (Hüpfen), alternierend (Abbildung 3-35): Die Hinterextremitäten befinden sich während des gesamten Bewegungsablaufs in Stützfunktion mit flexiertem Ventralbereich. Eine Vorderextremität drückt sich vom Untergrund ab und wird nach lateral abgehoben. Kopf und Hals bewegen sich dabei zur kontralateralen Seite (Abbildung 3-35 A, 3). Schließlich bewegen sich Kopf und Hals zurück, die gehobene Vorderextremität wird wieder abgesetzt und die kontralaterale Vorderextremität hebt ab. Durch Erhöhung der Geschwindigkeit entsteht eine Hüpfbewegung, bei der kurzzeitig beide Vorderextremitäten mit unterschiedlicher Entfernung vom Boden abgehoben sind.

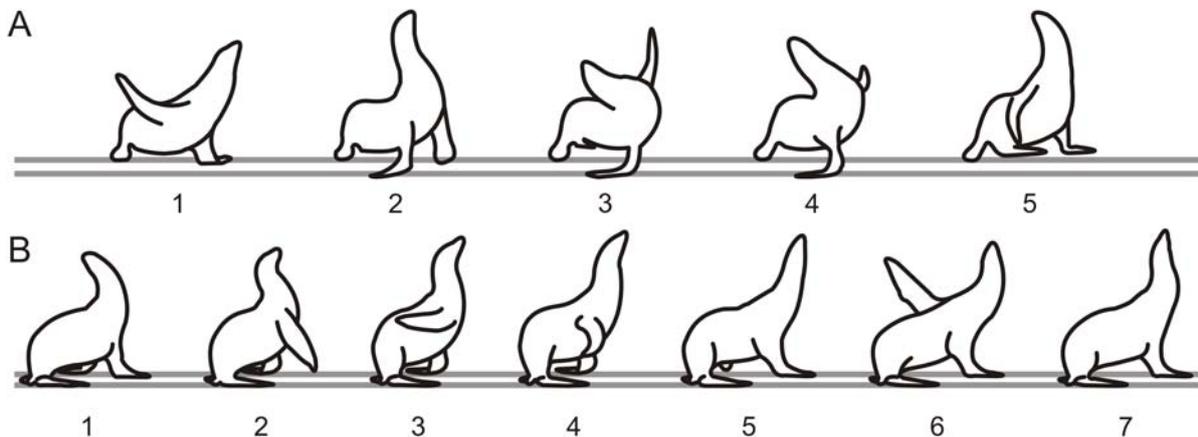


Abbildung 3-35: alternierendes Hüpfen, *Zalophus*, A) von craniolateral (DH), B) von caudolateral (ZA).

- Springen mit den Vorderextremitäten (Hüpfen), synchron (Abbildung 3-36): Auch hier bleiben die Hinterextremitäten während des gesamten Ablaufs in Stützfunktion mit flexiertem Ventralbereich. Beide Vorderextremitäten werden synchron gestreckt und drücken den cranialen Rumpfbereich ab. Dann erfolgt eine Streckung im

Lendenbereich in unterschiedlichem Ausmaß, gegebenenfalls auch eine Dorsalflexion im Thoracalbereich (Abbildung 3-36 A, 3-4). Schließlich wird der Lendenbereich wieder ventral flexiert und der Körper mit lateral abduzierten, gestreckten Vorderextremitäten abgefangen.

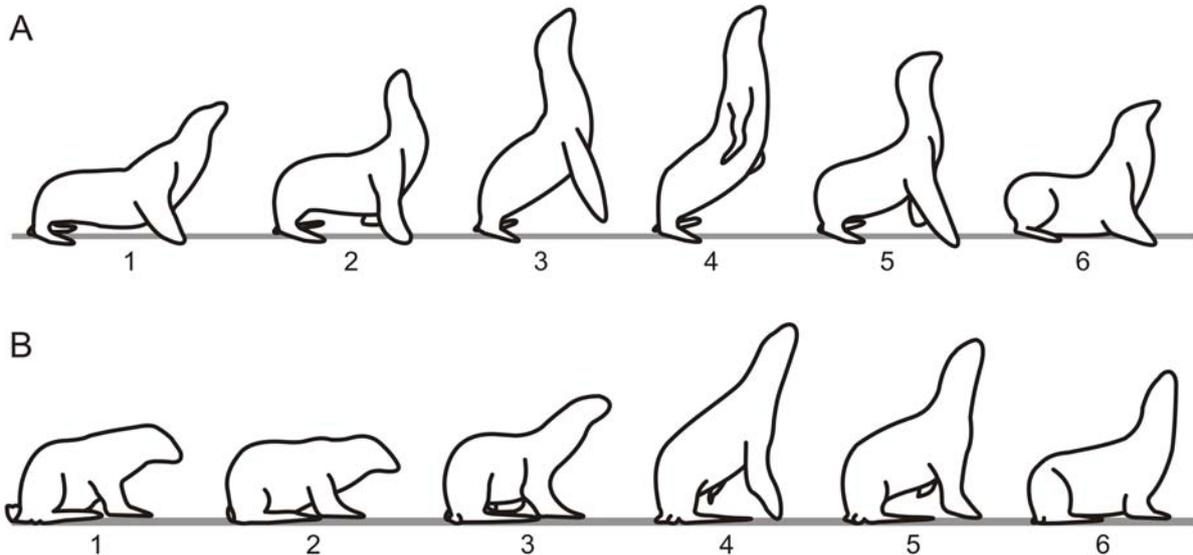


Abbildung 3-36: synchrones Hüpfen, A) *Zalophus* (DH), B) *Otaria* (ZHD).

- Sprung von Stamm (Jungtier, ZF): Durch Absenken von Kopf und Hals wird Gewicht nach cranial verlagert. Die Vorderextremitäten drücken sich vom Untergrund ab und der anteriore Rumpf wird dorsal flexiert. Dann drücken auch die Hinterextremitäten den Körper vom Stamm ab. Das Tier landet auf den Vorderextremitäten, der Lumbalbereich wird ventral flexiert und die Hinterextremitäten setzen auf dem Boden auf.
- Sprung von Stein im Wasser an Land/ Überspringen von Wasser (Abbildung 3-37): Vorder- und Hinterextremitäten stehen dicht beieinander am Felsrand, der Lendenbereich ist stark flexiert. Der Hals wird nun dorsal flexiert, der anteriore Thorakalbereich gestreckt und die Vorderextremitäten drücken den Körper vom Stein ab (2). Sie werden nach cranial geführt und setzen an Land wieder auf, der Lumbalbereich ist gestreckt (3-4). Dann drücken sich die Hinterextremitäten ab und der Lumbalbereich wird ventral flexiert (4-5). Eine der Vorderextremitäten wird nochmals etwas nach cranial versetzt und die beiden Hinterextremitäten synchron abgesetzt, dass der Sprung im Stand endet (6).



Abbildung 3-37: Überspringen eines Wasserbereichs durch *Otaria* (OV). Abdrücken mit den Vorderextremitäten und Dorsalflexion des Halses (1), Bewegung der Vorderextremitäten nach cranial (2), Aufsetzen der Vorderextremitäten (3), Ventralflexion des Lumbalbereichs (5) und Aufsetzen der Hinterextremitäten (6).

f) MANIPULATIONEN MIT DEN EXTREMITÄTEN

Diese Bewegungsform umfasst im Allgemeinen eine oder beide Vorderextremitäten. Die Manipulationen finden entweder am eigenen Körper, dem Untergrund, feststehender Gehegebegrenzung bzw. – einrichtung oder an beweglichen Objekten (Ball etc.) statt. Nicht mit einbezogen werden Aktivitäten bzgl. des Komfortverhaltens. Alle beobachteten pinnipeden Gruppen zeigen Manipulationen mit ihren Extremitäten.

Otariidae

- „Hand schütteln“: Tier steht mit Dreibeinstütze, eine Vorderextremität wird nach lateral gehalten. Die gehobene Vorderextremität wird wiederholt ab- und adduziert mit gekoppelter Rotationsbewegung, während der Trainer/Pfleger die Vorderextremität mit seiner Hand festhält.
- Greifen der Hinterextremität mit der Vorderextremität (Jungtier; Abbildung 3-38): Tier liegt in Rückenlage, der Kopf ist gestreckt, der Beckenbereich lateral rotiert. Ein Pes wird nach cranial flexiert, die ipsilaterale Manus nach caudoventrolateral gestreckt. Dabei überlappen sich die distalen Bereiche von Manus und Pes leicht.



Abbildung 3-38: Greifen der Hinterextremität mit der Vorderextremität, *Arctocephalus* (ZF)

Odobenus

- „Klatschen“ (Abbildung 3-39): Das Tier befindet sich in Rückenlage. Die proximalen Handflächen bleiben während der Bewegung aneinander gelegt. Dann werden der Digni V bis I wiederholt in kurzer Folge zunächst volar, dann dorsal flexiert, bis sie sich berühren.



Abbildung 3-39: „Klatschen“ bei *Odobenus* (DH). Zunächst liegen nur die proximalen Handflächen aneinander (1), dann nähern sich die Digni V bis I nach der Reihe, bis auch die Fingerspitzen aneinanderliegen (2), die dann wieder voneinander entfernt werden.

- Klopfen mit der Vorderextremität auf die Brust: Eine Vorderextremität stützt den Brustbereich vom Boden ab, der Kopf ist zur stützenden Seite hin geneigt. Die kontralaterale, freie Vorderextremität mit berührt durch Ab- und Adduktionen wiederholt die Brust.

- „Verstecken“ (Abbildung 3-40): Die komplette ventrale Rumpfseite einschließlich des Kopfes liegt auf dem Boden. Die Vorderextremitäten bedecken den rostralen Kopfbereich durch Adduktion und Ellenbogenflexion.



Abbildung 3-40: „Verstecken“ (*Odobenus*, DH) des rostralen Kopfbereichs unter beiden Manus.

- Ball schlagen (Abbildung 3-41): Durch Verlagerung von Kopf und Hals zu einer Körperseite wird die kontralaterale Vorderextremität durch Adduktion nach lateral abgehoben (1-3). Anteversion der Vorderextremität und anschließendes Absetzen der Vorderextremität mit Innenrotation nach cranial bewegt den Ball (4-5).

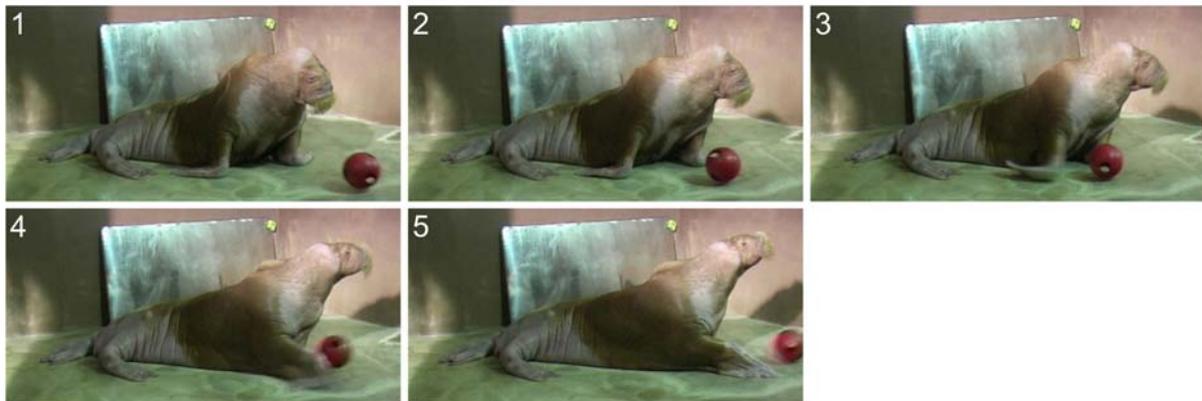


Abbildung 3-41: Ball schlagen, *Odobenus* (OV). Adduktion der rechten Vorderextremität (1-3), Anteversion und Innenrotation schlägt den Ball (4), Absetzen der Vorderextremität

- Halten von Objekten (hier: Kopf des Trainers): Das Tier befindet sich in Rückenlage. Durch Aneinanderpressen beider Palmarflächen wird das Objekt gehalten.
- Anheben von Objekten (Abbildung 3-42): Ein Gegenstand (hier: Plastikrohr) wird mit den Fingerspitzen einer Manus vom Boden abgehoben und mit der anderen Vorderextremität stabilisiert.



Abbildung 3-42: Anheben eines Plastikrohrs (*Odobenus*, OV) mit den Digiti manus.

- Abdrücken mit den Vorderextremitäten vom Boden (Abbildung 3-43): Die Vorderextremitäten werden maximal gestreckt, der Thorakalbereich ist dorsal flexiert und wird im anterioren Bereich vom Boden gehoben. Der angehobene Kopf entspricht dem höchsten Punkt des Körpers.



Abbildung 3-43: Abdrücken vom Untergrund, *Odobenus*, A) von lateral (DH) und B) von cranio-lateral (OV).

- alternierendes Anheben der Vorderextremitäten (Abbildung 3-44): Eine Vorderextremität bleibt in Stützfunktion. Der Kopf wird zur ipsilateralen Seite verlagert, die kontralaterale Vorderextremität nach lateral durch Abduktion bis zum Maximum gehoben. Nach Absetzen der kontralateralen Vorderextremität und Gewichtsverlagerung durch Neigung des Kopfes zur kontralateralen Seite hebt die ipsilateralen Vorderextremität ab (4)...

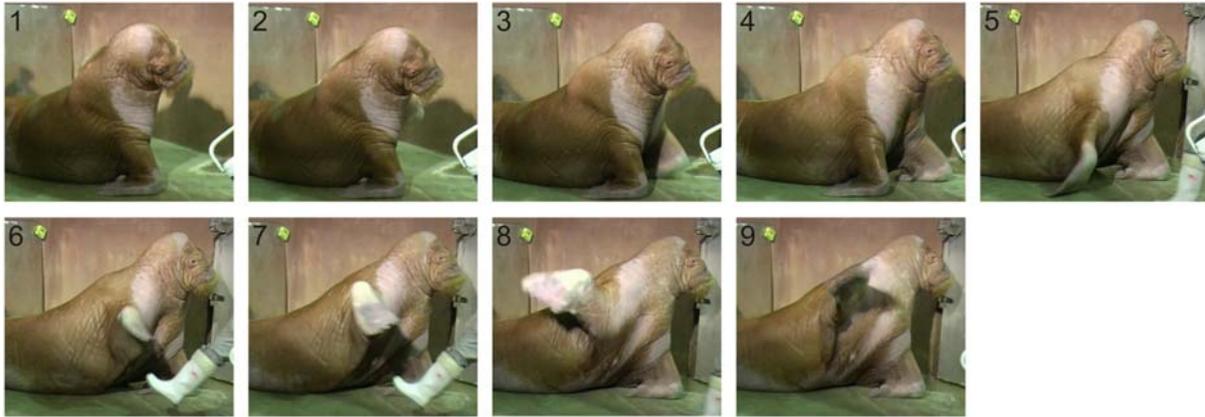


Abbildung 3-44: Alternierendes Heben der Vorderextremitäten, *Odobenus* (OV). Mit dem Abheben einer Vorderextremität durch maximale Adduktion wird der Kopf zur kontralateralen Seite verlagert (1, 8).

Phocinae

- Abdrücken des Körpers mit den Vorderextremitäten vom Boden (Abbildung 3-45): Die Plantarflächen der *Digitus manus* befinden sich in Bodenkontakt und sind nach cranial ausgerichtet. Die *Articulationes metacarpophalangeales* sind dorsal flexiert, die *Articulatio humeroradialis* weitestgehend gestreckt. Der Rumpf wird über die gesamte Körperlänge in leichter Dorsalflexion gehalten, die Hinterextremität ist vom Untergrund abgehoben.



Abbildung 3-45: Abdrücken vom Untergrund durch Streckung der Vorderextremitäten (*Phoca*, ZHR).

- Greifen mit der Vorderextremität (hier: Gitter; Abbildung 3-46): Gegriffen wird durch Volarflexion der *Digitus manus*.



Abbildung 3-46: Gitter greifen mit der Vorderextremität durch Flexionen der Digiti (*Phoca*, ZHR).

g) KOMFORTVERHALTEN

Komfortverhalten konnte nur bei den Otariidae beobachtet werden. Damit lässt sich jedoch nicht ausschließen, dass Komfortverhalten auch bei den anderen Gruppen vorkommt. Komfortverhalten betrifft überwiegend die Fellpflege. Insbesondere die Otariidae der Gattung *Arctocephalus* haben eine dichte Unterwolle, die gegebenenfalls erhöhter Fellpflege bedarf.

Knabbern/ Fellpflege mit dem Maul an ...

- caudaler Dorsalregion (Abbildung 3-47 A, B): Der Rumpf ist ventrolateral flexiert, die Schnauze berührt die Dorsalseite des Beckenbereichs.
- Hinterextremität: Der Rumpf ist in Ventrolateralflexion mit Schnauze in Kontakt zur Hinterextremität. Der anteriore Rumpfbereich wird dabei durch Stützfunktion der Vorderextremität vom Untergrund abgehoben, der posteriorer Bereich liegt auf seiner Lateralseite dem Boden auf (vgl. Sitzen). Die bodennahe Hinterextremität drückt den Beckenbereich leicht vom Boden weg.
- Rücken (Abbildung 3-47 C, D): Der Bauch liegt am Boden, die Vorderextremitäten haben Stützfunktion. Hals und anteriorer Rumpfbereich werden laterodorsal flexiert und das Becken mit dem Fuß vom Untergrund abgedrückt

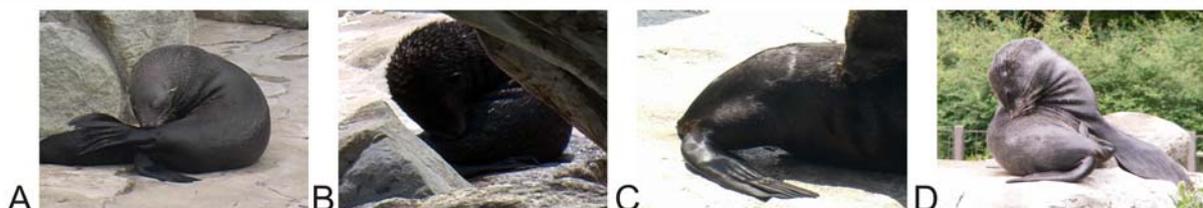


Abbildung 3-47: Knabbern an unterschiedlichen Körperbereichen, *Arctocephalus*. A,B) am caudalen Rumpfende (ZF), C) an der lateralen Bauchseite (ZAMB), Detail und D) laterodorsal (ZHR).

Scheuern auf dem Boden

- Scheuern der Ventralseite (Abbildung 3-48): Das Tier befindet sich in Bauchlage, Brust und Hals haben ebenfalls Kontakt zum Untergrund (hier: Liegen auf Fels). Durch laterale Flexionen und Rotationen der Cervikalwirbelsäule wird der Hals auf dem Untergrund gerieben. Durch laterale Flexionen weiterer Wirbelsäulenabschnitte ist das Scheuern auf den gesamten Rumpf ausweitbar.



Abbildung 3-48: Scheuern in Bauchlage (*Arctocephalus*, ZHR) durch laterale Halsflexionen von rechts (1) nach links (2).

- Rückenscheuern: Das Tier liegt auf dem Rücken. Ähnlich wie beim Scheuern der Ventralseite wird hier die Rückenseite durch laterale Rumpfflexionen auf dem Untergrund gerieben. Die Vorderextremitäten sind lateral am Rumpf angelegt (Abbildung 3-49) oder nach ventral gestreckt.



Abbildung 3-49: Scheuern in Rückenlage (*Arctocephalus*, ZAMB) durch laterale Rumpfbewegungen von links (1) nach rechts (3) und zurück (6).

Reiben

- Reiben mit dem Kopf an der Beckenregion (Abbildung 3-50 A): Der Beckenbereich ist lateral abgelegt, die Vorderextremitäten sind lateral des Rumpfes in Stützfunktion, die

Cervikalwirbelsäule ist stark lateral flexiert. Die Schnauze gelangt in Kontakt zum lateralen Beckenbereich und reibt das Fell durch unterschiedliche Bewegungen des Kopfes, gegebenenfalls auch mit den Zähnen.

- Reiben mit den Vorderextremitäten (Abbildung 3-50 B): Das Tier liegt auf dem Rücken, die Cervikalwirbelsäule ist ventral flexiert. Die Vorderextremitäten sind nach cranial gerichtet in Kontakt mit der Schnauze. Reiben des Kopfes erfolgt durch Nickbewegungen. Der Lendenbereich ist leicht ventral flexiert, die Pedes abgehoben und nach laterocranial gerichtet.



Abbildung 3-50: Reiben mit dem Kopf (A) und den Vorderextremitäten (B), *Arctocephalus* (ZHR).

Kratzen mit der Hinterextremität...

- im Sitzen (Abbildung 3-51): Je nach zu kratzendem Körperbereich befindet sich der Rumpf in unterschiedlich starker Dorsolateralflexion, gegebenenfalls finden Rotationen und Flexionen der Cervikalwirbelsäule statt. Die Beckenregion ist lateral abgelegt, der ipsilaterale Fuß mit der Plantarfläche in Bodenkontakt, der kontralaterale Fuß abgehoben. Die Vorderextremitäten haben Stützfunktion. Durch wiederholte Dorsoventralflexionen des Fußes mit abgewinkelten knorpeligen Verlängerungen werden mit den Fußnägeln Kratzbewegungen erzeugt.



Abbildung 3-51: Kratzen mit der Hinterextremität (*Arctocephalus*) an Kopfseite (A, ZF), Hinterkopf (B, ZF), Nacken (C, ZHR), Rücken (D, ZHR), Bauchseite (E- F, ZAMB) und Kehle (G-H, ZAMB).

- in Bauchlage (Abbildung 3-52): Kopf und Hals sind auf den Boden abgesenkt, die Vorderextremitäten lateral des Körpers am Boden abgelegt. Die Hinterextremitäten sind nach cranial ausgerichtet. Abheben einer Hinterextremität und Dorsoventralflexionen im Fußgelenk bewirken Kratzbewegungen mit den Fußnägeln.



Abbildung 3-52: Kratzen mit der Hinterextremität in Bauchlage (*Arctocephalus*, ZHR) durch Dorsoventralflexionen der nach cranial gerichteten Hinterflosse.

h) SOZIALVERHALTEN

Auch in dieser Kategorie wurden Beobachtungen nur bei den Otariidae gemacht.

- Drohen (Abbildung 3-53): Tier steht im Vierfüßerstand, den Kopf in Richtung eines Artgenossen gestreckt und das Maul weit geöffnet.



Abbildung 3-53: Drohen, *Arctocephalus*, (ZF) (Tiere im Hintergrund). Der Kopf ist in Richtung des anderen Tieres gestreckt, das Maul weit geöffnet.

- Schieben/ Kräftemessen (Abbildung 3-54): Beide Tiere liegen auf dem Bauch mit Vorderextremitätenstütze. Mit Hals, Brust und Schultern wird der Partner gedrückt, dabei vorwärts- respektive rückwärtsgegangen. Teilweise wird der Druckaufbau durch Lumbalstreckung erhöht. Die Hinterextremitäten dienen als Ankerpunkt.

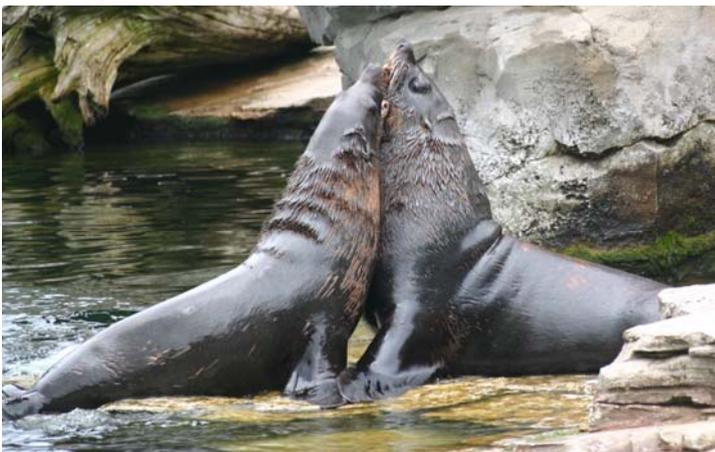


Abbildung 3-54: Kräftemessen bei *Arctocephalus* (ZF). Mit Kontakt von ventralem Hals und anteriorem Brustbereich versuchen die Tiere sich gegenseitig wegzuschieben.

- Spiel: Der Spielpartner wird zur Spielaufforderung mit dem Maul angestoßen. Gelegentlich folgen auf eine Drohgeste Verfolgungsspiele. Spiel wurde insbesondere bei Jungtieren (DH) beobachtet.
- Mutter-Kind-Interaktion: nebeneinander Ruhen (Abbildung 3-55 C), Nasenkontakt (Abbildung 3-55 A, B), Säugen (Abbildung 3-55 D). Beim Säugen stützt das Muttertier mit den Vorderextremitäten die Brust vom Boden weg (Sitzen), der Lendenbereich wird lateral abgelegt und ventral flexiert, der dem Boden abgewandte Fuß angehoben. Das Jungtier steht im Vierfüßerstand, Hals und Kopf sind gesenkt und das Maul ist an der Zitze.

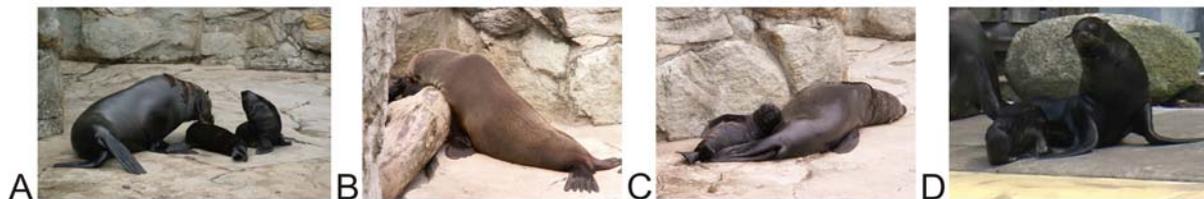


Abbildung 3-55: Mutter-Kind-Interaktionen, *Arctocephalus*, A),B) Nasenkontakt von Muttertier zum Jungtier (ZF), C) nebeneinander Ruhen (ZF) D) Säugen (ZHR)

i) OHNE KATEGORIE

Otariidae

- „Ducken“ (Abbildung 3-56): Körper, Hals und Kopf liegen dem Untergrund auf, die Vorderextremitäten sind nach lateral gestreckt, im Schulterbereich entsteht ein Buckel.



Abbildung 3-56: „Ducken“, *Arctocephalus* (ZHR). Die Schulterblätter entsprechen dem höchsten Punkt.

- Balancieren eines Gegenstandes auf der Nase (Abbildung 3-57): Der Gegenstand (hier: Ball) wird durch ausgleichende Bewegungen von Kopf und Hals auf der Nasenspitze balanciert, teilweise ist dabei auch Gehen möglich.



Abbildung 3-57: Balancieren eines Balles auf der Schnauzenspitze, *Zalophus* DH

- „Winken“(Abbildung 3-58): Das Tier befindet sich in einer Dreibeinstütze, eine Vorderextremität wird nach lateral gehalten. Abduktions- und Adduktionsbewegungen der Vorderextremität, welche mit Rotationen gekoppelt sind, lassen das Tier winken.

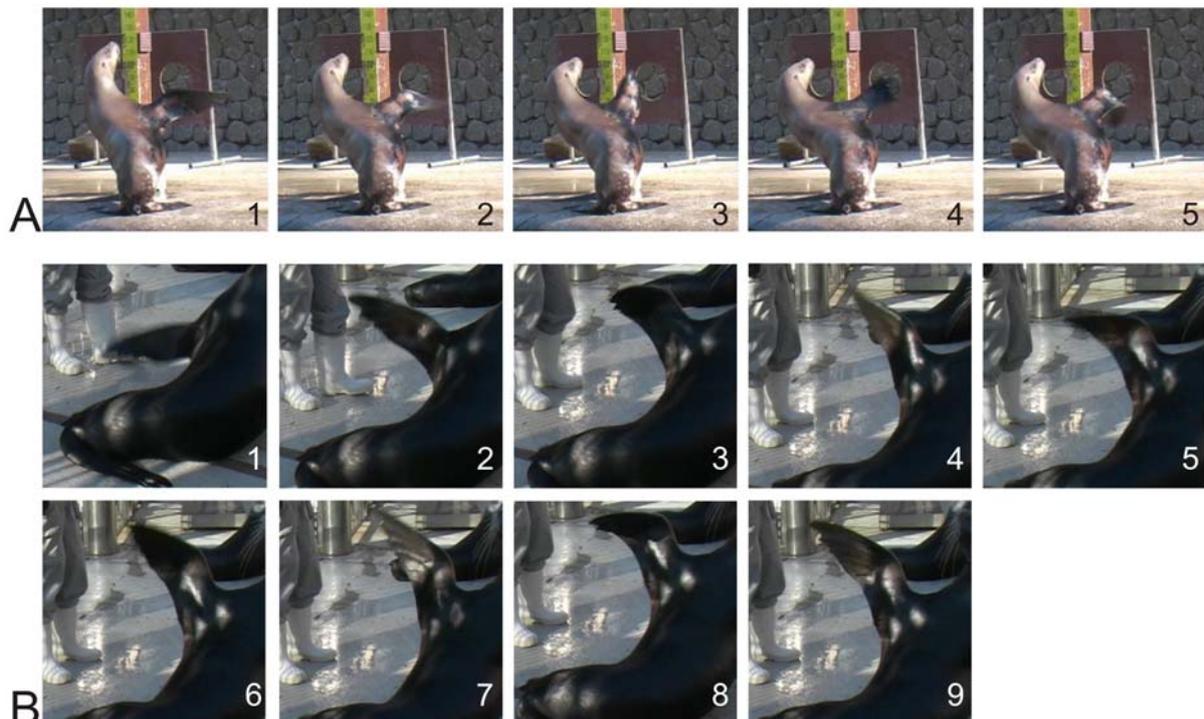


Abbildung 3-58: „Winken“, A) rechte Flosse bei *Eumetopias* (DH), B) linke Flosse bei *Otaria* (OV)

- Laterales Schwingen der Lumbalregion (Abbildung 3-59): Der ventrale Lendenbereich und die Hinterextremitäten liegen in Verlängerung zum Körper auf dem Untergrund.

Der anteriore Rumpf wird durch starke Extension der Vorderextremitäten vom Untergrund abgedrückt. Alternierende, laterale Flexionen des Thoracolumbalbereichs schwingen das caudale Körperende zu den Seiten.

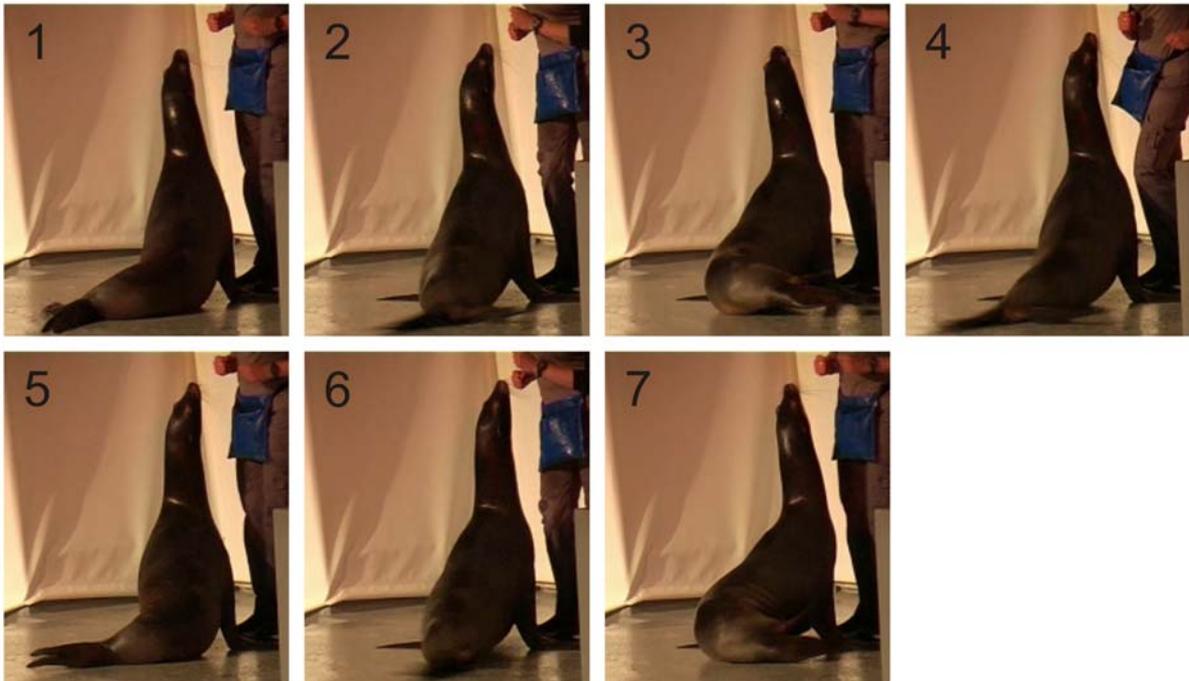


Abbildung 3-59: Laterales Schwingen der Lumbalregion bei *Zalophus* (ZA) von links (1, 5) nach rechts (3, 7) durch laterale Flexionen des Thoracolumbalbereichs. Streckung der Vorderextremitäten hebt den anterioren Rumpf weit vom Boden ab.

Odobenus

- Liegestütz (Abbildung 3-60): Das Tier liegt auf Brust und Bauch, die Vorderextremitäten haben Stützfunktion. Wiederholtes An- und Entspannen der Brust- und Schultermuskeln zieht die Brust vom Boden weg und legt sie anschließend wieder ab.



Abbildung 3-60: Liegestütz, *Odobenus* (DH). Aufliegen der Brust bei entspannten Brust- und Schultermuskeln (1, 3), abgehobene Brust durch Spannung der entsprechenden Muskulatur (2).

- Liegestütz Variante (Abbildung 3-61): Bei der Ausgangsposition sind die Vorderextremitäten in Stützfunktion, das Tier liegt auf dem Bauch (1). Der Kopf wird

gesenkt, die Vorderextremitäten abduziert und die Palmarflächen gleiten über den Boden nach lateral (2-4). Schließlich liegt das Tier flach auf Brust und Bauch, auch der Kopf liegt am Boden. Durch Heben des Kopfes, Dorsalflexion des anterioren Rumpfbereichs und Adduktion der Vorderextremitäten gelangt das Tier wieder in den Vorderextremitätenstütz (5-7)...



Abbildung 3-61: Liegestütz Variante, *Odobenus* (OV). Mit Absenken des Kopfes (2-4) gleiten auch die Vorderextremitäten auf dem nassen Untergrund nach lateral und werden beim Heben des Kopfes wieder bis in Stützposition adduziert (5-7).

- „Sit-ups“ (Abbildung 3-62): Das Tier befindet sich in Rückenlage, die Vorderextremitäten sind leicht abduziert (1). Durch Ventralflexion der Hals- und Brustwirbelsäule wird der craniale Körperbereich ruckartig abgehoben (2-3). Nach Erreichen des höchsten Punktes erfolgt Abliegen durch Rumpfstreckung (4-5). Bei subadulten Tiere ist Bewegung weniger ruckartig als bei adulten.

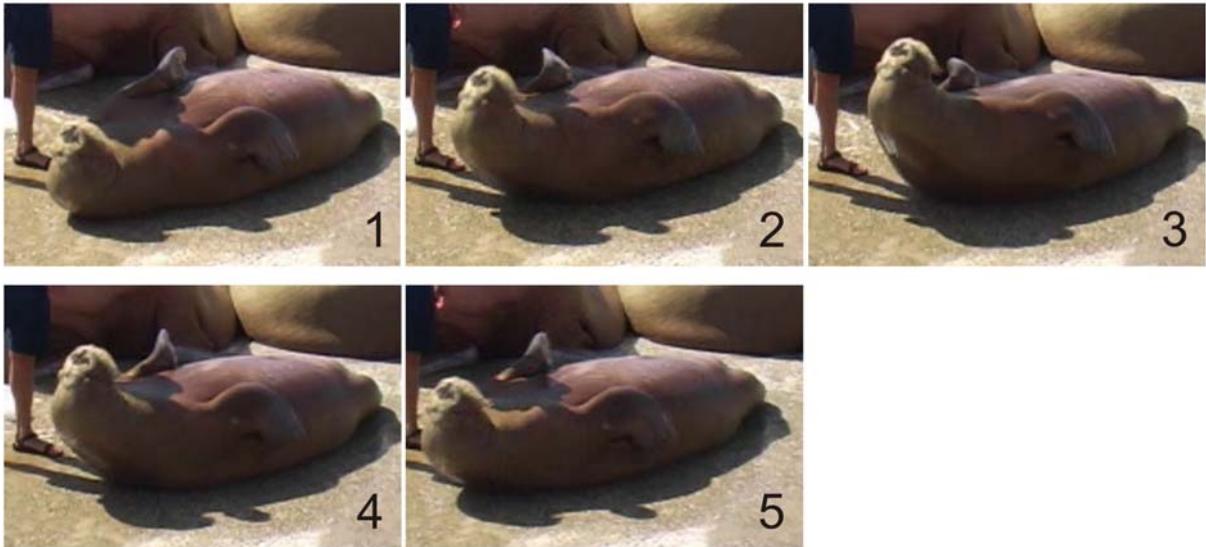


Abbildung 3-62: „Sit-ups“, *Odobenus* (DH). Rückenlage (1), Ventralflexion (2-3), Rumpfstreckung (4-5)

- Dorsalflexion (Abbildung 3-63): Ausgangsposition ist die Bauchlage. Dorsalflexion der Wirbelsäule nähert Kopf und Hinterextremitäten an.



Abbildung 3-63: Dorsalflexion der gesamten Wirbelsäule, *Odobenus* DH

- „Sitzen“ (Abbildung 3-64): Der Rumpf ist dorsal flexiert, der dorsale Beckenbereich hat Bodenkontakt. Die Hinterextremitäten sind nach ventral ausgerichtet, die Vorderextremitäten zur Gleichgewichtserhaltung nach caudoventral gestreckt.

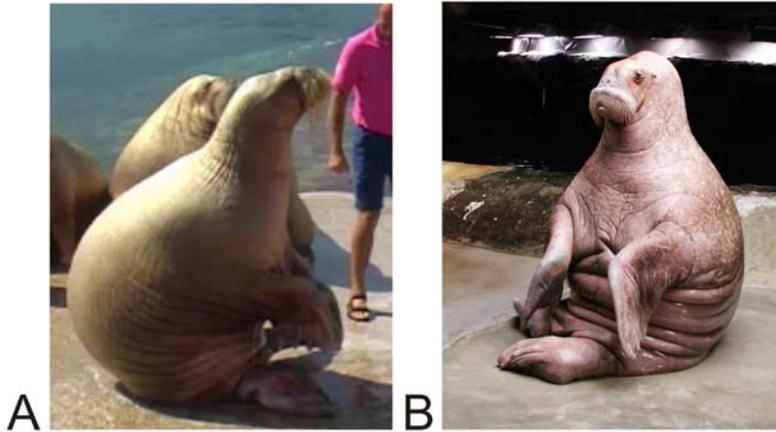


Abbildung 3-64: „Sitzen“, *Odobenus*, A) von lateral (DH), B) von ventral (OV). Die nach caudoventral ausgerichteten Vorderextremitäten helfen, das Gleichgewicht zu halten.

- Trainer mit Kopf heben (Abbildung 3-65): Das Tier ist in Bauchlage, die Vorderextremitäten haben Stützfunktion. Der Trainer stellt sich über den Kopf des Tieres. Dieses streckt Kopf und Hals nach oben und der Trainer sitzt auf der Schnauze.



Abbildung 3-65: Heben des Trainers mit dem Kopf, *Odobenus* (DH)

- „Winken“ (Abbildung 3-66): Das Tier sitzt, eine Vorderextremität hat Stützfunktion, das Gewicht wird zur ipsilateralen Seite verlagert. Die kontralaterale Vorderextremität wird nach lateral gestreckt. Ab- und Adduktionen der Vorderextremität führen zum Winken. Im Unterschied zur Extremitätenbewegung beim alternierenden Abheben der Extremitäten (Abbildung 3-44) wird hier das Handgelenk locker gelassen.

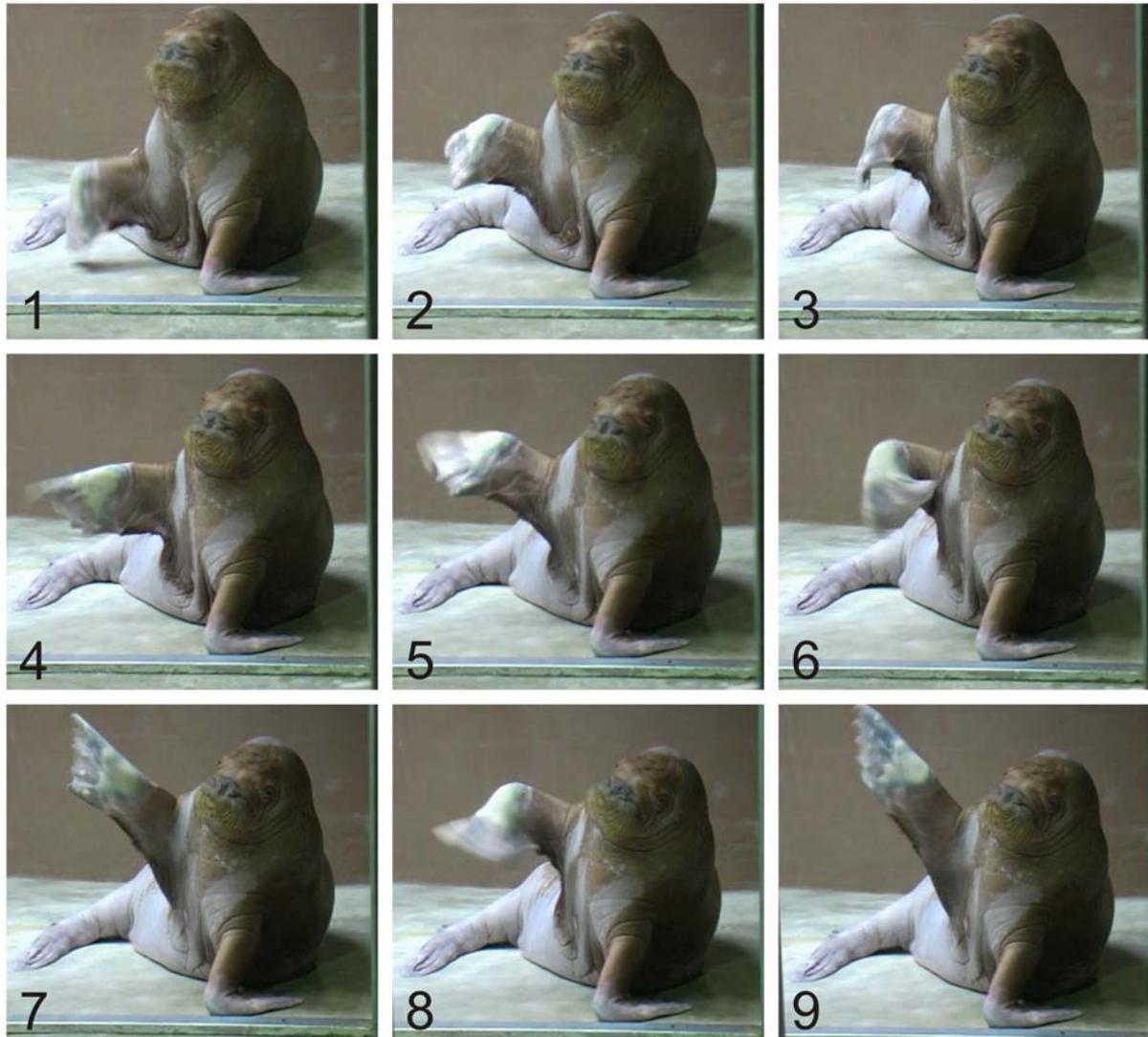


Abbildung 3-66: „Winken“, *Odobenus* (OV). Ab- und Adduktionen im Schultergelenk schleudern das locker gehaltene Handgelenk von caudal (3) nach cranial (6) und zurück.

- Pfeifen: Das Tier sitzt mit gehobenem Kopf, die Lippen zu einem O geformt, Durch Luftausstrom entsteht ein tiefer Pfeifton.
- „Verneigen“ (Abbildung 3-67): Das Tier liegt auf dem Bauch, der anteriore Brustbereich wird durch Stützfunktion der Vorderextremitäten abgehoben, der Kopf entspricht dem höchsten Punkt (1). Ventralflexion der Halswirbelsäule senkt den Kopf Richtung Boden (2), bis die Schnauze durch Streckung der Halswirbelsäule den Boden berührt. Jetzt entsprechen die Schultern dem höchsten Punkt des Körpers, welche als deutlicher Buckel hervortreten (3).



Abbildung 3-67: „Verneigen“, *Odobenus* (OV). Durch Absenken des Kopfes bei gestreckten Vorderextremitäten (2) bilden die Schulterblätter den höchsten Punkt des Körpers (3).

- „Nicken“ (Abbildung 3-68): Das Tier liegt auf dem Bauch, der anteriore Brustbereich ist durch Stützfunktion der Vorderextremität abgehoben. Die Vorderextremitäten bleiben gestreckt und der Kopf wird gesenkt. Dorsoventralflexionen in den Kopfgelenken bewirken ein Nicken. Aufgrund des entspannten Mauls wirkt die Bewegung sehr schnell.



Abbildung 3-68: „Nicken“, *Odobenus* (OV). Das entspannte Maul wird beim Nicken mitbewegt.

- Kopf schütteln (Abbildung 3-69): Durch Rotationen und Lateralflexionen der Halswirbelsäule wird der Kopf von links nach rechts und zurück verlagert.

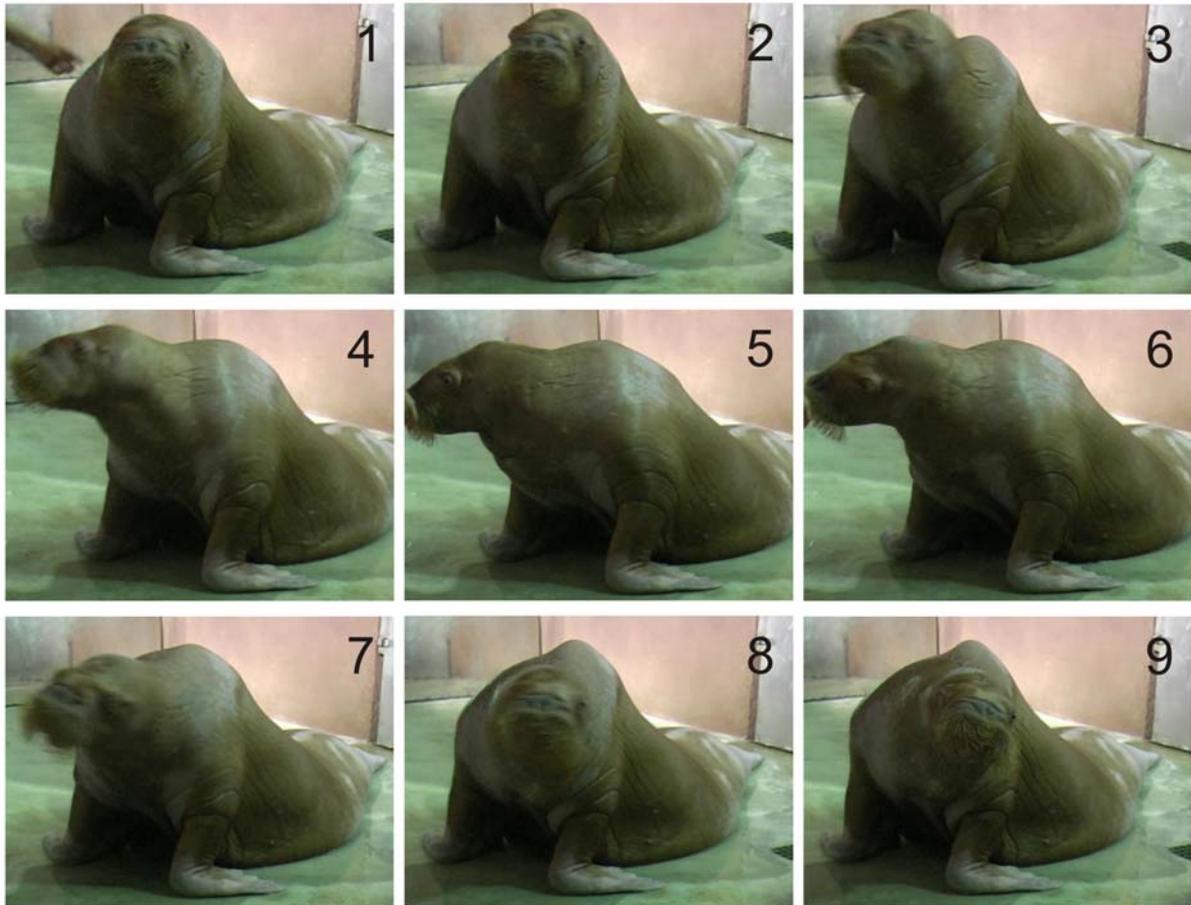


Abbildung 3-69: Kopf schütteln, *Odobenus* (OV). Bewegung von links nach rechts (1-6) und zurück (7-9).

Phocinae

- „Sit-ups“ (Abbildung 3-70): Das Tier liegt auf dem Rücken, die Vorderextremitäten sind schwach abduziert (1-2). Durch Ventralflexion des Rumpfes werden nacheinander Kopf, Hals und der anteriore Rumpf vom Boden abgehoben (3-5). Der Kopf führt die Bewegung an. Nach Erreichen des höchsten Punktes wird die Halswirbelsäule dorsal flexiert (6-7) und das Tier legt sich mit einer Rumpfstreckung ab (8).



Abbildung 3-70: „Sit-ups“, *Phoca* (DH). Ventralflexion hebt Kopf (2), Hals (3) und anterioren Rumpf (4-5) vom Boden ab. Dorsalflexion der Halswirbelsäule (6-7) verlagert das Gewicht und das Tier legt sich mit Rumpfstreckung ab (8).

- „Sitzen“ (Abbildung 3-71): Der Lumbalbereich ist stark ventral flexiert, dass die Ventralseite einen Knick zeigt. Die Vorderextremitäten adduziert und der dorsale Pelvisbereich hat Bodenkontakt.



Abbildung 3-71: Sitzen, *Halichoerus* (DH). Durch die starke Ventralflexion der Lumbalwirbelsäule entsteht auf der Ventralseite des Körpers ein Knick.

- „Winken“ (Abbildung 3-72): Das Tier liegt auf der ventralen Körperseite, eine Vorderextremität ist in Anteversion und erzeugt durch wiederholte Ab- und Adduktionen eine Winkbewegung.



Abbildung 3-72: Winken, *Phoca* (ZF). Abduktion hebt die Flosse vom Boden ab (2), Adduktion nähert sie dem Boden wieder (3).

- Dorsalflexion des Halses (Abbildung 3-73): Maximale Dorsalflexion der Cervikalwirbelsäule bringt den Hinterkopf in Kontakt zum Schulterbereich.



Abbildung 3-73: Dorsalflexion des Halses bei *Phoca* (ZF)

- Vibrieren mit dem Körper: Das Tier liegt an Land, der Kopf ist angehoben. Schnelle alternierende Kontraktionen und Relaxationen der Epaxial- und ventralen Muskulatur lassen den Körper vibrieren. Dabei findet kein Ortswechsel statt.

B. WASSER

a) RUHEPOSITIONEN

Otariidae

- „Liegen“ im Wasser (Abbildung 3-74): Der Rumpf ist überwiegend gestreckt mit vereinzelt Rumpfflexionen, um ein Absinken zu verhindern. Die Vorderextremitäten sind nach caudoventral gerichtet. Die Nase wird gelegentlich zum Atmen über die Wasserlinie gehoben.



Abbildung 3-74: „Liegen“ im Wasser, *Arctocephalus* (ZF)

- Kopfüber „Hängen“ im Wasser (Abbildung 3-75): Das Tier treibt im Wasser, der Kopf entspricht dem tiefsten Punkt. Der Lumbalbereich ist häufig lateral flexiert. Gelegentlich werden ausgleichende Steuerbewegungen mit Vorder- und Hinterextremitäten durchgeführt.

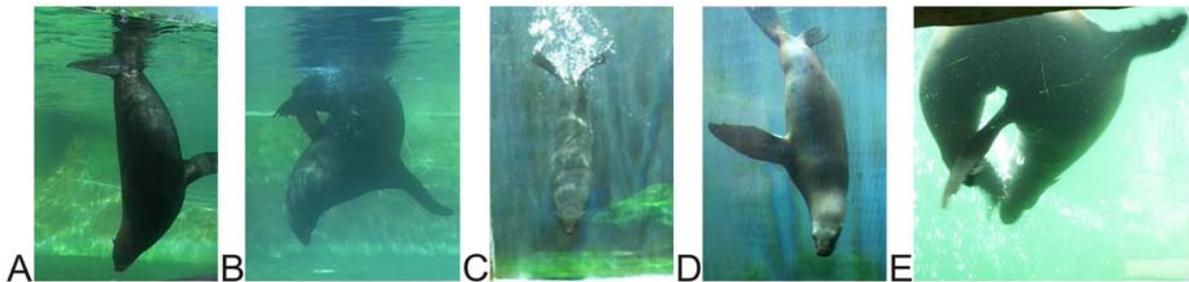


Abbildung 3-75: Kopfüber „Hängen“ im Wasser, A+B) *Arctocephalus* (ZL), C) *Arctocephalus* (ZAMB), D) *Otaria* (ZAMB), E) *Arctocephalus* (ZF)

- Schlafen (Abbildung 3-76): Der Rumpf ist anterior dorsal flexiert, die Lumbalregion ventral flexiert. Die Vorderextremitäten sind nach ventral gestreckt. Der Kopf befindetet

sich unter der Wasserlinie, die Augen sind geschlossen. Zum Atmen wird instinktiv aufgetaucht.



Abbildung 3-76: Schlafen, *Otaria* ZHD

- Treibenlassen an der Wasseroberfläche (Abbildung 3-77): Der Rumpf ist gestreckt, Vorder- und Hinterextremitäten nach ventrolateral abduziert. Das Tier befindet sich in Bauchlage.



Abbildung 3-77: Treibenlassen an der Wasseroberfläche, *Otaria* ZAMB

- Treibenlassen im Kreis (Abbildung 3-78): Das Tier treibt an der Wasseroberfläche in Ventrolateralflexion, eine Vorderextremität steht in Kontakt mit den Hinterextremitäten, die andere Vorderextremität ist Richtung Grund gestreckt. Die Nase ragt aus dem Wasser.



Abbildung 3-78: Treibenlassen im Kreis, *Arctocephalus* (Zoo Landau: A+B mit Blick auf die Wasseroberfläche; ZF: C mit Blick von der Seite)

Odobenus

- Treibenlassen an der Wasseroberfläche (Abbildung 3-79): Der Hals ist schwach dorsal flexiert, so dass die Nase über Wasser ist. Der Lumbalregion wird leicht ventral flexiert, die Hinterextremitäten sind nach caudoventral gestreckt, die Pedes horizontal ausgerichtet. Die Vorderextremitäten sind nach ventral gestreckt, die Manus dabei vertikal ausgerichtet.



Abbildung 3-79: Treibenlassen an der Wasseroberfläche, *Odobenus* DH

- „Stehen“ im Wasser (Abbildung 3-80): Der Rumpf ist gestreckt oder schwach ventral flexiert und senkrecht im Wasser ausgerichtet. Der Kopf ragt aus dem Wasser. Die Pedes entsprechen dem tiefsten Punkt. Leichte Ab- und Adduktions- sowie Rotationsbewegung der Pedes (langsames Wassertreten) verhindern ein Absinken.



Abbildung 3-80: „Stehen“ im Wasser bei *Odobenus* (DH) aus der Unterwasseransicht. Der Kopf befindet sich außerhalb der Aufnahme über Wasser.

Phocinae

- „Stehen“ im Wasser („Boje“, Abbildung 3-81): Der Rumpf ist senkrecht im Wasser ausgerichtet und schwach ventral flexiert. Der Kopf befindet sich oberhalb der Wasserlinie, die Hinterextremitäten entsprechen dem tiefsten Punkt. Durch ausgleichende, langsame Ruderbewegungen der Vorder- und Hinterextremitäten („Wassertreten“) wird Absinken verhindert. Teilweise sind sie Augen geschlossen, daher entspricht dies auch einer Schlafposition.

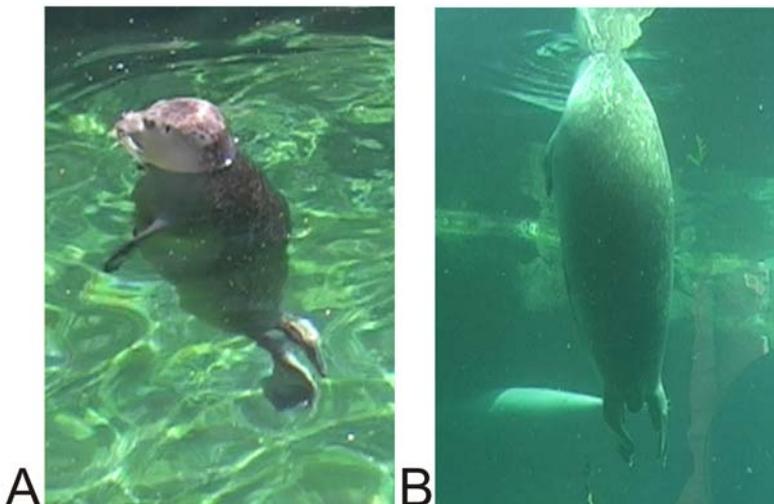


Abbildung 3-81: „Stehen“ im Wasser bei *Phoca* (ZF). A) Aufsicht auf das Wasser, B) Unterwasseransicht.

- Treiben an der Wasseroberfläche („Schweben“): Der Rumpf ist im Wasser schräg bis horizontal ausgerichtet. Der obere Kopfbereich mit der Nase ist oberhalb der Wasserlinie. Die Vorderextremitäten sind schwach nach ventral abduziert, die Hinterextremitäten im Tarsocruralgelenk überkreuz. Gelegentlich erfolgen langsame, alternierende Ruderbewegungen mit den Vorder- und Hinterextremitäten ohne oder mit geringem Ortswechsel. Auch dies ist eine mögliche Schlafposition.
- Schlafen im Flachwasser: Liegen im Flachwasser mit schwacher Dorsalflexion des Rumpfes, der dorsale Kopfbereich mit der Nase und dem Maul befinden sich oberhalb der Wasserlinie.

b) ORTSWECHSEL, LINEARE LOKOMOTION

Otariidae

- Antriebsschlag über die Vorderextremitäten (Abbildung 3-82): Zunächst werden beide Vorderflossen synchron abduziert, nach außen rotiert und nach cranial bewegt. Anschließend erfolgt eine Adduktion mit Innenrotation und Retraktion der Vorderflossen. Der Schlagzyklus endet mit zum Bauch gerichteten Palmarflächen, dann findet erneute Abduktion statt. Durch die schnelle Abfolge mehrerer Antriebsschläge entsteht eine Art Unterwasserflug (nachfolgend als „Unterwasserflug“).

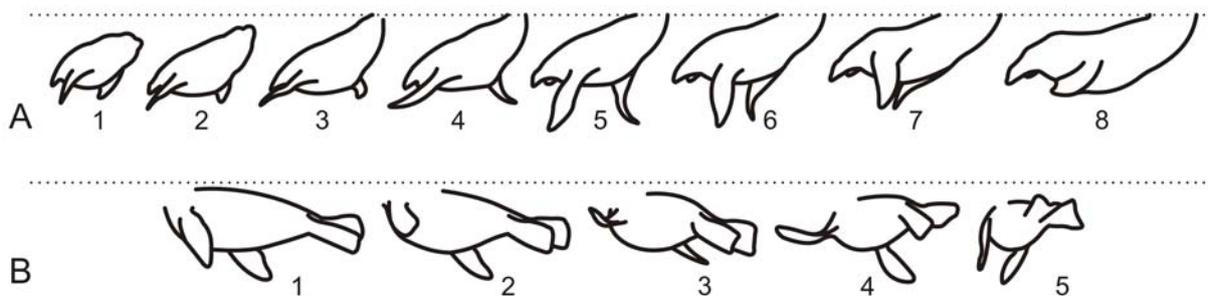


Abbildung 3-82: Vorderextremitäten-Antriebsschlag, A) *Zalophus* (DBR), Durch die Bewegung auf den Beobachter zu ist der Kopfbereich teilweise außerhalb des Bildbereichs B) *Arctocephalus* ZL, Kopfbereich außerhalb des Bildbereichs oberhalb der Wasserlinie, Halsbereich schlecht zu erkennen.

- Schnelles Schwimmen: Hier entstand keine verwertbare Aufnahme, da vermutlich aufgrund der hohen Bewegungsgeschwindigkeit der Vorderflossen ein Blasenschleier entsteht, welcher die eigentliche Bewegung zusätzlich verdeckt. FRIEDMAN & LEFTWICH (2014) beobachteten beim Beschleunigen der Tiere aus der Ruhe einen dem „Unterwasserflug“ ähnelnden Bewegungsablauf der Vorderflossen mit Überkreuzung der Flossen an der ventralen Rumpfseite.

- Schwimmen an der Wasseroberfläche (Abbildung 3-83): Eine leichte Dorsalflexion von Cervikal- und anteriorem Thorakalbereich hebt den Kopf über Wasser, der Lumbalbereich ist schwach ventral flexiert. Mit den Vorderextremitäten wird ein langsamer Antriebsschlag erzeugt.



Abbildung 3-83: Schwimmen an der Wasseroberfläche bei *Zalophus* (DBR). Der Kopf wird durch Dorsalflexion des Halses über der Wasserlinie gehalten.

- Gleiten: Der Rumpf ist entweder gestreckt oder leicht dorsal flexiert. Die Vorderextremitäten sind nach lateroventral gerichtet und erzeugen keinen Antriebsschlag.

Odobenus

- Gehen über den Basingrund unter Wasser (Abbildung 3-84): Beim Gehen am Grund erfolgt eine Abrollbewegung der Manus von Digitus V nach I gemeinsam mit einer Retroversion der Vorderextremität (1-5). Dadurch bewegt sich der Körper in die kontralaterale Richtung. Schließlich wird die Vorderextremität vom Grund abgehoben (6-7) und nach cranial geführt. Dann wird die andere Vorderextremität auf gleiche Weise bewegt.

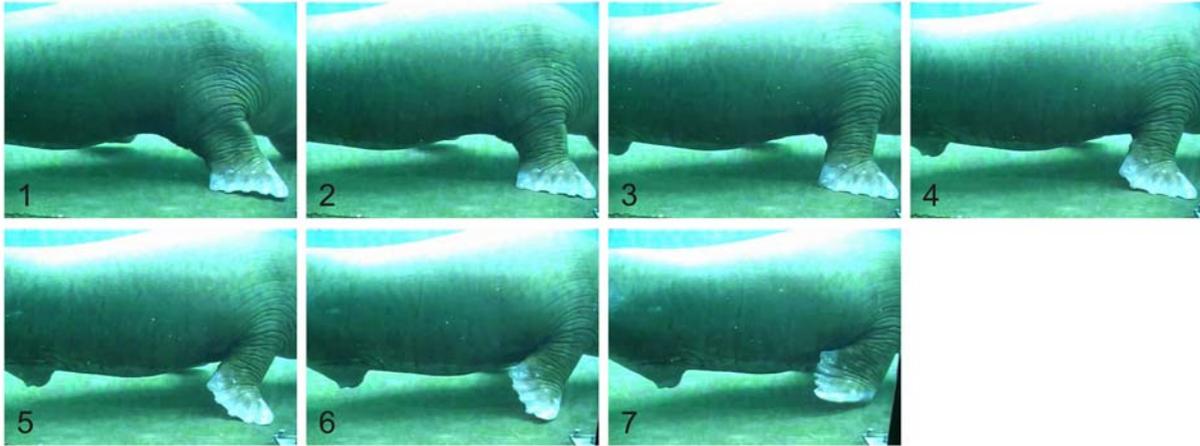


Abbildung 3-84: Gehen über den Basingrund, *Odobenus* (DH). Die Abrollbewegung der Manus erfolgt von Digitus V zu I (1-6) gemeinsam mit einer Retroversion der Extremität, die den Körper vorwärtsschiebt.

- Antriebsschlag über die Vorderextremitäten: Die Vorderextremitäten werden synchron abduziert und nach außen rotiert (Abbildung 3-85 A, 1-4). Die Bewegung der Flossen verläuft zunächst nach cranioventral, dann nach caudoventral. Schließlich erfolgt eine Adduktion mit Innenrotation an die ventrale Körperseite (Abbildung 3-85 A, 5-6) und die Bewegung beginnt von vorne...

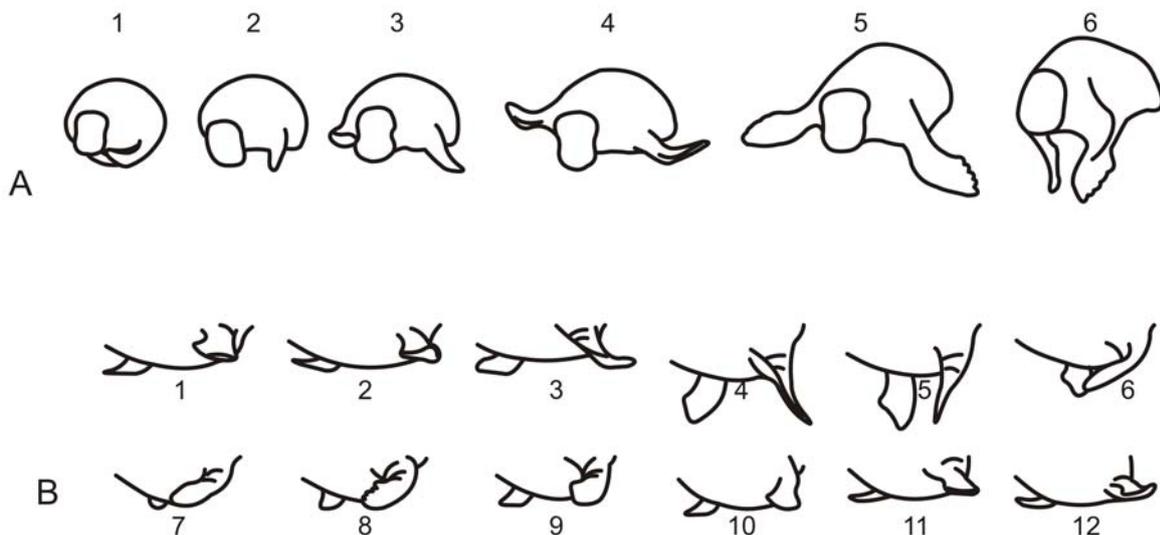


Abbildung 3-85: Vorderextremitäten-Antriebsschlag, *Odobenus* DH, A) von cranial, B) Detail von caudoventral

- Gleitphase: Während des Gleitens ist der Rumpf gestreckt, die Hinterextremitäten werden in Verlängerung zur Körperlängsachse gehalten. Die Pedes sind supiniert, die Plantarflächen nach mediodorsal gerichtet. Beide Vorderextremitäten sind lateroventral adduziert.

- Hinterextremitäten-Antrieb (Abbildung 3-86, Abbildung 3-87): Antriebsschlag erfolgt zunächst über die linke Hinterextremität mit abduzierten Digiti pedes bis zur Rumpfmittellinie (Abbildung 3-86, 1-4). Die Digiti pedes des rechten Fußes sind adduziert. Nach Überschreitung der Rumpfmittellinie beginnt die Adduktion der Digiti des linken Fußes und eine Abduktion der Digiti des rechten Fußes (Abbildung 3-86, 5-7). Beide Hinterextremitäten bewegen sich zur kontralateralen Seite. Beteiligt sind außerdem Ab- und Adduktionsbewegungen der Hinterextremitäten sowie Flexionen und Extensionen des Kniegelenks. Im Gegensatz zu den Phocinae ist der Lumbalbereich nicht an der Fortbewegung beteiligt.

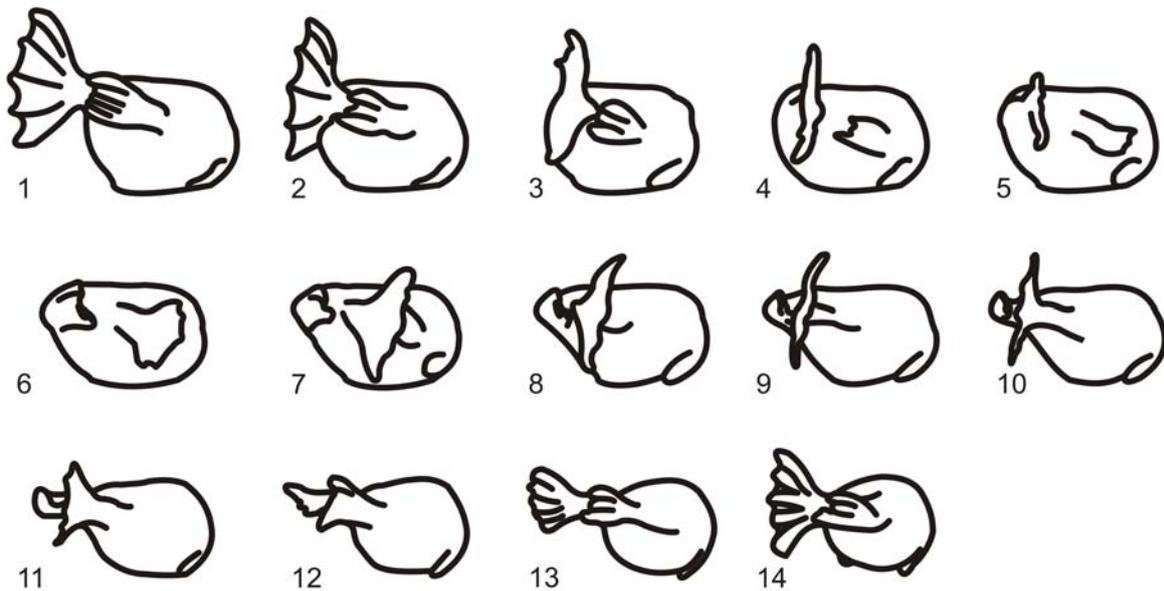


Abbildung 3-86: Hinterextremitäten-Antrieb von laterocaudal, *Odobenus* (DH)

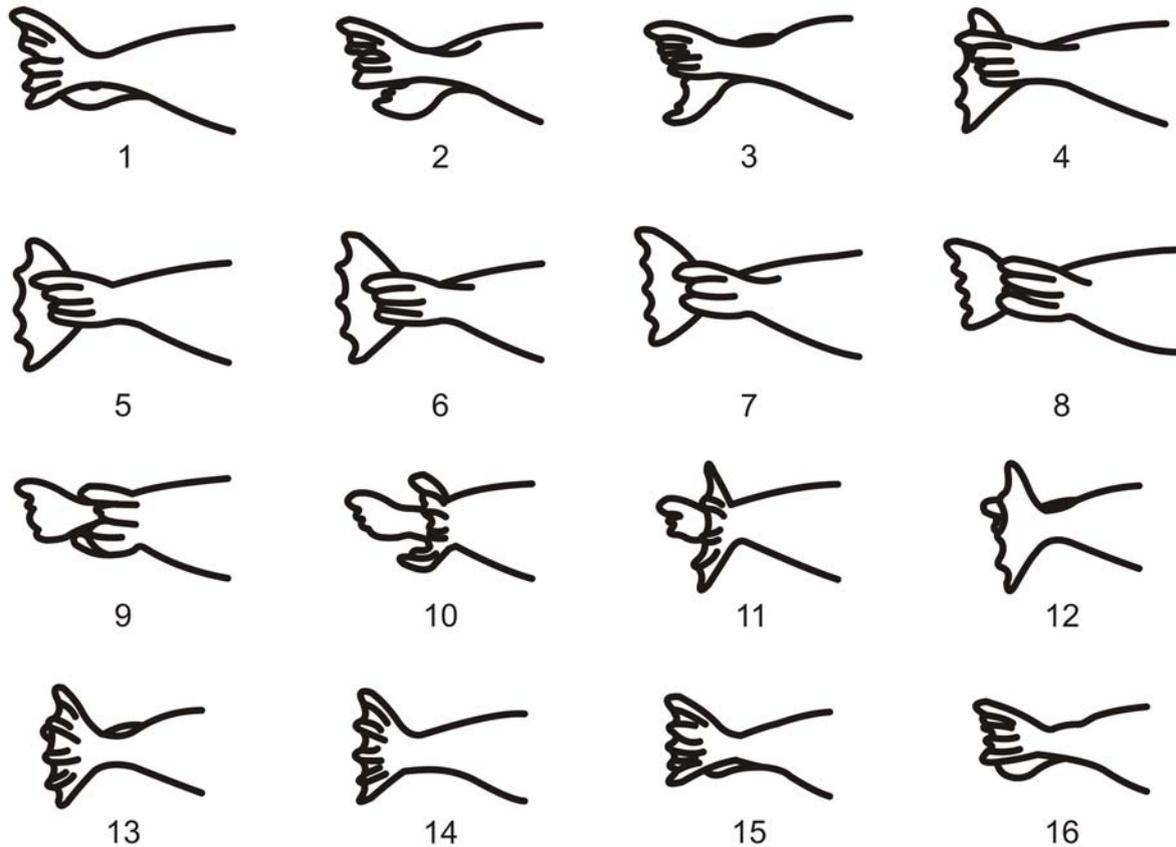


Abbildung 3-87: Hinterextremitäten-Antrieb von lateral, *Odobenus* (DH)

Sowohl während des Vorder- als auch Hinterextremitätenantriebs kann das Tier entweder mit der ventralen oder dorsalen Körperseite zum Bassinboden ausgerichtet sein.

Phocinae

- Hinterextremitätenantrieb (Abbildung 3-88): Der Hinterextremitätenantrieb erfolgt über alternierende Schläge der Hinterextremitäten zur Rumpfmittellinie mit horizontal gestellten Pedes unter Einbeziehung einer Oszillationsbewegung der Lumbalregion in unterschiedlichen Geschwindigkeiten. Der anteriore Rumpfbereich ist gestreckt. Die Pedes sind im Wechsel abduziert (Flosse führt die Bewegung an) und adduziert (Flosse folgt und bewirkt Verdrängungsschlag). Während des Hinterextremitätenantriebs ist das Tier entweder mit der Ventral- oder Dorsalseite des Rumpfes zum Bassinboden ausgerichtet.

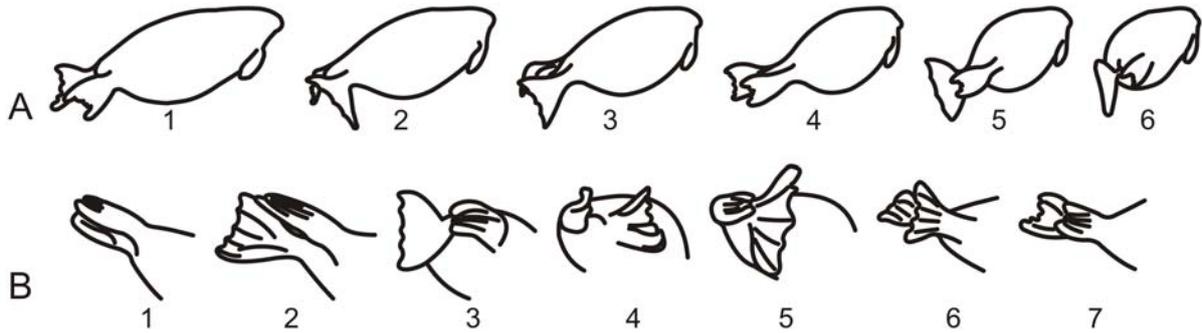


Abbildung 3-88: Hinterextremitäten-Antrieb, *Phoca*, A) von laterocaudal (ZF), Antriebsschlag der linken Flosse (1; 5-6), Antriebsschlag der rechten Flosse (2-4), B) Detail mit den Pedes von caudal (ZAMB), Antriebsschlag der linken Flosse (1-3; 7), Antriebsschlag der rechten Flosse (4-6).

- Antriebsschlag über die Vorderextremitäten (Abbildung 3-89): Die Vorderextremitäten werden bis lateral des Körpers synchron abduziert und nach außen rotiert (Abbildung 3-89 A, B, je 1-3). Dann erfolgt Adduktion plus Innenrotation der Vorderextremitäten bis zum Kontakt der Palmarflächen mit dem Brustbereich (Abbildung 3-89 A, B, je 4-5). Vorderextremitätenantrieb ist innerhalb dieser Gruppe selten und wird nur kurz eingesetzt.

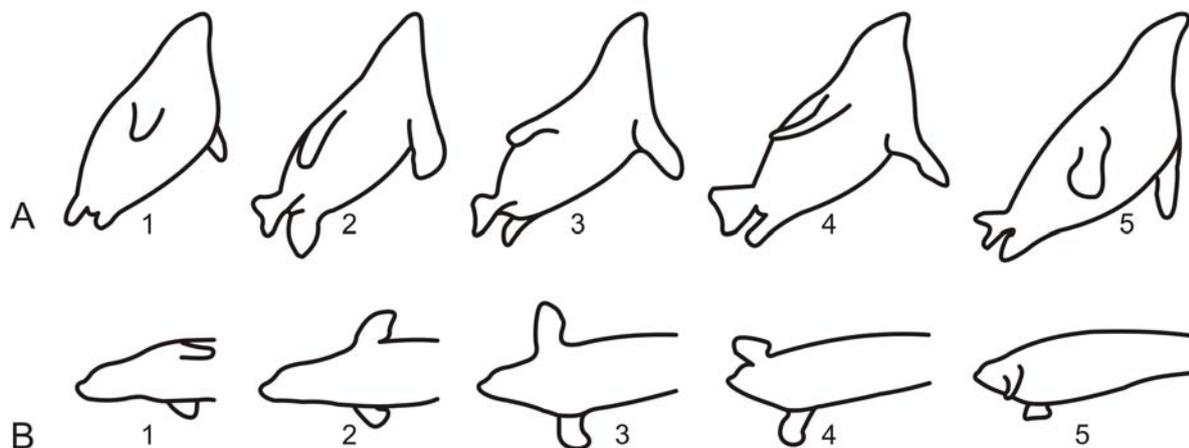


Abbildung 3-89: Vorderextremitätenantrieb (*Phoca*, ZAMB) A) von cranioventral, B) von ventral. Abduktion und Außenrotation (je 1-3) und Adduktion mit Innenrotation (je 4-5).

- Schnelles Schwimmen: Schnelle und kräftige Lumbaloszillationen plus ein synchroner Ruderschlag der Vorderflossen erhöhen die Geschwindigkeit beispielsweise zum Fischfang.

c) BESCHLEUNIGEN UND ABBREMSEN

Otariidae

- Beschleunigen erfolgt allein über den Vorderextremitätenantriebsschlag (FRIEDMAN & LEFTWICH 2014 sowie eigene Beobachtungen). Aufgrund des entstehenden Blasenschleiers konnte der genaue Ablauf nicht beobachtet werden, weicht aber wahrscheinlich nicht vom normalen Antriebsmodus durch „Unterwasserflug“ ab.
- Abbremsen: Das Tier gleitet mit nach lateral abduzierten Vorderextremitäten (Abbildung 3-90, 1). Dann erfolgt eine Dorsalflexion der Halswirbelsäule (Abbildung 3-90, 2-4). Weitere Dorsalflexion des Körpers und Spreizen der zuvor parallel liegenden Pedes (Abbildung 3-90, 5-6) sowie Ventralflexion im Lumbalbereich und eine schwache Adduktionsbewegung der Vorderextremitäten (Abbildung 3-90, 7-10) stoppen den Körper.

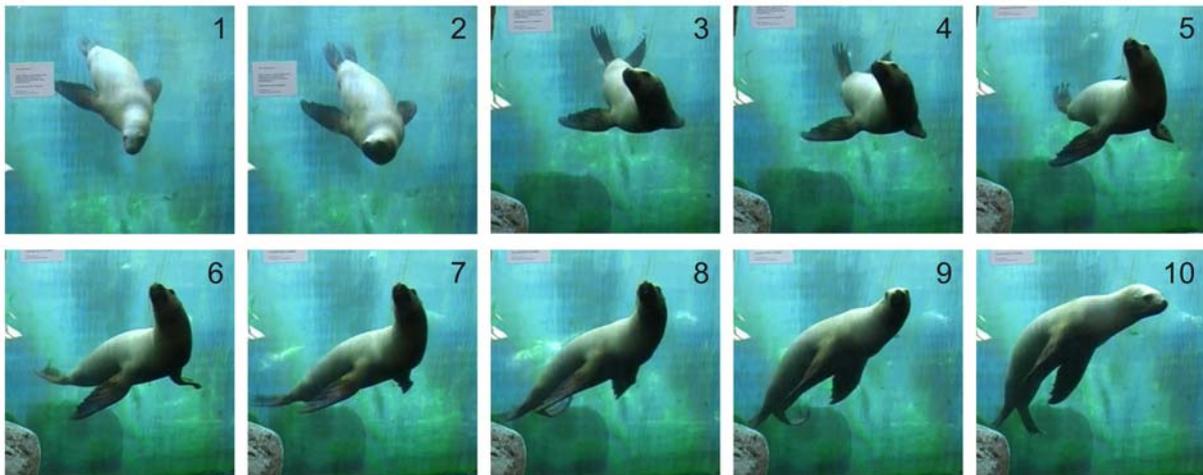


Abbildung 3-90: Abbremsen bei *Otaria* (ZAMB). Gleitbewegung (1), Dorsalflexion von Hals (2-4) und Körper, sowie Spreizen der Pedes (5-6), Ventralflexion zum Stoppen (7-10).

Odobenus

- Schneller Start: Hier wird gleichzeitig ein Vorder- und Hinterextremitätenantrieb eingesetzt.
- Abfangen mit der Vorderextremität (Abbildung 3-91): Streckung der Vorderextremität nach cranial und Berühren der Bassinwand stoppt die Gleitbewegung. Anschließend ist ein Richtungswechsel durch Abstoßen mit der Vorderextremität möglich.

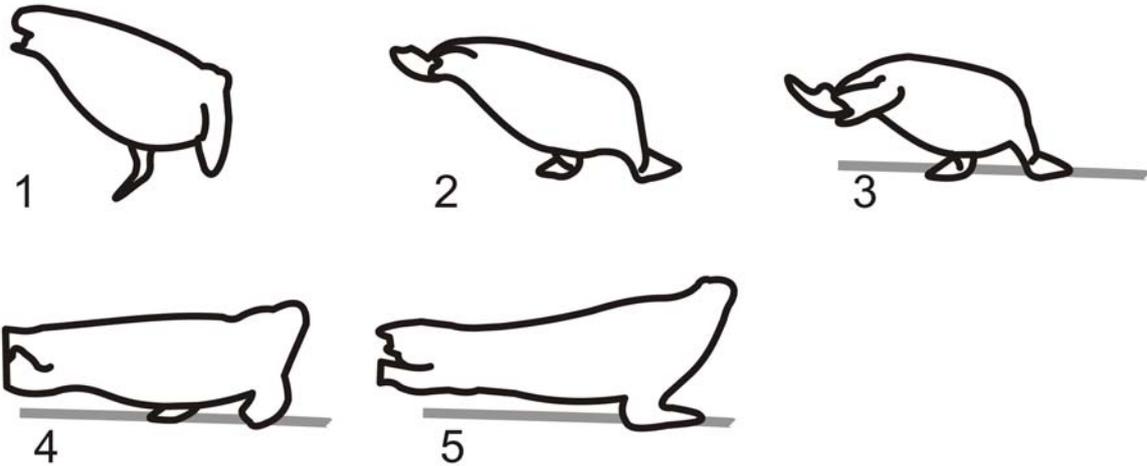


Abbildung 3-91: Abfangen mit Vorderextremität, *Odobenus* (DH). Das Tier schwimmt auf die Bassinwand zu (1), streckt beide Vorderextremitäten nach cranial (2) und fängt die Bewegung ab (3). Anschließend stößt die linke Vorderextremität den Körper nach rechts ab (4-5).

Phocinae

- Schwimmstart (Abbildung 3-92): Ein Schwimmstart erfolgt aus einer Ruhephase unter Wasser in Bauchlage mit dem Rumpf in leichter Ventralflexion, abduzierten Vorderextremitäten und gespreizten *Digitae pedes*. Der Rumpf wird gestreckt und dann schwach dorsal flexiert, die Vorderextremitäten sind adduziert. Das Tier vollzieht eine durch den Kopf eingeleitete Rotation in Rückenlage und beginnt mit dem Antriebsschlag durch die Hinterextremitäten.

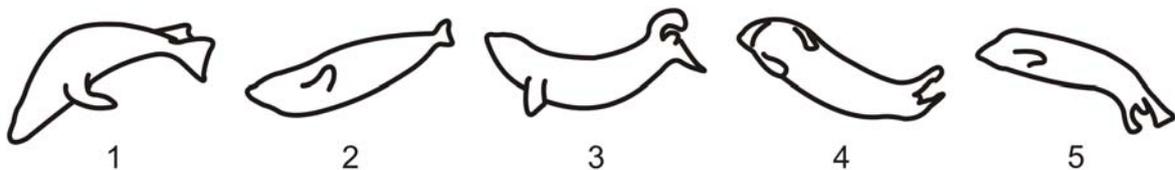


Abbildung 3-92: Schwimmstart, *Phoca* (ZAMB). Bauchlage mit Ventralflexion (1), Rotation und schwache Dorsalflexion mit adduzierten Vorderflossen (2-4) bis in Rückenlage (5).

- Beschleunigen: Schnelle Lumbaloszillation (Hinterextremitätenantrieb) wird an einen Einsatz von Ruderbewegungen der Vorderextremitäten gekoppelt.
- Abbremsen: Zuvor erfolgt schnelles Schwimmen. Eine starke Lateralflexion des Rumpfes stellt den Körper quer zur Bewegungsrichtung (Abbildung 3-93) und führt zum abrupten Stopp der Vorwärtsbewegung.

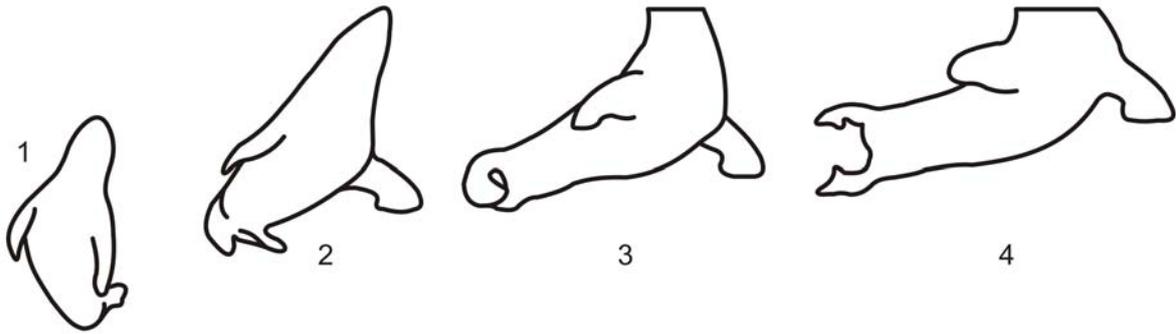


Abbildung 3-93: Abbremsen bei *Phoca* (ZAMB). Der Kopf liegt teilweise außerhalb des Aufnahmebereichs. Der Rumpf wird schnell stark nach lateral gebogen (3-4).

d) POSITIONS- UND RICHTUNGSWECHSEL

Otariidae

- Wende durch Dorsalflexion des Rumpfes in der Vertikalen oder Horizontalen (Abbildung 3-94): Die Dorsalflexion des Rumpfes wird mit dem Kopf eingeleitet. Dann erfolgt eine Drehung um die Längsachse auf die Seite. Die Vorderextremitäten sind abduziert, die Wirbelsäule gelangt in Dorsalflexion. Schließlich werden die Vorderextremitäten an die Bauchseite adduziert und der Rumpf gestreckt. Das Tier gelangt wieder in eine Gleitphase. Abhängig von der davor erfolgten Schwimgeschwindigkeit erfolgt auch die Wende in unterschiedlichen Geschwindigkeiten.

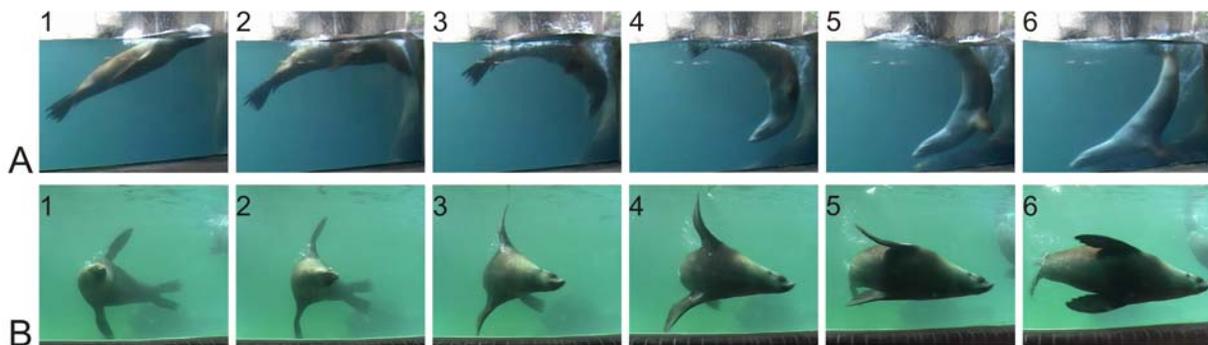


Abbildung 3-94: Wende durch Dorsalflexion, A) in der Vertikalen (*Zalophus*, DBR), B) in der Horizontalen (*Arctocephalus*, ZL).

Die dorsale Wende ist die am häufigsten beobachtete Form der Wende.

Als Variante der dorsalen Wende kann an der Wasseroberfläche ein Sprung in Dorsalflexion erfolgen.

- Wende durch Ventralflexion (Abbildung 3-95): Wenden in der Vertikalen erfolgen ebenfalls durch Ventralflexion mit lateral abduzierten Vorderextremitäten (2-5). Im Anschluss erfolgt ein einzelner Antriebsschlag (6-8) und eine Gleitphase in Rückenlage.

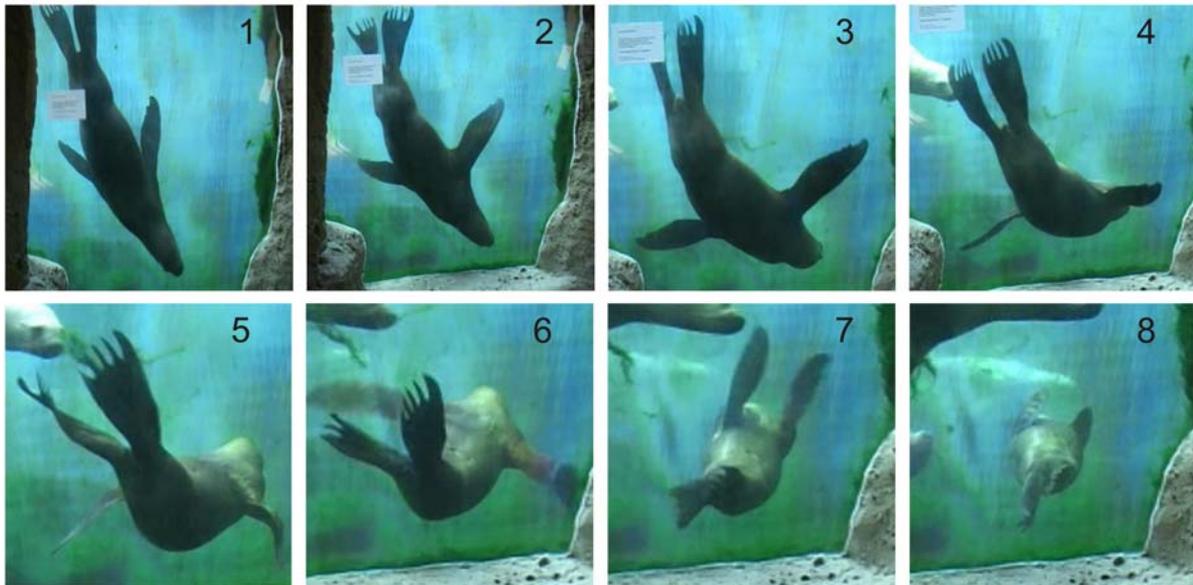


Abbildung 3-95: Wende durch Ventralflexion (*Otaria*, ZAMB). Am Ende der Wende erfolgt ein einzelner Antriebsschlag (6-8).

- Wende lateral (Abbildung 3-96): Wenden an der Wasseroberfläche oder unter Wasser in der Horizontalen erfolgen durch eine Lateralflexion des Rumpfes und langsamem unilateralem Antriebsschlag der äußeren Vorderflosse. Die der Wende innenliegende Flosse ist an der Ventralseite des Körpers angelegt. Der Kopf leitet die Wende durch Lateralflexion der Cervikalwirbelsäule ein und wird gegebenenfalls durch zusätzliche Dorsalflexion der Cervikalwirbelsäule über Wasser gehalten.



Abbildung 3-96: laterale Wende durch Lateralflexion (*Zalophus*, DBR). Die äußere, rechte Vorderextremität macht den Antriebsschlag.

- Rotation um die Längsachse: Schwerpunktverlagerungen durch Kopf und Hals verursachen Rotationsbewegungen des Rumpfes um die Körperlängsachse, welche

durch Extensionen und Flexionen der Pedes stabilisiert werden (Abbildung 3-97). Diese Rotationen können sowohl unter Wasser als auch an der Wasseroberfläche erfolgen. Durch diverse Flexionen der Wirbelsäule und Adduktion der Drehung entgegengesetzten Vorderflosse kann die Bewegung gestoppt werden. Die jeweilige Einleitung der Bewegung erfolgt durch Drehung des Kopfes (Abbildung 3-98). Die Hinterextremitäten bewegen sich passiv mit. Rotationen um die Längsachse werden teilweise auch mit Partnern vollzogen. In diesem Fall sind sie dem Sozialverhalten zuzuordnen (Abbildung 3-98).



Abbildung 3-97: Rotation um die Längsachse, *Arctocephalus* ZF

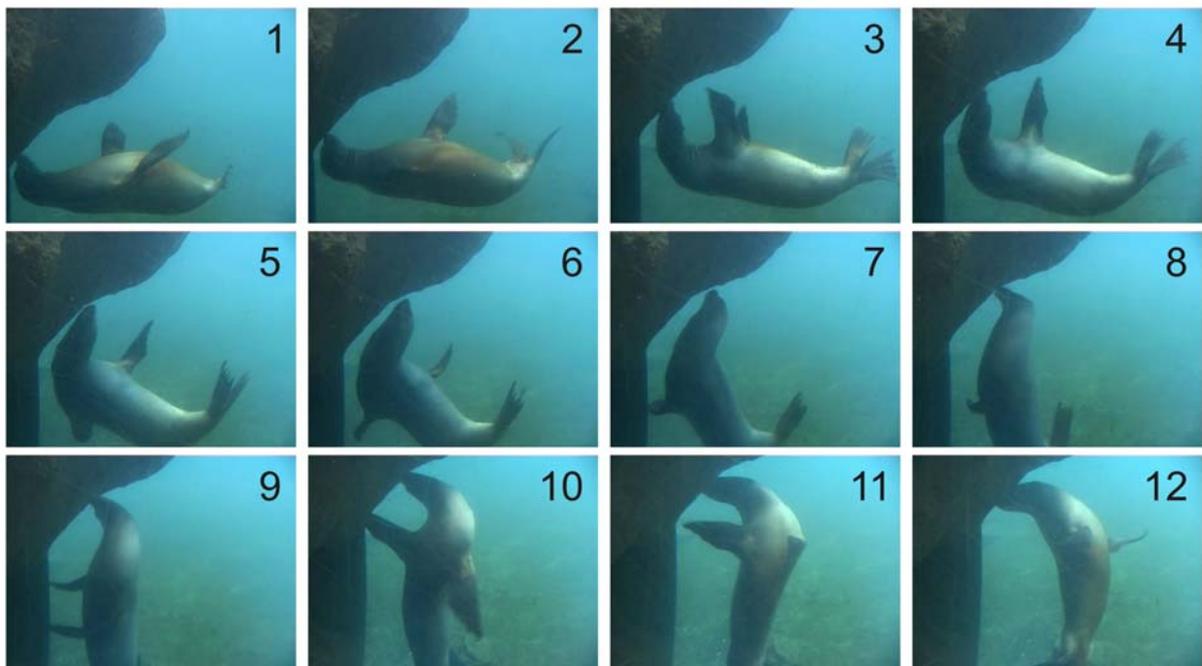


Abbildung 3-98: Rotation um die Längsachse, „Tanz“, *Zalophus* DBR

Odobenus

- Dorsale Wende: Der Kopf leitet die Wende ein. Je nach Ausgangslage erfolgt eine Drehung um die Körperlängsachse in Seitenlage durch Abduktion der äußeren Vorderextremität. Der Rumpf wird dorsal flexiert, die Vorderextremitäten sind nach lateral abduziert, die Hinterextremitäten gespreizt und vertikal gestellt (Abbildung

3-99 A, 3). Am Ende der Wende wird ein Antriebsschlag mit den Vorderextremitäten erzeugt (Abbildung 3-99 A, 3-4), der in eine Gleitphase übergeht. Gegebenenfalls dreht sich das Tier mit adduzierten Vorderextremitäten weiter um die Körperlängsachse. Die dorsale Wende kann in der Vertikalen und Horizontalen erfolgen. Bei einer dorsalen Wende an der Wasseroberfläche in der Vertikalen taucht das Tier teilweise oberhalb der Wasserlinie auf (Abbildung 3-99 B).

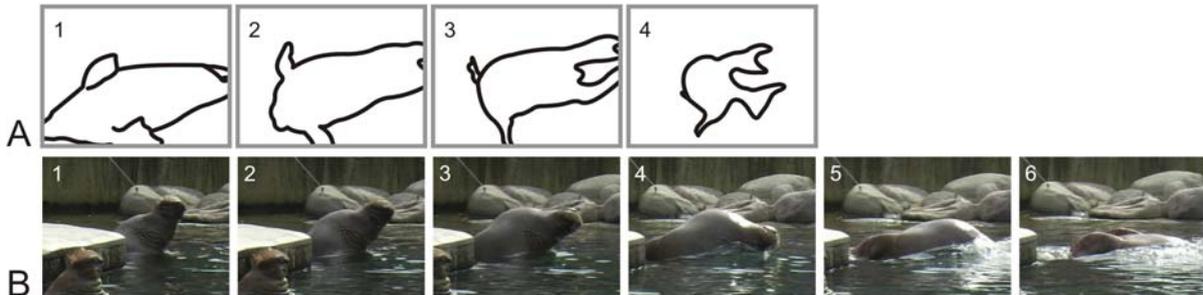


Abbildung 3-99: dorsale Wende, *Odobenus*, A) horizontal in Unterwasseransicht (OV). Die ventrale Rumpfseite zeigt zum Beobachter. Dorsalflexion mit abduzierten Vorderextremitäten (3). B) vertikal an der Wasseroberfläche (DH). Der Kopf führt die Bewegung an (1-4).

- Wende durch Ventralflexion: Das Tier befindet sich in Gleitphase in Rückenlage (Abbildung 3-100, 1). Der Rumpf wird ventral flexiert (Abbildung 3-100, 2). Das Tier steigt mit nach lateral rotierten Vorderextremitäten zur Wasseroberfläche, die Palmarflächen sind nach ventral gerichtet (Abbildung 3-100, 3-5). Nach Erreichen der Oberfläche erfolgt Weiterschwimmen in Bauchlage mit Hinterextremitätenantrieb (Abbildung 3-100, 6).

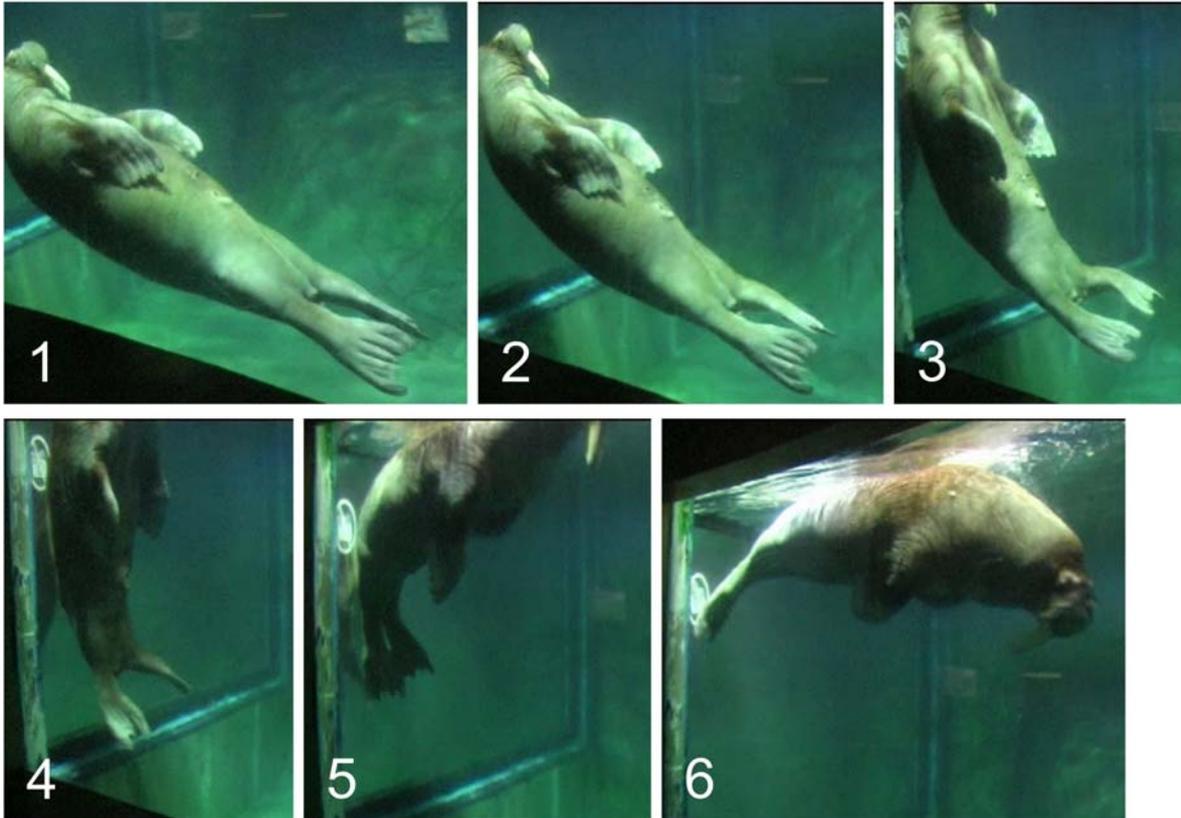


Abbildung 3-100: Wende durch Ventralflexion, *Odobenus* (OV). Gleitphase in Rückenlage (1), Ventralflexion und Gleiten Richtung Wasseroberfläche (2-4) und Ausrichten des Körpers in der neuen Richtung (5-6). Die Vorderflossen vollführen während der Wende einen einzelnen Antriebsschlag (3-6).

- laterale Wende (Abbildung 3-101): Wenden in der Horizontalen erfolgen auch durch Lateralflexion des Rumpfes und Ruderschlag der zuvor lateral abduzierten, zur Kurveninnenseite gerichteten Vorderextremität nach cranioventral. Die kontralaterale Vorderextremität wird nach caudoventral geführt. Beide Vorderextremitäten überkreuzen sich medial. Die Hinterextremitäten sind während der Wende abduziert, die Digiti der ipsilateralen Hinterextremität gespreizt.

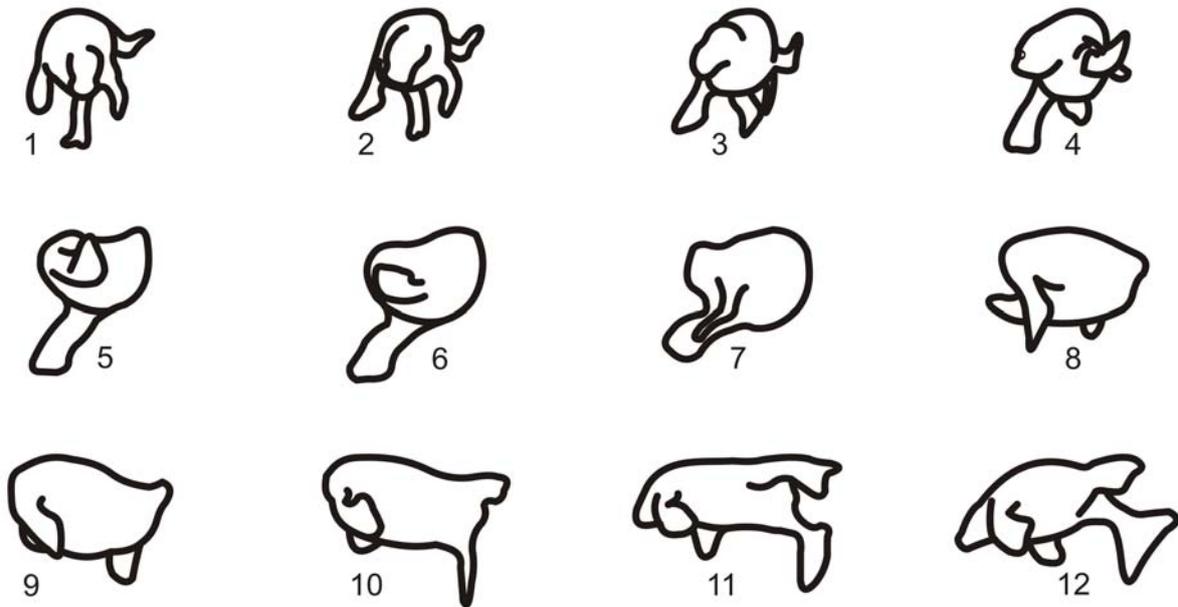


Abbildung 3-101: laterale Wende, *Odobenus* (OV). Lateralflexion des Rumpfes nach rechts und Ruderschlag der rechten Vorderextremität nach cranioventral (3-7). Die linke Vorderextremität wird nach caudoventral geführt. Beide Vorderextremitäten überkreuzen sich medial (8). Die Hinterextremitäten sind während der Wende abduziert, die Digiti der rechten Hinterextremität gespreizt (9-12).

- Steuern (Abbildung 3-102): Ein unilateraler Ruderschlag einer Hinterextremität oder Vorderextremität bewirkt einen Richtungswechsel.

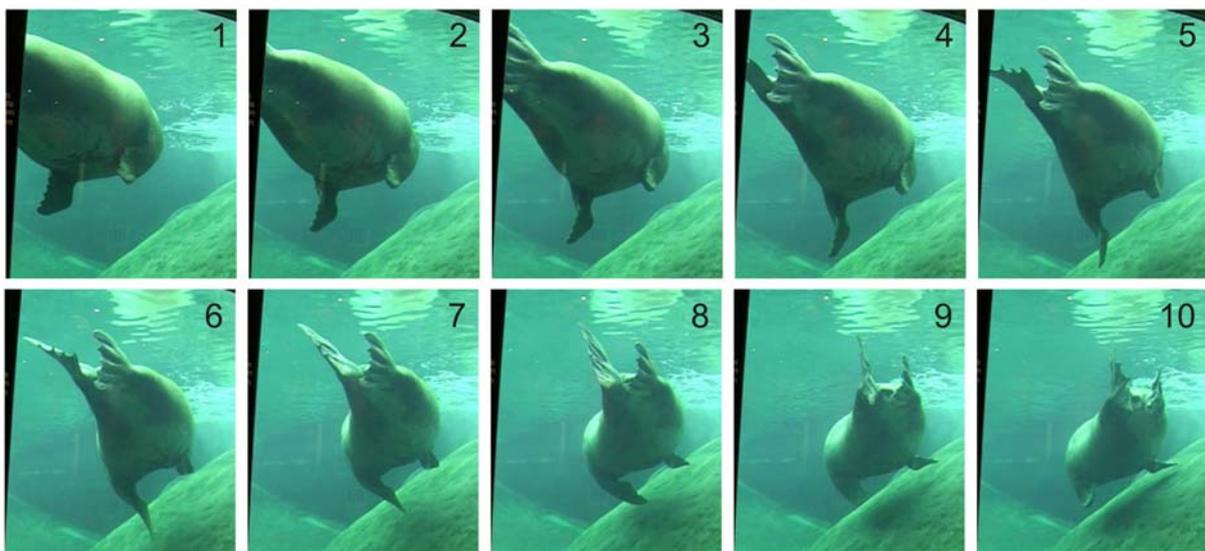


Abbildung 3-102: Steuern, *Odobenus* (DH). Die linke Vorderflosse macht einen Ruderschlag, während die rechte als Tragfläche langsam abduziert wird.

- Antriebs-Manöverschlag mit der Vorderextremität am Bassingrund: Das Tier vollzieht einen unilateralen Schlag einer Vorderextremität durch Abduktion, Außenrotation und Anteversion (Abbildung 3-103, 1-4). Anschließend erfolgt Innenrotation und Retroversion sowie schwache Adduktion (Abbildung 3-103, 5-7). Die andere Vorderextremität steht auf dem Bassinboden.

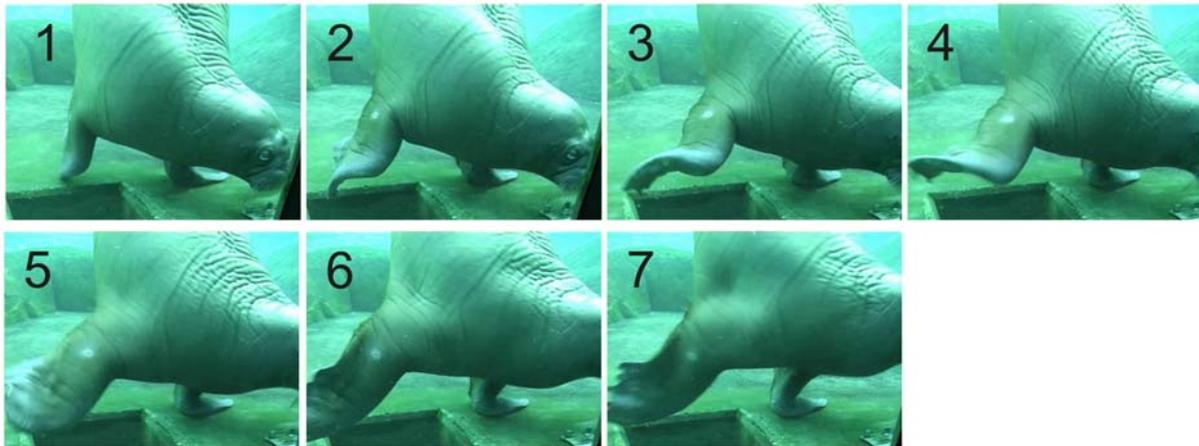


Abbildung 3-103: Antriebs-Manöverschlag mit Vorderextremität, *Odobenus* DH. Abduktion mit Außenrotation und Anteversion (1-4) und anschließende Innenrotation und Retroversion (5-7) der rechten Vorderflosse.

- Manöver im Flachwasser (Abbildung 3-104): Das Tier stößt sich mit einer Vorderextremität zur kontralateralen Seite hin ab.

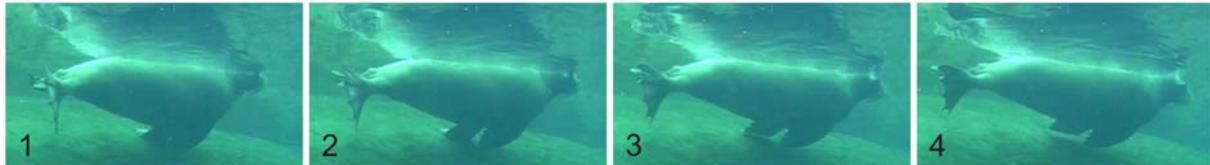


Abbildung 3-104: Manöver im Flachwasser, *Odobenus* (DH). Die Abstoßbewegung erfolgt mit der Manus der rechten Vorderextremität.

- Drehung um die Längsachse (Abbildung 3-105): Die Vorderextremitäten sind nach ventral adduziert. Kopf und Rumpf rotieren in Drehrichtung. Während der Drehbewegung ist eine Hinterextremität flexiert, die andere gestreckt.

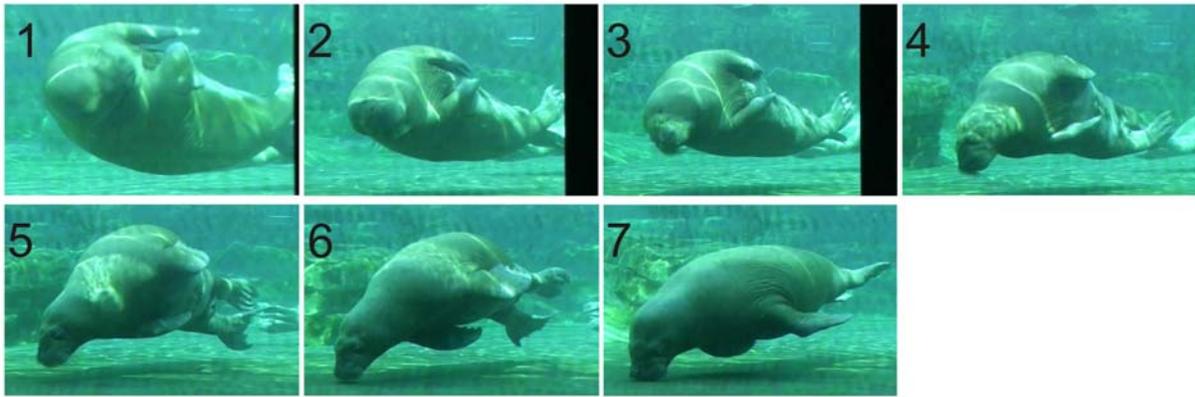


Abbildung 3-105: Drehung um die Längsachse, *Odobenus* (DH). Die Bewegung wird vom Kopf geführt, der Rumpf rotiert in dieselbe Richtung nach rechts.

Phocinae

- Wende dorsal (Abbildung 3-106): Beginnend aus einer Gleitphase leitet der Kopf die Wende durch Dorsalflexion ein (2-3). Zeitgleich beginnt eine Abduktion der Vorderextremitäten nach lateral. Die Wirbelsäule wird weiter dorsal flexiert (4). Gegen Ende streckt sich der Rumpf (6-7), die Vorderextremitäten werden adduziert und das Tier beginnt mit dem Hinterextremitätenantrieb. Die Wende kann wie bei den Otariidae und *Odobenus* in der Horizontalen oder Vertikalen erfolgen. Sie muss nicht zwingend aus der Bewegung heraus entstehen.

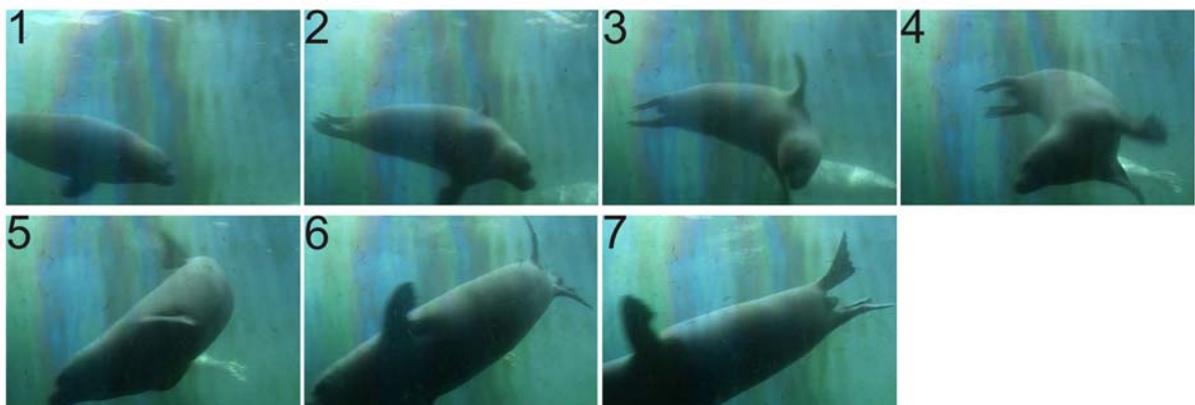


Abbildung 3-106: dorsale Wende, *Phoca* (ZAMB). Einleitung durch Dorsalflexion (2-3), Wende (4-6) und Rumpfstreckung (6-7).

- Wende durch Rotation: In der Horizontalen finden auch Rotationen um die Körperlängsachse statt. Eingeleitet wird die Rotation durch den Kopf und einem unilateralen Ruderschlag einer Vorderextremität (Abbildung 3-107). Zum Ende geht die Rotation gelegentlich in eine dorsale Wende über.

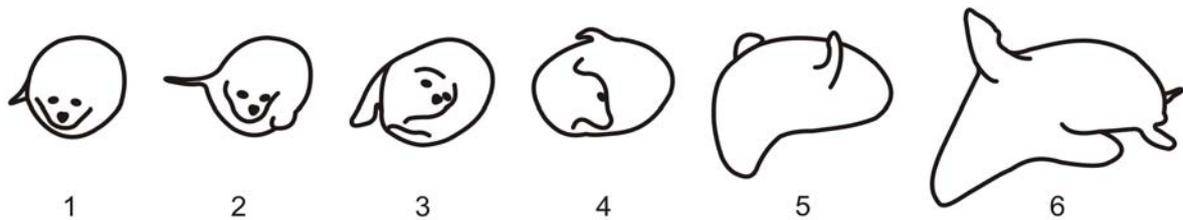


Abbildung 3-107: Wende durch Rotation, *Phoca* (ZAMB). Der Kopf und die rechte Vorderextremität leiten die Bewegung ein. Die Schwimmbewegung erfolgt zu Beginn auf den Beobachter zu, am Ende vom Beobachter aus nach links.

- Steuern (Abbildung 3-108): Steuerbewegungen entstehen durch Rumpfflexionen und Ruderbewegungen der Vorder- und Hinterflossen.

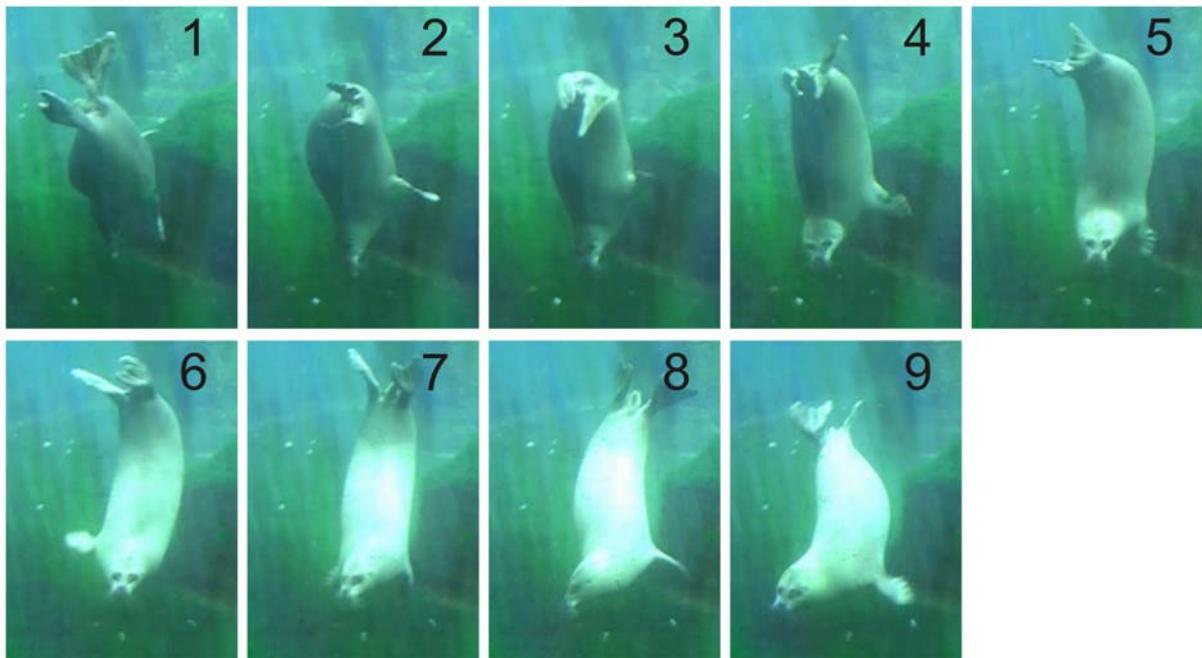


Abbildung 3-108: Steuern, *Phoca* (ZAMB). Am Steuern oder Manövrieren sind sowohl die Flossen als auch Rumpfflexionen beteiligt.

- Rollen um die Längsachse (Abbildung 3-109): Von der Bauchlage in die Rückenlage wird der Kopf in die entsprechende Rollrichtung bewegt und so die Rotationsbewegung eingeleitet.

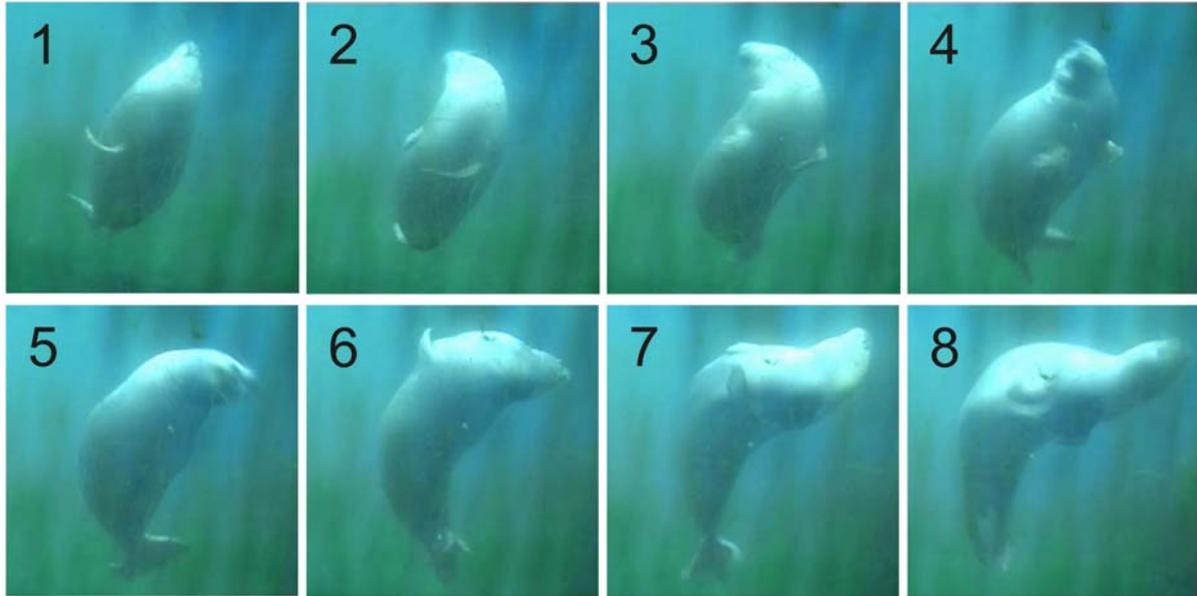


Abbildung 3-109: Rollen um die Längsachse, *Phoca* (ZAMB)

e) SPRÜNGE

Unterschiedliche Sprünge an der Wasseroberfläche wurden bei den Otariidae und Phocinae beobachtet, die sich teilweise gegenüber stellen lassen.

Otariidae	Phocinae
Delfinsprung (dolphing; Abbildung 3-110 A): Dies ist ein Bogensprung aus dem Wasser mit einer Ventralflexion des Rumpfes und adduzierten Vorderflossen. Vor dem Auftauchen erfolgt ein Antriebsschlag mit den Vorderextremitäten. Teilweise werden die Vorderflossen vor dem Eintauchen lateral abduziert. Die Sprünge finden entweder einmalig oder wiederholt statt.	Delfinsprung (dolphing; Abbildung 3-110 B): Einmaliges oder wiederholtes Verlassen des Wassers durch Ventralflexion des Rumpfes mit adduzierten Vorderextremitäten.
Sprung durch Reifen/ über Stange (Abbildung 3-111 A-C): Sprung aus dem Wasser mit leichter Ventralflexion ähnlich dem Delfinsprung durch oder über ein Objekt.	Sprung (Abbildung 3-111 D): Verlassen des Wassers Kopf voran (1), der Rumpf ist in Ventralflexion (2). Dann erfolgt Rumpfstreckung (3) und Dorsalflexion. Eingetaucht wird mit dem Brustbereich zuerst (4).
Sprung senkrecht aus Wasser (Abbildung	Sprung senkrecht aus Wasser (Abbildung

<p>3-112 A-G): Der Rumpf wird beim Austritt aus dem Wasser gestreckt, die Vorderextremitäten abduziert. Der Körper verlässt vollständig das Wasser. Der Eintritt ins Wasser erfolgt zuerst mit den Hinterextremitäten (A 4) oder mit dem Bauch.</p>	<p>3-112 H-K): Der Körper wird vollständig aus dem Wasser herauskatapultiert. Da außerhalb des Wassers auch eine laterale Lendenflexion zu sehen ist (H 4, I, J), wird vermutlich direkt vor dem Sprung durch Lateraloszillation beschleunigt. Die Vorderextremitäten sind in der Luftphase nach caudolateral adduziert. Eintauchen des Körpers erfolgt mit den Pedes voran oder schräg caudoventral.</p>
<p>Salto dorsal (Abbildung 3-113 A): Sprung aus dem Wasser durch Dorsalflexion, die Vorderextremitäten sind nach lateral abduziert (3). Es erfolgt eine komplette Drehung um die Breitenachse außerhalb des Wassers. Eingetaucht wird mit dem Brustbereich (5).</p>	<p>Salto dorsal (Abbildung 3-113 B): Durch starke Dorsalflexion entsteht eine vollständige Drehung um die Breitenachse außerhalb des Wassers (3). Die Schnauze berührt die Hinterextremitäten. Die Vorderextremitäten sind adduziert. Die Landung erfolgt durch beginnende Rumpfstreckung mit dem Brustbereich zuerst (4).</p>
<p>„Hüpfen“: Dies entspricht einem unvollständigen Verlassen des Wassers bis etwa anterior des Beckens und Richtungswechsel durch laterale Rumpfflexion oder Auftauchen und Verlassen des Wassers mit Laterodorsalflexion und Rotation um die Körperlängsachse bis in Rückenlage. Eingetaucht wird zuerst mit dem Kopf, dann beginnt eine Rumpfstreckung. Die Vorderextremitäten sind laterocaudal ausgerichtet.</p>	<p>„Hüpfen“: Dies ist ein unvollständiger Sprung senkrecht aus dem Wasser. Der Körper verlässt das Wasser nicht vollständig.</p>
<p>Sprung durch Dorsalflexion (Abbildung 3-114): Das Tier schwimmt unter Wasser bis zum Beckenrand und taucht Kopf voran auf (1). Es erfolgt eine starke Dorsalflexion der Wirbelsäule, die Vorderextremitäten sind</p>	

nach laterocaudal gestreckt oder weiter adduziert (2). Eingetaucht wird Kopf voran in Rückenlage (3). Oft sind Sprünge durch Dorsalflexion in Verbindung mit Wenden an der Wasseroberfläche zu beobachten.	
Sprung mit Ventralflexion und Wende: Eintauchen nach dem Sprung Kopf voran. Dann wird die Cervikalwirbelsäule dorsal flexiert, während der Lendenbereich sich noch in Ventralflexion befindet. Weitere Dorsalflexion des Rumpfes führt zum Erreichen der neuen Schwimmrichtung.	
Schraube: Dies ist ein unvollständiger Sprung aus dem Wasser mit Rotation um die Längsachse.	

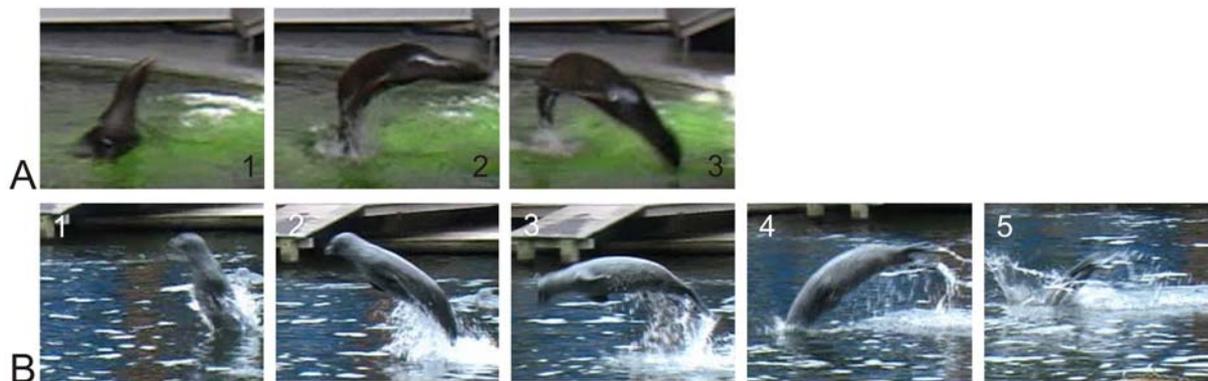


Abbildung 3-110: Delfinsprung, A) *Zalophus* (ZA), Auftauchen (1), Sprung (2), Eintauchen (3). B) *Phoca* (DH), , Auftauchen (1), Sprung (2-3), Eintauchen (4-5).

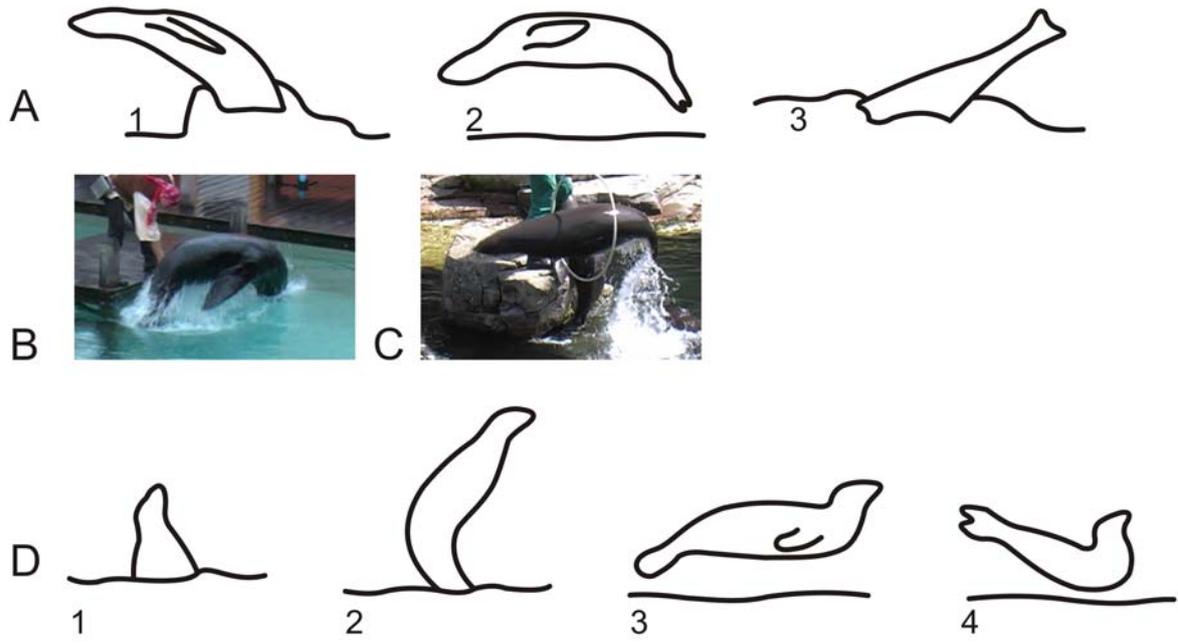


Abbildung 3-111: Sprung, A) *Zalophus* ZA, Sequenz, B) *Zalophus* DH, C) *Arctocephalus* ZF, D) *Phoca* DH, Sequenz

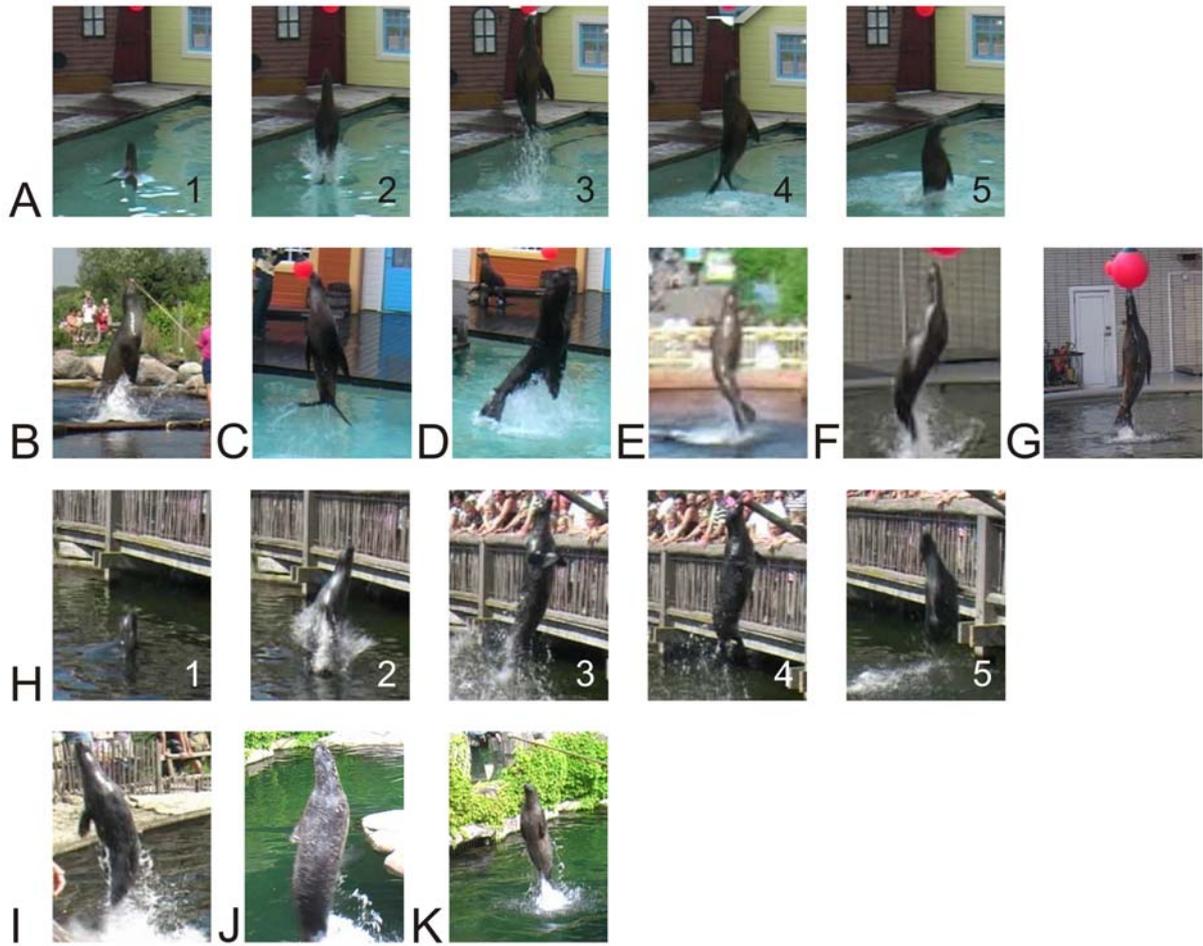


Abbildung 3-112: Sprung senkrecht aus Wasser, A) *Zalophus* (DH), Sequenz, B-D) *Zalophus* (DH), E) *Eumetopias* (DH), F-G) *Zalophus* ZA, H) *Phoca* DH, Sequenz, I) *Phoca* DH, J-K) *Phoca* ZF

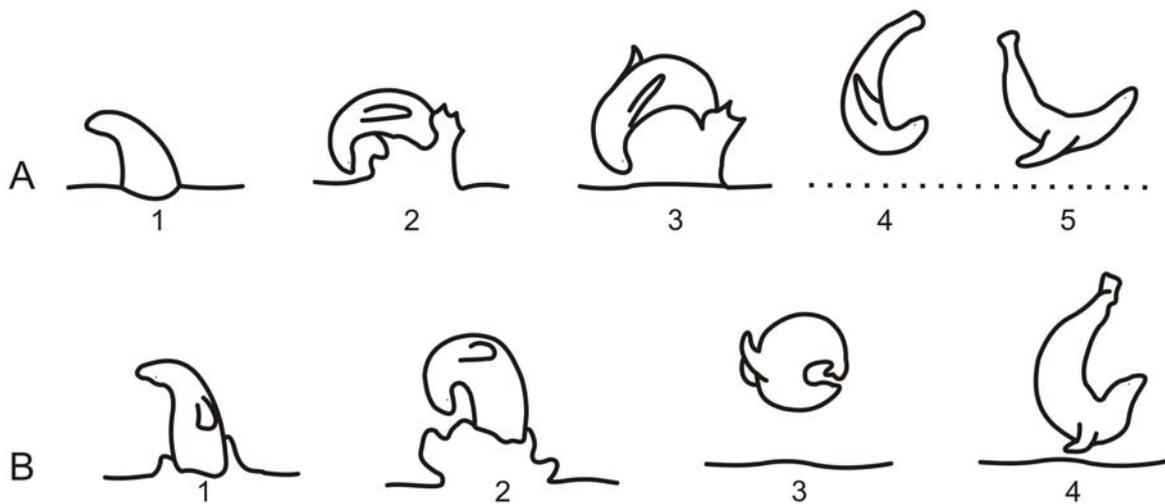


Abbildung 3-113: Salto, A) *Eumetopias* DH, B) *Phoca* DH



Abbildung 3-114: Sprung durch Dorsalflexion, *Arctocephalus* (ZF). Auftauchen (1), Dorsalflexion (2), Eintauchen (3).

Bei schwimmenden Walrossen konnte in verschiedenen Tierdokumentationen ansatzweise ein Delfinsprung beobachtet werden.

f) HÖHENWECHSEL IM WASSER (3D-RAUM)

Diese Kategorie umfasst aktive und passive Höhenwechsel zum Bassingrund bzw. zur Wasseroberfläche und lässt sich bei allen Gruppen beobachten.

- **Abtauchen:** Nach dem Schwimmen an der Wasseroberfläche taucht das Tier durch Ventralflexion des Rumpfes ab. Der Kopf führt die Bewegung an. Der Körper gleitet schräg Richtung Grund während der Rumpf gestreckt wird. Auf gewünschter Wassertiefe erfolgt eine Dorsalflexion des Rumpfes zur parallelen Ausrichtung zum Bassinboden und die Antriebsbewegung setzt ein.
- **Absinken:** Der Körper liegt schräg im Wasser, die Vorder- und Hinterextremitäten sind abduziert. Einstellen sämtlicher Extremitätenbewegungen führt zu einem langsamen Absinken (Abbildung 3-115).



Abbildung 3-115: Körperhaltung beim Absinken von *Otaria* (ZAMB)

- Auftauchen: Beim Auftauchen wird der Rumpf während eines Antriebsschlags dorsal flexiert. Richtung Wasseroberfläche erfolgt dann eine Rumpfstreckung und Übergang in eine Gleitphase. Die Vorderextremitäten sind dabei nach laterocaudal abduziert. Ventralflexion des Rumpfes führt zur parallelen Ausrichtung zum Bassinboden und der Antriebsschlag beginnt.
- Aufsteigen im Wasser: Der Rumpf ist schwach ventral flexiert, die Pedes gespreizt. Ruderbewegungen der Vorderextremitäten erzeugen einen Auftrieb. Je nach Ausgangsposition erfolgt das Aufsteigen Kopf voran oder kopfüber (Abbildung 3-116).

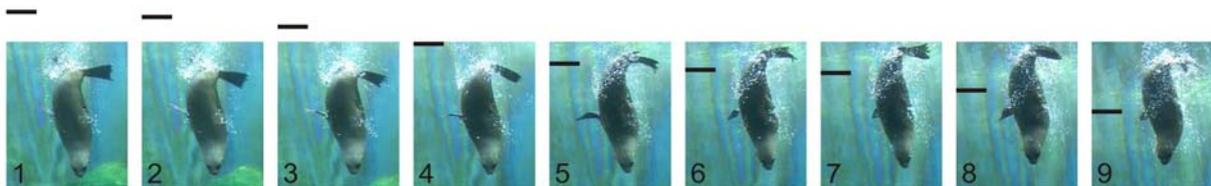


Abbildung 3-116: Kopfüber Aufsteigen im Wasser bei *Otaria* (ZAMB). Die kurze, schwarze Linie zeigt jeweils die gleiche Wassertiefe an.

g) MANIPULATIONEN MIT EXTREMITÄTEN

Otariidae

- Abstoßen vom Beckengrund (Abbildung 3-117 A): Das Tier liegt auf der ventralen Körperseite am Bassinboden, die Flossen sind in Bodenkontakt. Kopf und Hals werden abgehoben und es folgt eine beginnende Dorsalflexion des Rumpfes mit Verlagerung des Gewichtes auf eine Vorderextremität. Durch Abrollbewegung der stützenden Manus wird der Körper abgestoßen. Der Rumpf wird weiter dorsal flexiert.
- Wasser schlagen mit der Vorderextremität: Das Tier liegt im Flachwasser. Der Bewegungsablauf der Vorderextremität entspricht dem „Winken“ an Land. Als Variante befindet sich das Tier im tiefen Wasser und schlägt mit einer Vorderextremität.

Odobenus

- Abstoßen von der Bassinbegrenzung:
Manus und Pedes setzen an der Bassinwand auf. Der Rumpf wird dorsal flexiert und mit den Pedes abgestoßen. Es folgt eine Gleitphase, von der aus zum Antrieb über die Hinterextremitäten übergegangen wird. Alternativ ist das Tier nahe dem Bassinboden. Mit der freien Vorder- oder Hinterextremität wird der Körper abgestoßen und gleitet Richtung Wasseroberfläche. Beim Abstoßen von senkrechten Flächen (Scheibe) entsteht zunächst ein Kontakt mit der Palmarfläche einer Flosse

(Abbildung 3-117 B, 1-2), dann erfolgt eine Abstoßbewegung (Abbildung 3-117 B, 3-4). Anschließend setzt ein synchroner Ruderschlag mit den Vorderextremitäten ein, der in eine Gleitphase übergeht.

- Bewegungen mit den Hinterextremitäten: Das Tier steht mit den Vorderextremitäten in Stützfunktion am Bassinboden, die Hinterextremitäten sind in Verlängerung zur Körperlängsachse ausgerichtet. Synchrone Dorsoplantarflexionen im Fußgelenk bewegen den Beckenbereich auf und ab.
- Wasserschlagen und Blubbern: Das Tier macht synchrone Ab- und Adduktionsbewegungen beider Vorderextremitäten nach cranial und atmet zeitgleich Luft unter Wasser aus.

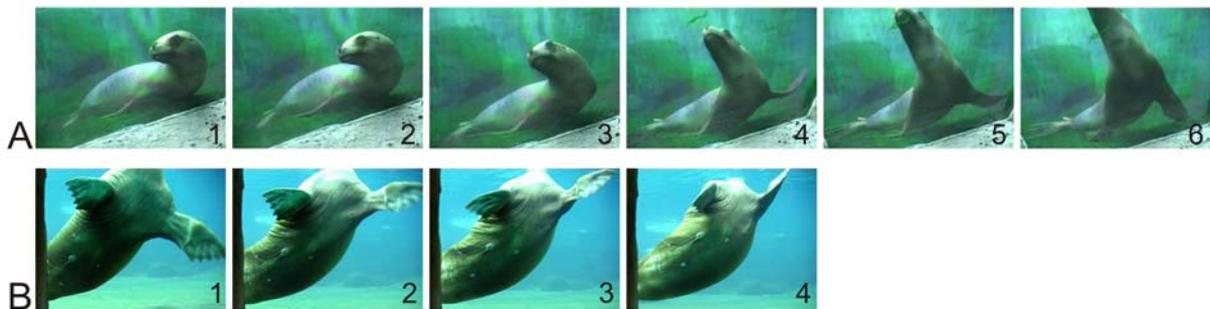


Abbildung 3-117: Abstoßen mit der Manus A) vom Untergrund bei einer Otariidae (*Otaria*, ZAMB) und B) von einer Glasscheibe bei *Odobenus* (DH). Aufgrund der längeren Flosse der Otariidae ist die Abstoßbewegung länger als bei *Odobenus*.

Phocinae

- Wasserschlagen: Die abduzierte Vorderextremität vollzieht an der Wasserkante oder im Flachwasser Ante- und Retroversionen. Das Tier liegt dabei auf der ventralen Körperseite.
- Schlag mit den Hinterextremitäten auf die Wasseroberfläche: Das Tier treibt an Wasseroberfläche mit dem Bauch Richtung Bassingrund. Dann beginnt es durch Ventralflexion abzutauchen. Nach dem Abtauchen der anterioren Körperhälfte erzeugt das Tier eine schnelle Lateralbewegung der Lumbalregion, wodurch Lendenbereich und Pedes auf die Wasseroberfläche aufschlagen.

h) NAHRUNGSERWERB

Da bei Haltung der Tiere in Menschenobhut Fütterungen zumeist an Land oder zur Belohnung einzelner Tiere nach Trainingseinheiten erfolgen, lassen sich in Zoologischen Gärten nur wenige Verhaltensweisen bezüglich des Nahrungserwerbs bei den pinnipeden Gruppen feststellen. Teilweise wurde ein „Fischfang“ (toter Fisch) bei vorhandener Unterwasseransicht beobachtet (Otariidae und Phocinae).

- Otariidae, Fangmanöver (Abbildung 3-118): Das Tier macht eine Dorsalwende. Der Fisch wird mit offenem Maul gefangen.



Abbildung 3-118: Fangmanöver von *Arctocephalus* (ZL). Nachdem das Maul den Fisch umschließt, wird es geschlossen.

- *Odobenus*, „Nahrungssuche“: Das Tier bewegt sich in Bodennähe fort, das Maul wird knapp über dem Boden gehalten, der Körper ist gestreckt und in leicht schräger Lage im Wasser. Während der Fortbewegung entspricht der höchste Punkt dem Pelvis. Vortrieb entsteht durch einen langsamen Antriebsschlag der Hinterextremitäten mit zwischengeschalteten Gleitphasen. Teilweise wurde Vorwärtsschieben mit einer Vorderextremität beobachtet. Manövrieren erfolgt mit den Vorderextremitäten. Hat eine Stelle am Boden das Interesse des Tieres geweckt, stoppt die Vorwärtsbewegung und der Beckenbereich senkt sich ab (Abbildung 3-119).



Abbildung 3-119: Position bei der Nahrungssuche am Grund ohne Vorwärtsbewegung, *Odobenus* (DH).

- „Handstand“ (Abbildung 3-120): Mindestens eine Vorderextremität ist in Stützfunktion, die Schnauze am Bassinboden. Der Rumpf ist leicht ventral flexiert. Der Lendenbereich entspricht dem höchsten Punkt. Diese Position wird gelegentlich auch beim Nahrungserwerb eingenommen.

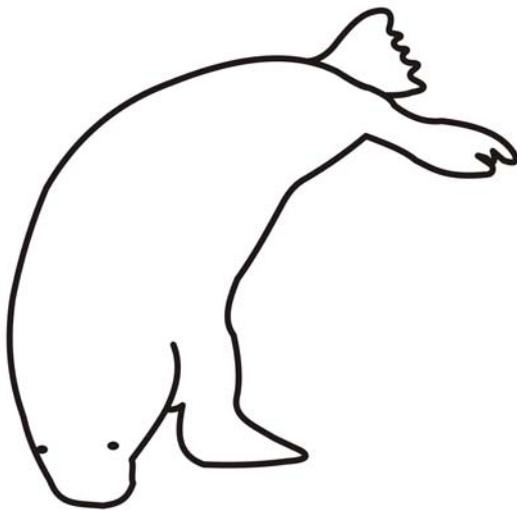


Abbildung 3-120: „Handstand“ unter Wasser, *Odobenus* (DH)

i) KOMFORTVERHALTEN

Komfortverhalten, d.h. Körper- und Fellpflege, wurde nur bei den Otariidae beobachtet. Es ist jedoch nicht auszuschließen, dass *Odobenus* und die Phocinae ebenfalls Komfortverhalten aufweisen. Da viele der besuchten Zoologischen Gärten Seebären halten und diese im Gegensatz zu den Seelöwen eine Unterwolle aufweisen, könnte die Fellpflege hier zur

Aufrechterhaltung einer isolierenden Luftschicht in dieser paraphyletischen Gruppe (LIWANAG *et al.* 2012a, CHURCHILL *et al.* 2014) eine Rolle spielen.

- Reiben: Hier wird der Rumpf in unterschiedliche Richtungen flexiert und um die Körperlängsachse rotiert. Das Fell wird dabei mit den Palmarflächen der adduzierten Vorderextremitäten gerieben.
- Reiben in Rückenlage (Abbildung 3-121): Das Tier treibt in Rückenlage an der Wasseroberfläche, der Rumpf ist gestreckt. Die Vorderextremitäten werden nach cranial gerichtet und reiben durch Anteversion und Adduktion an Kopf und Schnauze.



Abbildung 3-121: Reiben des Kopfes mit den Vorderflossen in Rückenlage, *Arctocephalus* (ZHR)

j) SOZIALVERHALTEN

Otariidae

- Paarung: Das Männchen umfasst den Lumbalbereich des Weibchens mit den Vorderextremitäten. Der Rumpf des Männchens wird ventral flexiert, der des Weibchens ist gestreckt. Die ventrale Körperseite des Männchens steht in Kontakt zur caudodorsalen Körperseite des Weibchens (Abbildung 3-122).



Abbildung 3-122: Paarung bei *Zalophus* (DBR). Das Männchen umklammert das Weibchen.

Odobenus

- Spiel: Beobachtet wurden Berührungen zwischen Adultem und Subadultem mit den Vorderextremitäten, Parallelschwimmen mit zueinander zeigenden Ventralseiten und Drehungen um die Längsachsen.

Phocinae

- Spiel mit Objekt: Beobachtet an einem subadulten Tier, welches unter Wasser mit einem Stock spielt. Meist ist hierbei der Kopf der tiefste Punkt. Der Stock wird immer wieder mit dem Maul ergriffen und fallengelassen. Dabei entstehen verschiedene Manövrierbewegungen durch den Einsatz der Extremitäten sowie Kopf-, Hals- und Rumpfflexionen.

k) OHNE KATEGORIE

Phocinae

- Hinterextremitätenbewegung: Diese Bewegung ist dem Hinterextremitätenantrieb vergleichbar, allerdings ohne Vortriebserzeugung.
- Kopf aus Wasser strecken: Das Tier nimmt vom Pfleger Fisch an einem erhöhten Landteil. Dabei wird der Rumpf vertikal aus dem Wasser gehoben und wieder abgesenkt. Durch die Bewegung variiert der Schnittbereich mit der Wasseroberfläche zwischen Hals- und Vorderextremitätenhöhe.

C. ÜBERGÄNGE

a) LAND → WASSER

Otariidae

- Kriechen: Der anteriore Rumpfbereich und der Kopf liegen dem Boden auf, die Hinterextremitäten haben Stützfunktion. Durch alternierendes Versetzen der Hinterextremitäten wird der Körper nach cranial vom flachen Landbereich ins Wasser geschoben.
- Fallen lassen: Das Tier steht parallel zur Wasserkante. Dann wird Gewicht zur Wasserseite verlagert und der Körper ins Wasser fallengelassen.
- rückwärts tasten (Jungtier): Das Jungtier befindet sich an der Wasserkante. Durch Tasten mit den Hinterextremitäten wird nach Halt im Wasserbereich gesucht, die Vorderextremitäten sind für einen besseren Halt an Land nach lateral ausgebreitet. Rumpf und Kopf liegen zur Gewichtsverlagerung auf dem Landteil. Langsame Rückwärtsbewegung bringt das Tier ins Wasser.
- Sprung vom Beckenrand: Das Tier befindet sich im tetrapoden Stand mit Stützfunktion aller Extremitäten (Abbildung 3-123 A, 1). Dann werden Rumpf und Hinterextremitäten gestreckt und der Kopf gesenkt (Abbildung 3-123 A, 2). Die Vorderextremitäten stoßen den Körper ab und werden an den Rumpf angelegt (Abbildung 3-123 A, 3-4). Eintauchen ins Wasser erfolgt Kopf voran durch Ventralflexion (Abbildung 3-123 A, 5). Möglich ist auch ein Sprung aus der Bewegung heraus (Abbildung 3-123 B). Nach dem Eintauchen erfolgt eine Dorsalflexion des Rumpfes und Abduktion der Vorderextremität nach lateral (Abbildung 3-123 C).

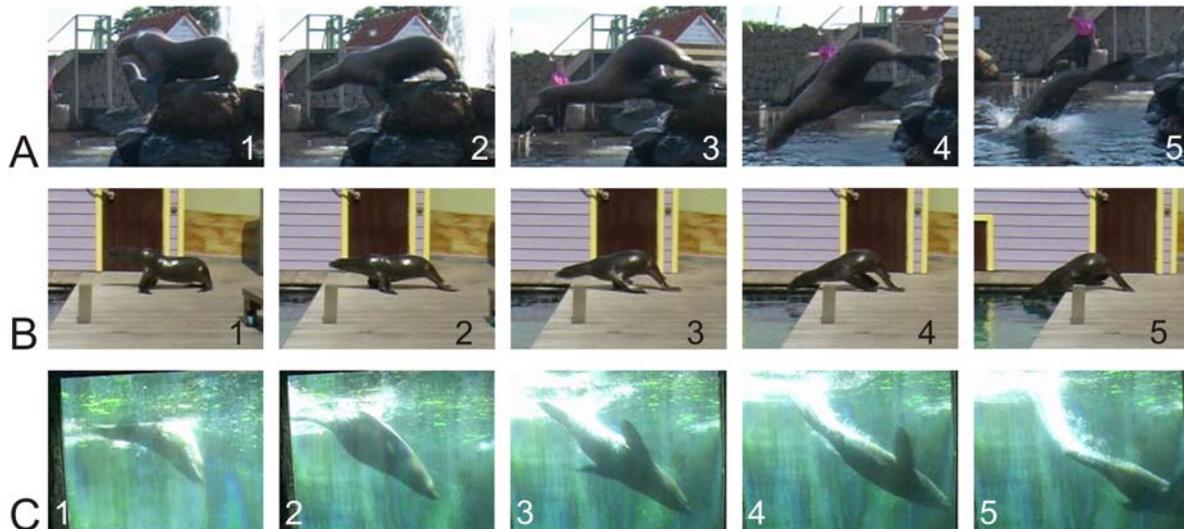


Abbildung 3-123: Sprung von Beckenrand, A) aus dem Stand bei *Eumetopias* (DH) und B) aus der Bewegung bei *Zalophus* (DH). In beiden Fällen wird der Körper mit den Vorderextremitäten abgedrückt, das Gewicht durch Senken des Kopfes nach cranioventral verlagert. C) Unterwasseransicht beim Eintauchen von *Arctocephalus* (ZAMB) nach dem Sprung.

- Seitlicher Sprung: Tier befindet sich im Vierfüßerstand mit Stützfunktion parallel zur Wasserfläche (Abbildung 3-124, 1). Kopf und Hals werden nach lateral verlagert, die kontralaterale Vorderextremität drückt sich vom Untergrund ab (Abbildung 3-124, 2-3). Der Rumpf wird dorsolateral flexiert (Abbildung 3-124, 3). Schließlich heben die Hinterextremitäten vom Untergrund ab und das Tier taucht Kopf voran durch Ventralflexion des Rumpfes ins Wasser ein (Abbildung 3-124, 4-5).



Abbildung 3-124: Seitlicher Sprung, *Arctocephalus* (ZF). Gewichtsverlagerung und Abheben der rechten Vorderextremität (2) sowie Dorsolateralflexion des Rumpfes (3) lassen das Tier ins Wasser tauchen (5).

Odobenus

- Fallen lassen: Das Tier geht bis zum Bassinrand, verlagert den Körperschwerpunkt durch Senken des Kopfes und taucht kopfüber ins Wasser ein.
- Gleiten: Das Tier liegt an Land, der Kopf wird bereits über der Wasseroberfläche gehalten (Abbildung 3-125, 1). Anteversion der Vorderextremität Richtung Kopf und

Abheben von Becken und Hinterextremitäten führen zur Gewichtsverlagerung (Abbildung 3-125, 2-4) und der Körper gleitet ins Wasser (Abbildung 3-125, 5-7).

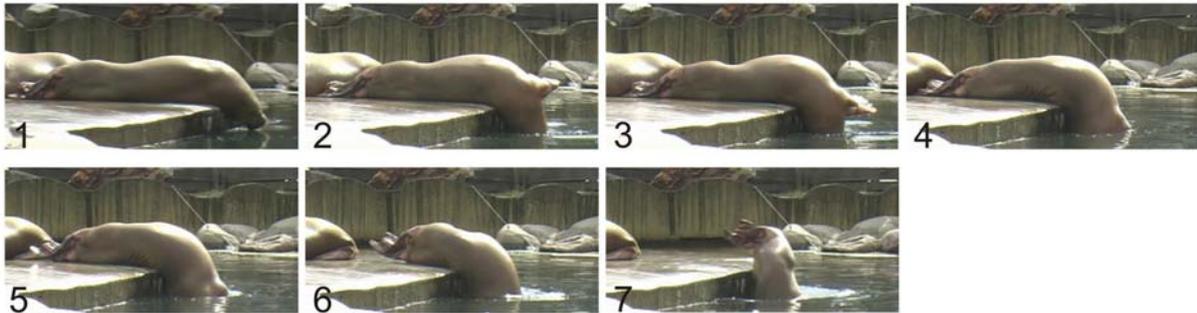


Abbildung 3-125: Gleiten, *Odobenus* (DH). Verlagerung des Gewichtes nach cranial durch Anteversion der Vorderextremität (2-3) und Abheben von Becken und Hinterextremitäten (6-7).

- Rollen: Das Tier sitzt. Durch Dorsalflexion und Rotation der Cervicalwirbelsäule kommt es zu einer Gewichtsverlagerung über den Rücken (Abbildung 3-126, 1-3). Der restliche Rumpf wird aus der Ventralflexion heraus bis in Rückenlage gestreckt (Abbildung 3-126, 3-5). Hals und Kopf werden weiter dorsal flexiert, die Vorderextremitäten nach lateral abduziert und der Körper rotiert weiter um seine Längsachse (Abbildung 3-126, 6-8). Die Hinterextremitäten werden gespreizt und das Tier rollt ins Wasser (Abbildung 3-126, 9-11). Schließlich wird der Rumpf ventral flexiert und mit den Hinterextremitäten vom Bassinrand abgestoßen (Abbildung 3-126, 12-15).

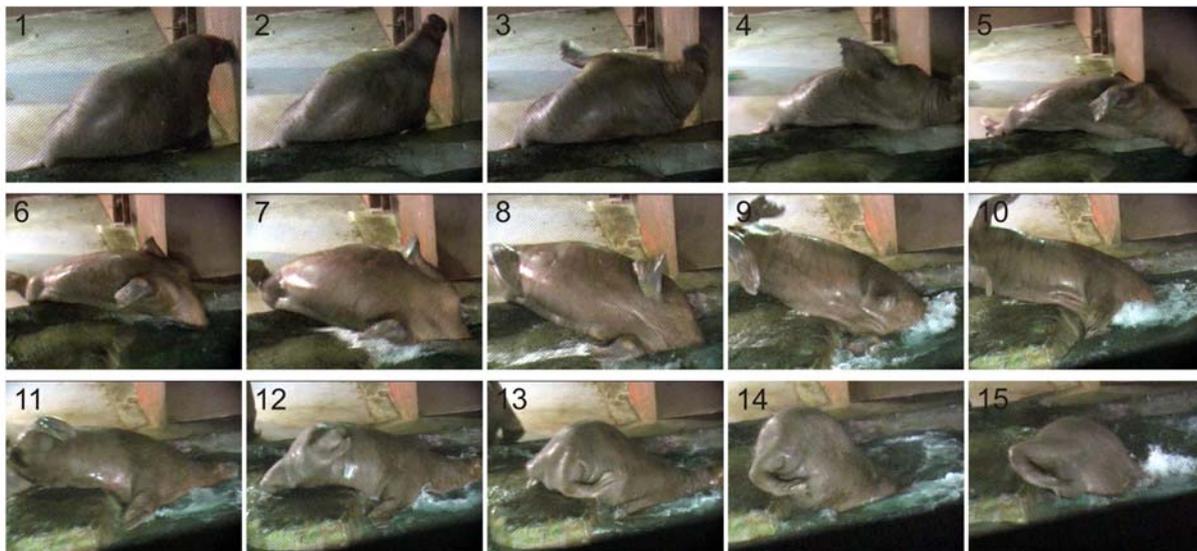


Abbildung 3-126: Rollen, *Odobenus* (OV). Rotation des Rumpfes um die Längsachse und Dorsalflexion bewirken eine Gewichtsverlagerung, die das Tier ins Wasser gleiten lässt (1-12). Schließlich stoßen die Hinterextremitäten den Körper vom Bassinrand ab, um den Impuls für die Gleitphase im Wasser zu geben (13-15).

- Rückwärts Fallenlassen (Abbildung 3-127): Die Vorderextremitäten sind am Bassinrand aufgestützt, die Hinterextremitäten und der Beckenbereich sind im Wasser (1). Cervical- und Thoracalregion werden dorsal flexiert und die Vorderextremitäten adduziert (2). Das Eintauchen ins Wasser erfolgt mit der Dorsalseite des Körpers (3).



Abbildung 3-127: Rückwärts Fallenlassen, *Odobenus* (OV). Das Gewicht wird durch eine Dorsalflexion von Kopf und Körper (2) verlagert und das Tier fällt ins Wasser (3).

Phocinae

- Gerades Gleiten (Abbildung 3-128 A): Das Tier bewegt sich durch Dorsoventralundulation bis zum oberen Bereich der Schräge und gleitet mit abgehobenen Vorder- und Hinterextremitäten durch Einfluss der Schwerkraft ins Wasser.
- Seitliches Gleiten (Abbildung 3-128 B): Seitliches Herabgleiten über eine Schräge an der Wasserkante erfolgt durch Lateralflexion des Rumpfes, der dann auch seitlich eintaucht.

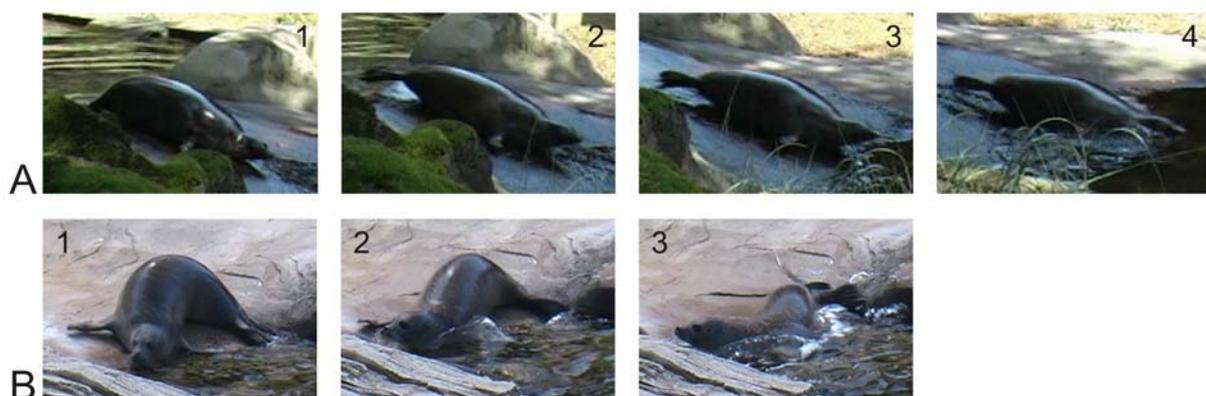


Abbildung 3-128: Gleiten, A) gerade durch Rumpfstreckung und Abheben der Extremitäten (*Pusa*, BZA), B) seitlich durch Lateralflexion des Rumpfes (*Phoca*, ZF)

- Sprung: Das Tier liegt auf einem Landteil über dem Wasserbereich (hier: Steg). Abdruckbewegung durch Wie bei der Dorsoventralundulation an Land drückt die die Beckenregion den anterioren Körper vom Untergrund weg. Der Rumpf wird ventral flexiert und das Tier taucht Kopf voran ins Wasser ein.
- Übergang an der Bassinkante: Bis zur Kante bewegt sich das Tier durch eine Dorsoventralundulation. Dann wird der Rumpf ventral flexiert und das Tier taucht Kopf voran ins Wasser ein.

b) WASSER → LAND

Otariidae

- Sprung auf höher gelegenen Landteil: Der Beginn entspricht einem senkrechten Sprung aus dem Wasser. Sobald der Bauch auf Landhöhe ist, erfolgt eine Gewichtsverlagerung durch Ventralflexion der Cervikalwirbelsäule. Die Vorderextremitäten setzen an Land auf. Durch Ventralflexion des Lumbalbereichs setzen schließlich die Hinterextremitäten auf.
- Sprung auf flachen Landteil: Ansatz dieses Übergangs entspricht einem Sprung aus dem Wasser durch Ventralflexion (Abbildung 3-129, 1). Die Vorderextremitäten werden nach ventral gestreckt, landen auf dem Landteil und fangen den Körper über ihre Stützfunktion ab (Abbildung 3-129, 2-3). Starke Ventralflexion des Lumbalbereichs bringt die Hinterextremitäten nach cranial in Stützfunktion (Abbildung 3-129, 4-5). Das Tier bleibt stehen oder bewegt sich an Land weiter.



Abbildung 3-129: Sprung auf flachen Landteil, *Otaria* (ZAMB). Sobald die Vorderextremitäten an Land aufsetzen (2), kommt es zur Ventralflexion des Rumpfes (3-4) und die Hinterextremitäten erreichen Stützfunktion (5).

- Übergang durch aktives Schwimmen oder Gleitphase zum flachen Bassinrand. Es erfolgt ein Aufstützen auf die Vorderextremitäten und Schwerpunktverlagerung durch Absenken des Kopfes. Ventralflexion des Lumbalbereichs bringt die Hinterextremitäten nach cranial an den Bassinrand. Es folgt Landlokomotion.

Phocinae

- Übergang am flachen Landteil: Bei Kontakt zum Untergrund erfolgt ein Übergang aus der Lateraloszillation oder Gleitphase in die Dorsoventralundulation.
- Sprung: Wie bei allen Sprüngen aus dem Wasser führt der Kopf die Bewegung an (Abbildung 3-130, 1-2). Bei Kontakt zum Land vollziehen die Vorderextremitäten eine Greif- und Zugsbewegung (Abbildung 3-130, 3). Der Rumpf wird im Schulterbereich ventral flexiert, der Körper durch Schubbewegung mit den Vorderextremitäten vorwärts gedrückt (Abbildung 3-130, 4-7). Nach Aufsetzen der Brust an Land erfolgt der Übergang zur Dorsoventralundulation (Abbildung 3-130, 8-10). An flachen Wasserkanten ist der Sprung weniger hoch und enthält teilweise eine laterale Gleitkomponente. Gelegentlich bleibt das Tier an der Wasserkante mit dem posterioren Rumpf im Wasser liegen (Abbildung 3-131). Der Brustbereich liegt dem Land auf, die Vorderextremitäten sind nach cranio-lateral abgespreizt.

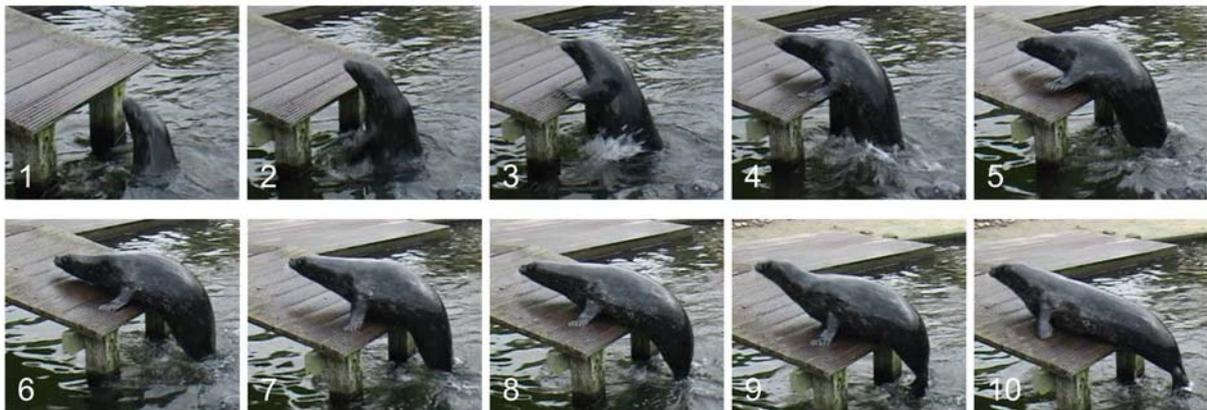


Abbildung 3-130: Sprung an Land, *Phoca* (DH). 1-3 Der Körper wird aus dem Wasser katapultiert und durch Ventralflexion das Gewicht zum Land verlagert. 4-9 Die Vorderextremitäten schieben den Körper vorwärts und es kommt zur Dorsoventralundulation (10).



Abbildung 3-131: Liegenbleiben an der Wasserkante, *Phoca* (ZF).

- Ziehen mit den Vorderextremitäten (Abbildung 3-132): Die Digiti manus greifen durch Palmarflexion nach der Bassinkante (1). Durch Adduktion und Retraktion einer Vorderextremität, Flexion der Articulatio humeroradialis sowie Lateralflexion des Rumpfes wird der Körper ruckartig auf den Landteil hochgezogen (2-4). Schließlich wird die zweite Manus auf der Bassinkante abgelegt (5).



Abbildung 3-132: Ziehen mit den Vorderextremitäten, *Phoca* (ZHR). Die rechte Vorderextremität greift nach der Bassinkante und zieht mithilfe einer Lateralflexion des Rumpfes den Körper hoch.

3.3 Semiaquatische Mammalia

Bei den semiaquatischen Mammalia finden sich viele der pinnipeden Bewegungskategorien wieder, sowohl an Land als auch im Wasser. Im Gegensatz zu den Pinnipedia und anderen aquatischen Mammalia wie den Cetacea und den Sirenia sind die Extremitäten semiaquatischer Mammalia nicht zu Flossen umgebildet oder gar vollständig reduziert, sondern sind voll tragfähig. Damit können sie an Land unterschiedliche Gangarten und Sprünge einsetzen und vollständig vom Untergrund abgestemmt stehen. Außerdem sind sie zu Manipulationen mit ihren Extremitäten in der Lage (vgl. KÜMMELL 2009). Im Wasser zeigen sie aufgrund ihrer Extremitätenform energetisch aufwändigere, widerstandsbasierte Antriebsmodi wie Paddeln oder Rudern (u.a. FISH 1996b). Dabei wird die Energieeffizienz im Vergleich zu schwimmenden terrestrischen Mammalia dadurch erhöht, dass sich zwischen den Digiti der antriebserzeugenden Extremitäten Schwimmhäute aufspannen (Bsp. Biber, FISH & STEIN 1991) oder die Antriebsfläche durch Haarsäume erweitert wird (Bsp. Bisamratte, FISH 1984). Außerdem kann beim Paddelantrieb im Vergleich zu den terrestrischen Mammalia Energie durch einen bipeden Antrieb, das heißt einem alleinigen Antrieb über die Vorder- oder Hinterextremitäten, gespart werden (LONG *et al.* 2006). Die rumpfflexiblen Lutrinae weisen neben dem Paddelantrieb auch einen Undulationsantrieb durch Dorsoventralflexionen des Rumpfes auf. Dieser liegt energetisch zwischen dem widerstandsbasierten Antrieb der terrestrischen und anderen semiaquatischen und dem oszillatorischen Antriebsmodus der aquatischen Mammalia (FISH 1996b). Außerdem zeigen diese rumpfflexiblen Formen im Wasser auch eine höhere Beweglichkeit und Manövrierfähigkeit als andere semiaquatische Mammalia (Abbildung 3-133). Zum Ruhen

kommen semiaquatische Mammalia meist an Land (Abbildung 3-134, Abbildung 3-135, Abbildung 3-136).

Da semiaquatische Mammalia sowohl im Wasser als auch an Land auf eine Isolierung über ihr Fell angewiesen sind und eine im Vergleich zu terrestrischen Mammalia höhere Felldichte sowie abweichende Haarstruktur aufweisen (KUHNS 2009, KUHNS *et al.* 2010, LIWANAG *et al.* 2012a), ist der Aufwand zur Fellpflege im Vergleich zu den Pinnipedia höher. Insbesondere solche Formen, die sich teilweise in Salz- oder Brackwasser aufhalten, zeigen daher ausgeprägtes Komfortverhalten (KRUUK & BALHARRY 1990, Abbildung 3-137). Bei Beobachtungen in Zoos an Pinnipedia wurde Komfortverhalten an Land und im Wasser überwiegend bei den Seebären (*Arctocephalus*) beobachtet, was mit hoher Wahrscheinlichkeit mit der allein in dieser pinnipedalen Gruppe vorhandenen Unterwolle (IRVING *et al.* 1962, LIWANAG *et al.* 2012a) zusammenhängt.

Die Ausprägung des Sozialverhaltens der semiaquatischen Mammalia hängt allgemein stark von der arttypischen Sozialstruktur zusammen. Bei solitär lebenden Arten beschränkt sich das Sozialverhalten auf Paarung und Mutter-Kind- und eventuell Kind-Kind-Interaktionen (Abbildung 3-138). In Gruppen lebende Arten zeigen dagegen eine größere Vielfalt an Sozialverhalten.

Im Gegensatz zu den Pinnipedia, die zum Nahrungserwerb an das Wasser gebunden sind, findet die Nahrungssuche bei den semiaquatischen Mammalia sowohl an Land als auch im Wasser statt. So ernähren sich beispielsweise Biber (*Castor*) rein pflanzlich von Rinde, Blättern, Gräsern und Wasserpflanzen. Die Lutrinae fressen je nach Art neben Fischen, Krebs- und Weichtieren auch Amphibien, Reptilien, Vögel und deren Eier sowie Kleinsäuger.



Abbildung 3-133: Rumpfflexibilität, Zwergotter (*Aonyx*, ZF)



Abbildung 3-134: ruhender Fischotter (*Lutra*, ZHR)



Abbildung 3-135: ruhender Seeotter (*Enhydra*, ZA) an Land



Abbildung 3-137: Seeotter (*Enhydra*, ZA) bei der Fellpflege im Wasser

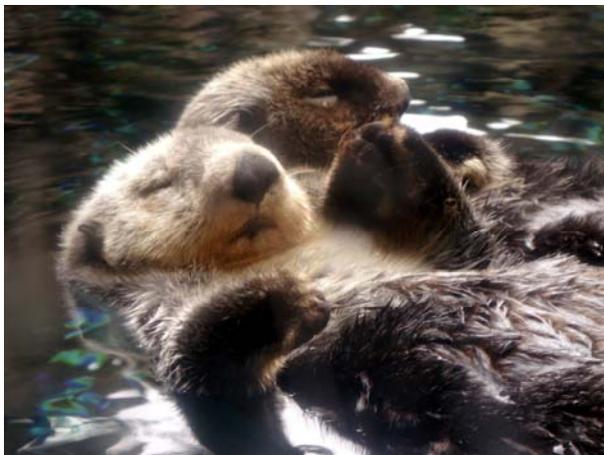


Abbildung 3-136: im Wasser treibende Seeotter (*Enhydra*, DBR)



Abbildung 3-138: Zwergotter (*Aonyx*, ZAMB) Mutter mit Jungen in Wurfhöhle

3.4 Aquatische Mammalia

Die einzigen aquatischen Mammalia neben den Pinnipedia sind die Cetacea und Sirenia. Im Gegensatz zu den Pinnipedia sind die Angehörigen dieser Gruppen nicht mehr zum Landgang in der Lage, da ihre Hinterextremitäten vollständig reduziert sind. Allein der Orca (*Orcinus orca*, Cetacea) kann zum Beutefang absichtlich im Flachwasserbereich stranden und sich durch unterschiedliche Rumpfflexionen und Schläge mit der Schwanzfluke wieder ins tiefere Wasser manövrieren (diverse Filmdokumentationen). Im Wasser spiegeln die Bewegungskategorien jedoch nahezu diejenigen der Pinnipedia wider. Die Cetacea sind teilweise sprunghaft (Abbildung 3-139), bei den Sirenia sind Sprünge extrem selten und eher flach. Beim Schwimmen werden energiesparende Oszillationsantriebe eingesetzt (FISH 1996b, Abbildung 3-140). Einige Cetacea wie Delfine und Orcas sind schnelle und wendige Schwimmer (28,5 km/h, FISH 1998). Andere Cetacea und die vegetarischen Sirenia sind

dagegen eher langsam und aufgrund ihrer Körpergröße weniger wendig (bis 12 km/h, HOELZEL 2002; 5 km/h, KOJESZEWSKI & FISH 2007). Komfortverhalten fehlt bei beiden Gruppen, da im Laufe der Evolution das Fell vollständig verloren ging und die Körperisolierung allein über die für aquatische Mammalia typische Blubber erfolgt.



Abbildung 3-139: Diverse Sprünge beim Delfin (*Tursiops*, DH)



Abbildung 3-140: Delfine (*Tursiops*, DH) beim Schwimmen unter Wasser über Caudaloszillation

4 Anatomie rezenter Pinnipedia

Mitte des 16. Jahrhunderts entstanden erste Illustrationen zu Walross und Seehund. Erst zweihundert Jahre später erschienen Beschreibungen zu Seelöwe und Seebär (Otariidae) durch Georg Wilhelm Steller (1751). Weitere Beschreibungen verschiedener Pinnipedia stammen aus der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts von Pierre-Joseph van Beneden (1876), John Edward Gray (1866) und Joel Allen (1880). Keine dieser frühen Arbeiten setzte sich mit der Anatomie der pinnipeden Carnivora auseinander. Anatomische und vergleichend anatomische Untersuchungen zu dieser Tiergruppe entstanden erst im späten 19. und frühen 20. Jahrhundert. Hier sind insbesondere die Arbeiten von MURIE (1871, 1872, 1874) zu *Odobenus* und *Eumetopias* sowie HOWELL's 1929 publizierte vergleichende Arbeit zur Anatomie von *Phoca* und *Zalophus* zu erwähnen (BERTA & SUMICH 1999, PERRIN *et al.* 2008).

Diese und neuere Arbeiten zur Anatomie der pinnipeden Carnivora werden in diesem Kapitel herangezogen, um die anatomischen Besonderheiten der einzelnen Gruppen hervorzuheben und mit ihrer (Fort-)bewegung in Korrelation zu setzen. Als problematisch stellen sich dabei die unterschiedlichen Größenvergleiche heraus. So wird im Originaltext von HOWELL (1929) die prozentuale Größenangabe der Knochen und Wirbelsäulenabschnitte in Relation zur „body length“ [*sic*, u.a. S. 9] angegeben. Diese umfasst die Summe der Längen von Thorakal-, Lumbal- und Sakralwirbelsäule und wird im Folgenden deshalb mit Rumpflänge übersetzt. Im Gegensatz dazu erwähnt PIÉRARD (1971) in seiner Beschreibung der Anatomie von *Leptonychotes* gelegentlich als Größenrelation die „trunk length“ [*sic*, u.a. S. 62], welche sich beim Nachrechnen als Thoracolumballänge herausgestellt hat. In der Arbeit zur Anatomie von *Ommatophoca* (PIÉRARD & BISAILLON 1978) wird explizit die Thoracolumbarlänge als Größenvergleich erwähnt.

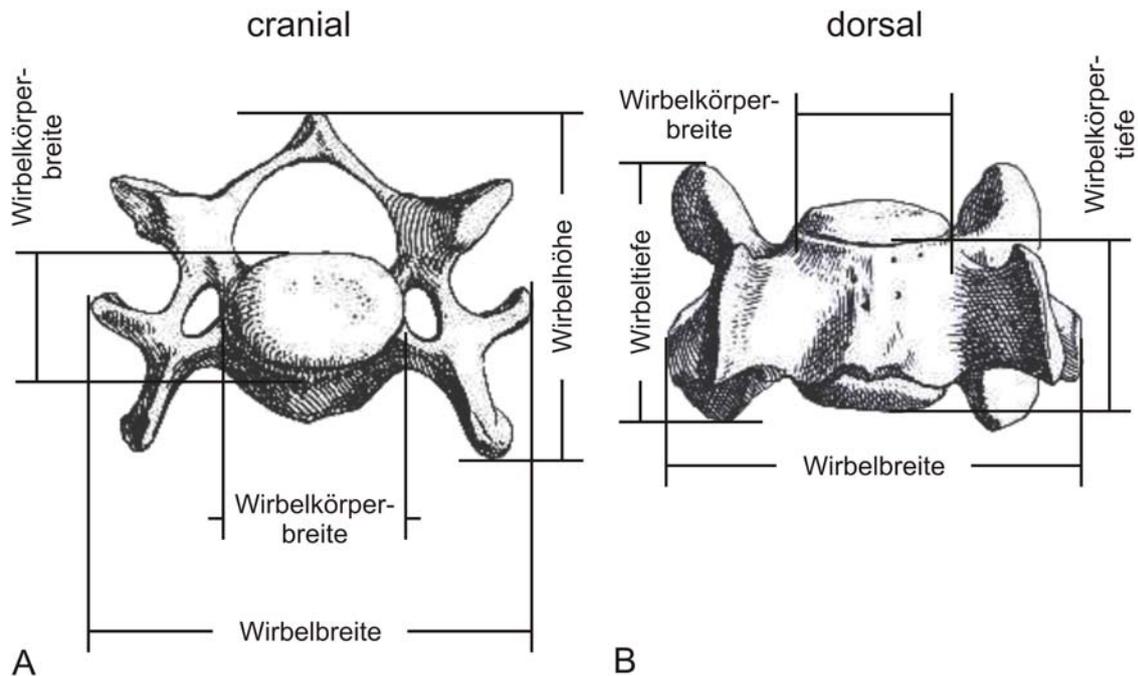


Abbildung 4-1: Wirbelmaße anhand eines Cervikalwirbels von *Phoca vitulina* nach LUCAE (1876). A) von cranial, B) von dorsal.

Teilweise werden die in der Literatur vorhandenen osteologischen Beschreibungen durch eigene Beobachtungen an Skelettmaterial aus verfügbaren Sammlungen ergänzt (vgl. 2.1 Material). Die Problematik dabei ist jedoch, dass pinnipede Skelette und Skelettelemente nur in wenigen Sammlungen und nicht in ausreichender Zahl vorhanden sind. Zwar konnte für die Arbeit Skelettmaterial nahezu jeder Art bzw. Gattung dokumentiert werden, umfasst jedoch nur jeweils ein bis drei Individuen. Dadurch kann es zu Fehlinterpretationen bezüglich der osteologischen Merkmale kommen, wenn diese bei den untersuchten Individuen auftreten, aber möglicherweise nicht artspezifisch sind.

Um die osteologischen Besonderheiten der einzelnen Gruppen mit ihren Bewegungsoptionen in Verbindung zu setzen, sind zudem myologische Daten notwendig. Diese mussten für diese Arbeit aus bereits vorhandenen Beschreibungen exzerpiert werden.

4.1 Otariidae

4.1.1 Grunddaten

Obwohl keine anatomischen Untersuchungen arctocephaliner Otariidae zu finden sind, zeigen eigene anatomische und lokomotionsbezogene Beobachtungen, dass sich alle Arten der Otariidae zu einem gemeinsamen Konstruktionstypen zusammenfassen lassen. Eine Unterteilung in die Unterfamilien Otariinae und Arctocephalinae erfolgt demnach nicht. Dies

wird auch durch Untersuchungen zu Morphologie, Molekularbiologie und Genetik von REPENNING & TEDFORD (1977), LENTO *et al.* (1995), BERTA & SUMICH (1999), WYNEN *et al.* (2001), ARNASON *et al.* (2006), FULTON & STROBECK (2006), HIGDON *et al.* (2007), YONEZAWA *et al.* (2009) gestützt.

Die folgenden anatomischen Grunddaten zu den Otariidae wurden auf Basis der Beschreibungen von MURIE (1874), HOWELL (1929), MORI (1958), KING (1983) und BERTA & SUMICH (1999) erstellt. Für die Vorderextremität wurde zusätzlich die Arbeit von ENGLISH (1977) herangezogen. Viele der Angaben wurden präzisiert und ergänzt.

Prozentuale Größenangaben bei Knochen in Relation zur Rumpflänge stammen von HOWELL (1929). Da in keiner der angegebenen Literaturstellen die Position des Tieres während der Beschreibung klar gestellt wird, dient als Richtlinie für Richtungsangaben im Text die folgende Zeichnung von *Eumetopias* (Abbildung 4-2).

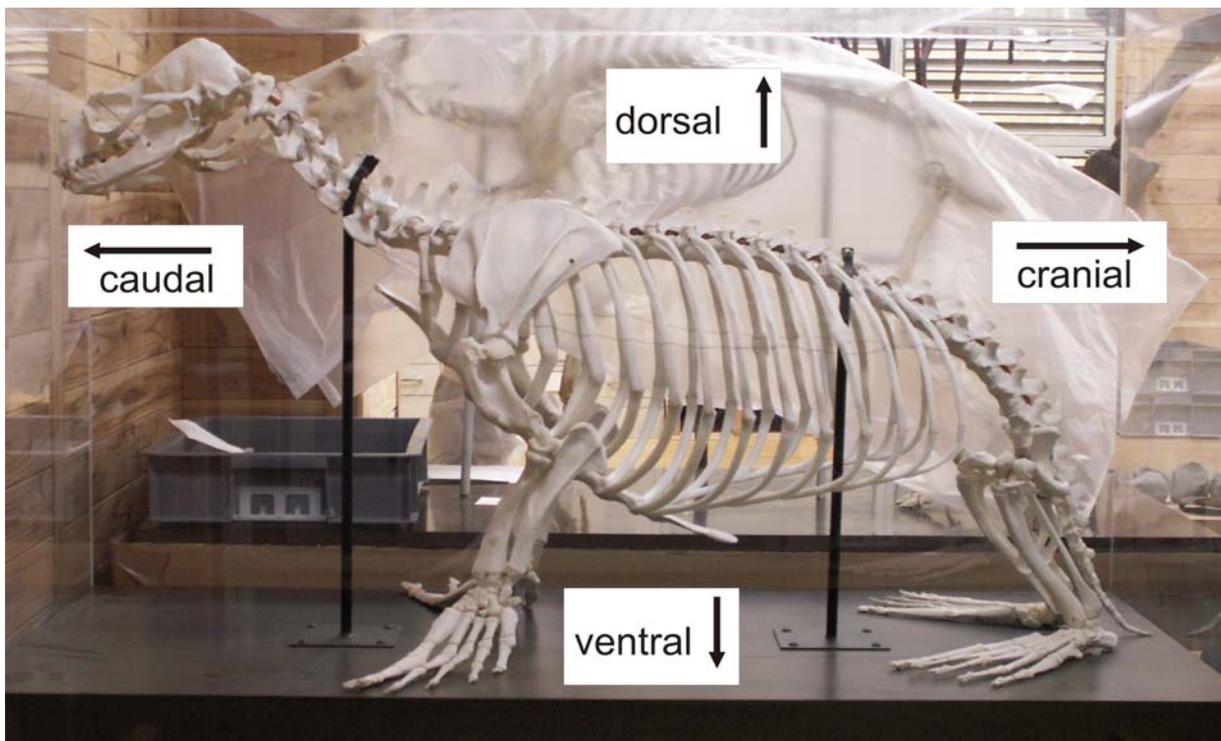


Abbildung 4-2: *Otaria byronia*, montiertes Skelett (FPDM) mit den im Text verwendeten Richtungsangaben.

Achsenskelett

Die Wirbelsäule der Otariidae besteht aus 39-44 Wirbeln mit einer Wirbelformel von C7/ Th15/ L5/ S3-4/ Cd8-14 (MURIE 1874, HOWELL 1929, MORI 1958). Die Cervikalwirbelsäule (Abbildung 4-3) entspricht 24% der Rumpflänge (HOWELL 1929). Die Cervikalwirbel der

Otariidae sind die größten der Wirbelsäule und haben die massivsten Processus transversi et spinosi (MURIE 1874, BERTA & SUMICH 1999). Der Atlas hat keinen Wirbelkörper (MORI 1958) und caudal ein Tuberculum dorsale. Der Axis ist der kleinste der Cervikalwirbel (MORI 1958). An seiner ventralen Körperfläche befinden sich ein Paar Gruben, an denen der M. longus colli seinen Ursprung hat (MORI 1958). Die Processus transversi des C4 haben je zwei Tubercula anterioria (MORI 1958). Die Processus transversi der Cervikalwirbel sind im Vergleich zu *Phoca* breiter und weiter nach ventral gerichtet (HOWELL 1929). Von C3 nach C7 nimmt die Höhe der Processus spinosi kontinuierlich zu (HOWELL 1929, MORI 1958).

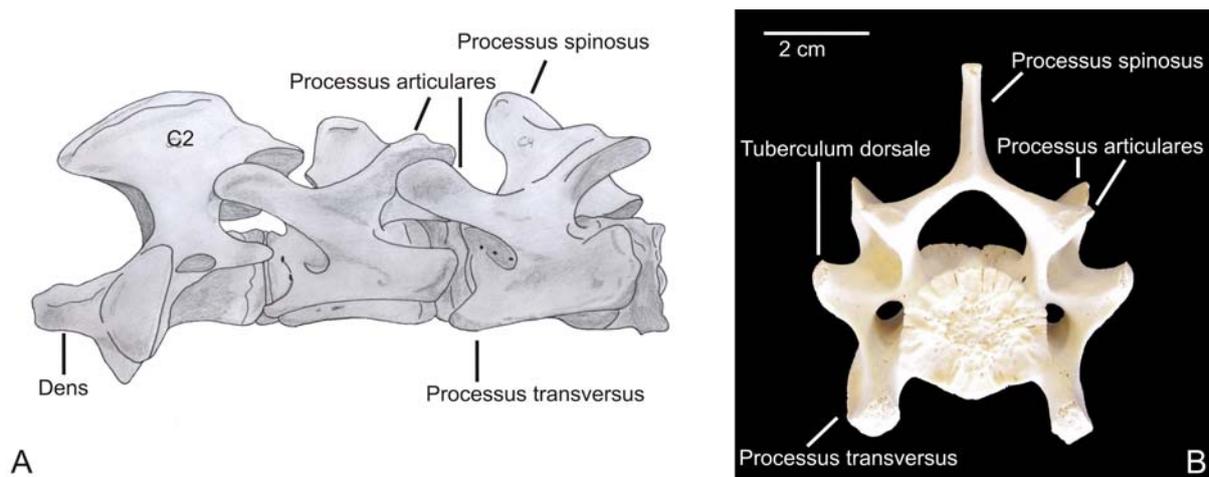


Abbildung 4-3: A) *Zalophus californianus* (DMMS I-A/131). Cervikalwirbelsäule C2 (Axis) bis C4. Lateralansicht. B) *Arctocephalus pusillus* (DMMS I-A/4111). Cranialansicht eines einzelnen Cervikalwirbels. Wirbelnummer nicht bekannt.

Die Thorakalwirbelsäule (Abbildung 4-4) entspricht 67% der Rumpflänge. An den ventralen Flächen der Processus transversi sind ovale, konkave Gelenkflächen (MORI 1958). Auf jeder Seite des Wirbelkörpers nahe dem cranialen Rand befindet sich je eine Vertiefung für den Rippenkopf (MORI 1958). Der Processus spinosus von T1 ist etwa so hoch wie der Wirbelkörper (MORI 1958). Nach caudal werden die Processus spinosi kontinuierlich niedriger und breiter (HOWELL 1929, MORI 1958), sind aber länger als die der Phocinae (KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Die Thorakalwirbelsäule der Otariidae hat keine eindeutige Vertebra anticlinalis (MORI 1958).

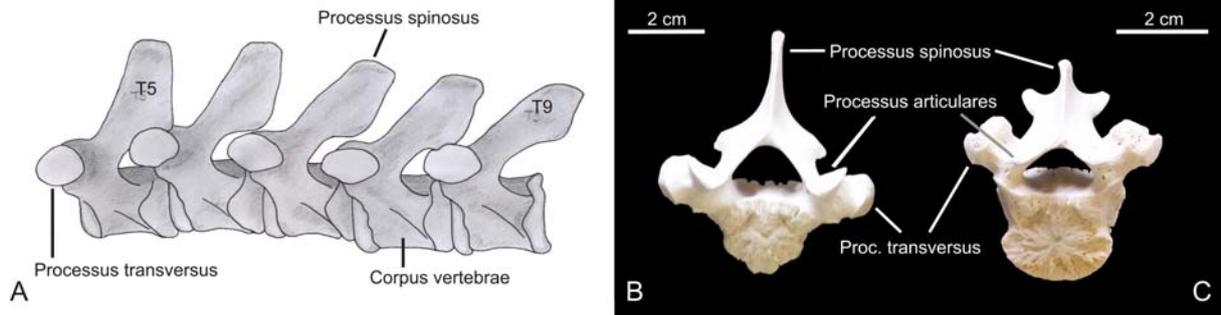


Abbildung 4-4: A) *Eumetopias jubatus* (FPDM, -). Thorakalwirbelsäule von T5 bis T9. Lateralansicht. B) *Arctocephalus pusillus* (DMMS I-A/4111). Cranialansicht eines Thorakalwirbels aus dem cranialen Thorakalbereich, C) *Arctocephalus pusillus* (DMMS I-A/4111). Cranialansicht eines Thorakalwirbels aus dem caudalen Thorakalbereich. Wirbelnummern bei B und C nicht bekannt.

Die Lumbalwirbel (Abbildung 4-5) sind ähnlich geformt wie die caudalen Thorakalwirbel (HOWELL 1929). An allen Wirbeln befinden sich Processus ventrales (HOWELL 1929). Die Processus transversi sind nach ventrocranial gerichtet (MORI 1958), etwa so lang wie breit und schwächer als bei den Phocidae (KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Die Processus articulares craniales sind nach dorsolateral gerichtet (MORI 1958). Die Breite der Lumbalwirbel nimmt nach caudal zu.

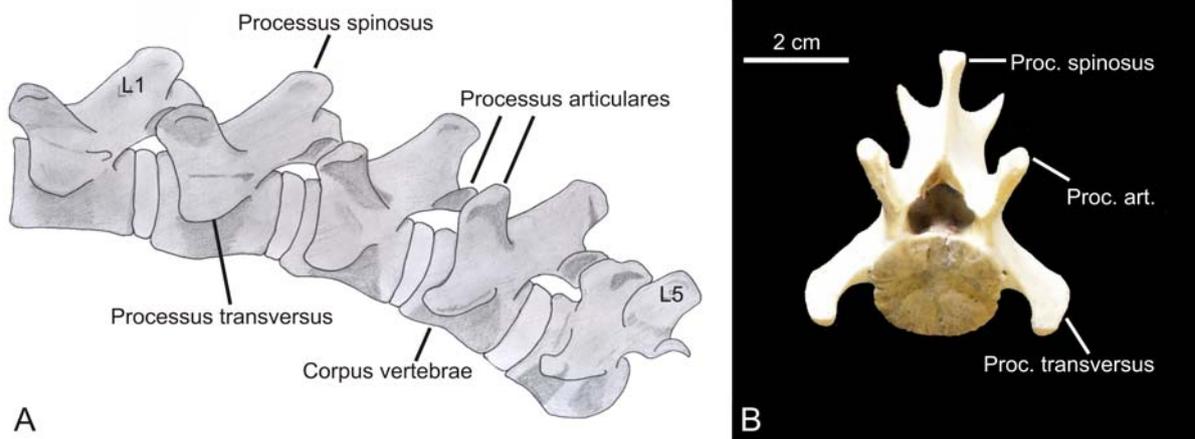


Abbildung 4-5: A) *Otaria byronia* (FPDM, -). Lendenwirbelsäule von L1 bis L5. Lateralansicht. B) *Zalophus californianus* (DMMS I-A/131). Cranialansicht eines Lendenwirbels. Wirbelnummer nicht bekannt.

Das Sacrum (Abbildung 4-6) aus drei Sacralwirbeln nimmt 11% der Rumpflänge ein. Von S1 nach S3 nimmt die Wirbelbreite kontinuierlich ab (HOWELL 1929, MORI 1958).

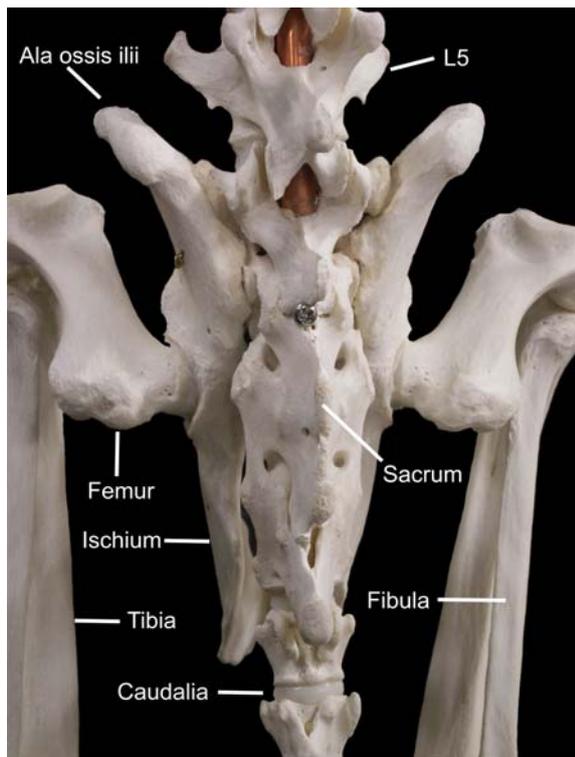


Abbildung 4-6: *Otaria byronia* (FPDM, -). Sacrum am Pelvis des stehend montierten Skeletts. Caudalansicht. Ohne Maßstab.

Die 14 Caudalwirbel entsprechen 24% der Rumpflänge (Abbildung 4-7). Die ersten beiden Caudalwirbel haben caudalwärts gebogene Processus spinosi, Cd 1-3 haben Processus transversi (MURIE 1874, MORI 1958). Alle darauf folgenden Caudalia haben weder Processus spinosi noch transversi (MURIE 1874).



Abbildung 4-7: *Zalophus californianus* (DMMS I-A/131). Caudalia. Lateralansicht.

Das Sternum (Abbildung 4-8) besteht aus meist 8 Sternebrae. Das Xiphoid ist spatelförmig. Das Manubrium entspricht etwa einem Drittel der Sternumlänge (MORI 1958). Es ist nach cranial durch einen knöchernen Fortsatz am Ansatzpunkt des ersten Rippenpaares bis zum cranialen Rand des C7 verlängert. Wenn das Tier aufrecht sitzt, ist der Fortsatz als Knoten sichtbar (KING 1983).



Abbildung 4-8: *Arctocephalus pusillus* (DMMS I-A/4111). A) Sternebrae in Ventral- oder Dorsalansicht. B) Manubrium in Ventralansicht. C) Otariidae indet. (DMMS, -). Manubrium in Lateralansicht.

Die Otariidae haben 15 Paar Rippen (Abbildung 4-9) (HOWELL 1929, MORI 1958). Davon ist die erste, nahezu gerade Rippe am kürzesten (MORI 1958). Je nach Individuum erfolgt Richtung Rippe 8 - 10 eine kontinuierliche Längenzunahme, danach wieder eine Verkürzung zur letzten Rippe hin (MURIE 1874, MORI 1958). Alle Rippen haben gut entwickelte Caput costae und sind fest mit den Thorakalwirbeln verbunden. Es handelt sich um acht Costae verae, vier Costae spuriae und drei Costae fluctuantes (BERTA & SUMICH 1999).

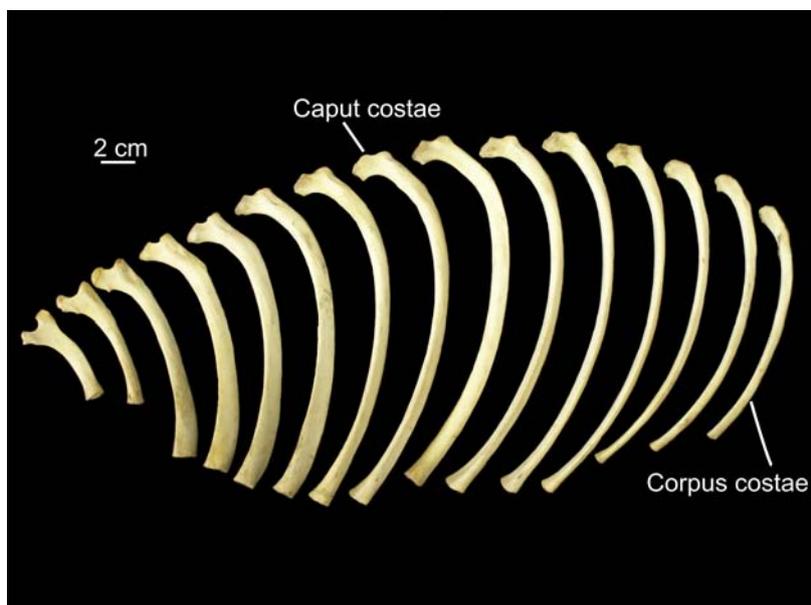


Abbildung 4-9: *Zalophus californianus* (DMMS I-A/131). Rippen. Linke Seite aufgereiht. Cranialansicht.

Schultergliedmaße

Die Vorderextremität ist im Vergleich zu derjenigen terrestrischer Mammalia kurz und teilweise in die Körperkontur eingefasst. Die Achsel der Otariidae befindet sich etwa auf halber Unterarmlänge (BERTA & SUMICH 1999).

Die Scapula (Abbildung 4-10, Anhang 1) ist fächerförmig (ENGLISH 1977). Sie ist an der lateralen Thoraxseite zwischen der 1. und 5. Rippe positioniert (MORI 1958). Ihre Facies costalis ist tief konkav und schließt die Fossa subscapularis ein. Auf dieser befinden sich 6 Muskelgrate und somit 5 Gruben, an denen der M. subscapularis entspringt (MORI 1958). Sein cranialer Teil überlagert den mittleren Teil, weshalb er einen eigenen Namen trägt: M. episubscapularis (*sensu* HOWELL 1929, ENGLISH 1977). Die Facies lateralis ist konvex und durch die Spina scapulae in eine Fossa supraspinata und eine Fossa infraspinata unterteilt (Abbildung 4-10). Die Fläche der Fossa supraspinata ist zwei- bis dreimal so groß wie die der Fossa infraspinata (MURIE 1874, HOWELL 1929, MORI 1958, ENGLISH 1977, KING 1983). Der Processus hamatus nimmt das ventrale Zehntel der Spina scapulae ein. Auf der cranialen Fläche der Spina hat der M. supraspinatus seinen Ursprung, auf der caudalen Fläche der M. infraspinatus. Die Fossa supraspinata ist etwa mittig durch einen dorsoventral verlaufenden Grat unterteilt, der Spina scapulae accessoria (*sensu* MORI 1958, MURIE 1874, ENGLISH 1977, BERTA & SUMICH 1999). An ihr setzt eine Aponeurose an, die den M. supraspinatus teilt (ENGLISH 1977). Dadurch ist der M. supraspinatus viel größer als bei *Phoca*. Die Vergrößerung der Fossa supraspinata sowie die Entwicklung des darauf befindlichen Grates in Korrelation zu dem vergrößerten M. supraspinatus und der den Muskel unterteilenden Aponeurose deuten auf gefiederte Muskelköpfe hin, die bei fissipeden Carnivora meist parallelfaserig sind (ENGLISH 1977, BERTA & SUMICH 1999). Die Fossa infraspinata ist caudal durch einen Grat begrenzt (MURIE 1874, ENGLISH 1977). Hier haben das Caput longum des M. biceps brachii, die Mm. epitrochlearis (= tensor fasciae antebrachii) et infraspinatus, Teile des M. deltoideus, das Caput laterale des M. triceps brachii und der caudalen Teil des M. subscapularis ihre Ursprünge (ENGLISH 1977). Der M. deltoideus überlagert nahezu die gesamte Fossa infraspinata (HOWELL 1929). Der Angulus caudalis ist gerundet und hat einen Grat für den Ursprung des M. teres major (MORI 1958) sowie paarige Fossae für die caudalen Fasern der Mm. deltoideus et teres major. Der Angulus cranialis hat einen stumpfen Winkel von 120-130°. Der Margo dorsalis zieht nach caudoventral und ist der längste der Ränder. Die Epiphysenfuge ("epiphyseal cartilage", HOWELL 1929, S.25) entlang dieses Randes ist am Angulus caudalis verknöchert (HOWELL 1929). Der Margo cranialis hat weder einen Processus coracoideus noch eine Incisura scapulae (MORI 1958). Der Angulus cranialis hat einen Winkel von etwa 135°. An der

caudalen Fläche des Collum scapulae ist eine Vertiefung für den Ursprung des *M. triceps brachii* (MORI 1958).

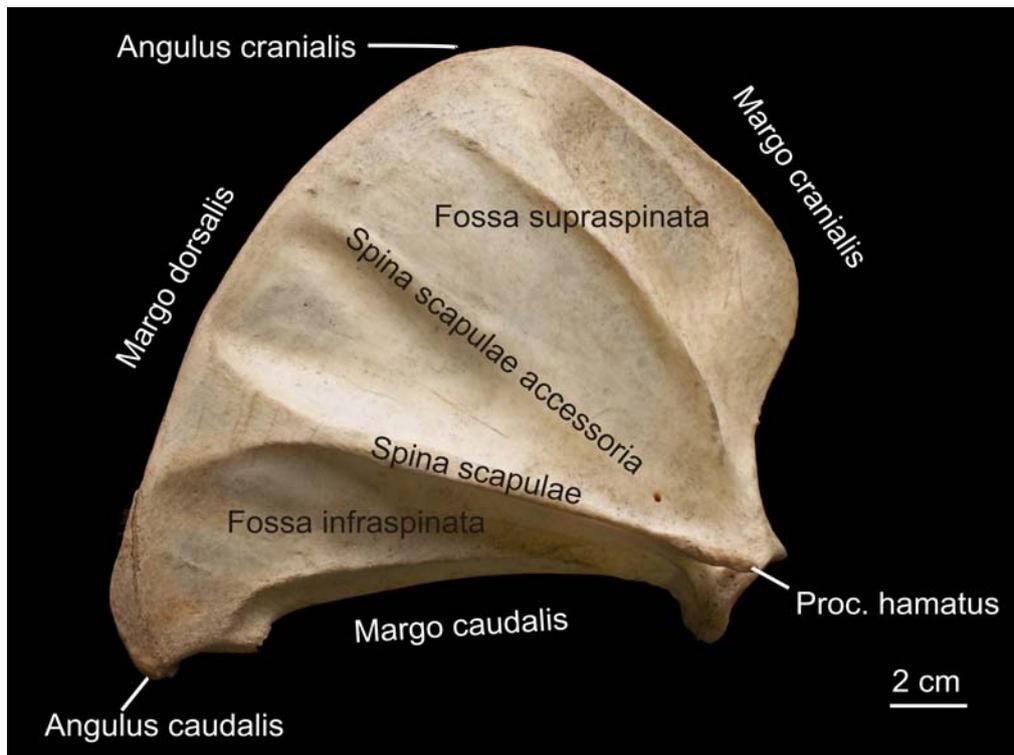


Abbildung 4-10: Otariidae indet. (DMMS, -). Scapula, rechts. Facies lateralis,

Der Humerus (Abbildung 4-11, Anhang 2) entspricht 27% der Armlänge und 18% der Rumpflänge. Seine Gelenkflächen sind bei *Zalophus* kräftiger als bei *Phoca* (HOWELL 1929). Das Tuberculum majus überragt das Caput humeri (HOWELL 1929, MORI 1958, ENGLISH 1977, KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Nach distal geht es in die Crista deltopectoralis über (HOWELL 1929, MORI 1958, KING 1983). Das Tuberculum majus ist Ansatzfläche der *Mm. supraspinatus, infraspinatus et subscapularis* (ENGLISH 1977) sowie dem *M. deltoideus*, der Rotatorenmanschette (BERTA & SUMICH 1999). Wie bei *Phoca* durch das Tuberculum minus macht die zur Gelenkfläche des Humeruskopfes erhabene Lage des Tuberculum majus bei *Zalophus* den Humerus zu einem längeren Hebelarm für Protraktionen und Rotationen verglichen mit Tieren ohne vergrößerte Tuberculi (BERTA & SUMICH 1999). Dorsal des Tuberculum majus liegt eine Grube für den Ursprung des *M. brachialis* (MORI 1958). Die Crista deltopectoralis zieht über mindestens die Hälfte bis zu $\frac{3}{4}$ der Schaftlänge nach distal, wo sie in lateralocaudaler Ansicht in einem spitzen Winkel zum Schaft endet (HOWELL 1929, MORI 1958, BERTA & SUMICH 1999). Vom Schaft hebt sie sich durch eine etwa 2mm dünne Knochenwand ab. Die Crista deltopectoralis dient als Ansatzfläche für die *Mm. pectorales, latissimus dorsi* (Pars pectoralis), *deltoideus et brachiocephalicus* (ENGLISH 1977). Das Tuberculum minus liegt mediocranial des Caput, ragt nur $\frac{1}{2}$ bis $\frac{2}{3}$ so weit nach distal wie

dieses und ist gleichmäßig gerundet (HOWELL 1929, MORI 1958). Seine Basis verschmilzt mit dem Schaft (MORI 1958). Distal der Basis des Tuberculum minus liegen die Ansätze der Mm. teres major et latissimus dorsi (Pars teres) (ENGLISH 1977). Das distale Ende des Humerus ist mediolateral abgeflacht (MORI 1958). Der Epicondylus medialis ragt nach cranial (MORI 1958). Die daran ansetzenden Unterarmflexoren sind in Bezug auf ihre Hebelwirkung und Effektivität besser entwickelt als die Extensoren (HOWELL 1929). Der Epicondylus medialis ist Ansatzfläche für die Mm. pronator teres, flexor carpi radialis et triceps brachii Caput mediale und bei einigen Otariidae für den M. flexor digitorum superficialis (ENGLISH 1977). Der Epicondylus lateralis ist ein Drittel so hoch wie der mediale. An ihm nehmen die oberflächliche Schicht der carpalen und digitalen Extensoren sowie das Ligamentum collaterale cubiti laterale ihren Ursprung und entlang der nach proximal verlaufenden Crista supracondylaris lateralis die Mm. brachioradialis et triceps brachii Caput laterale (ENGLISH 1977). Im Gegensatz zu *Phoca* hat *Zalophus* kein Foramen supracondylare (auch: Foramen entepicondylaris) (HOWELL 1929).

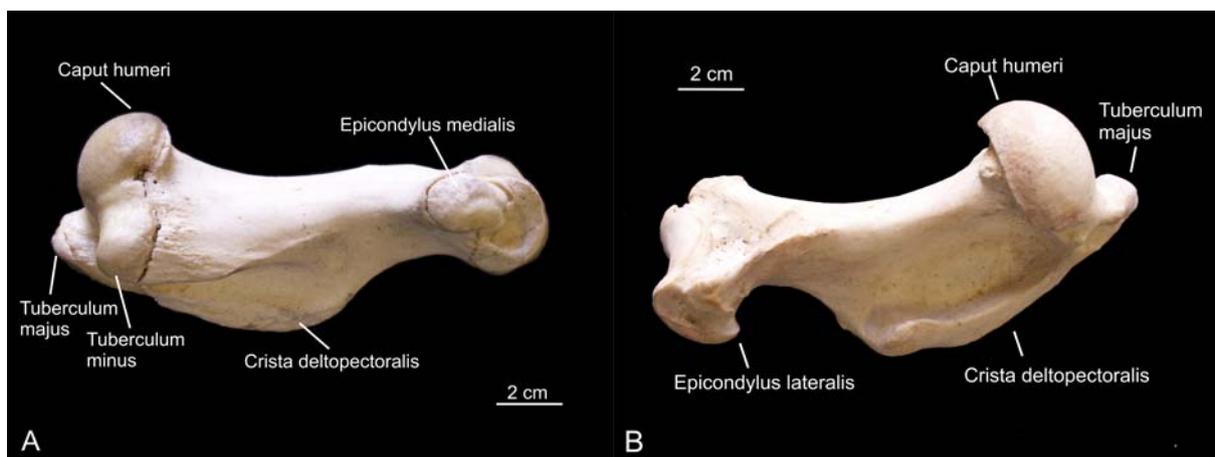
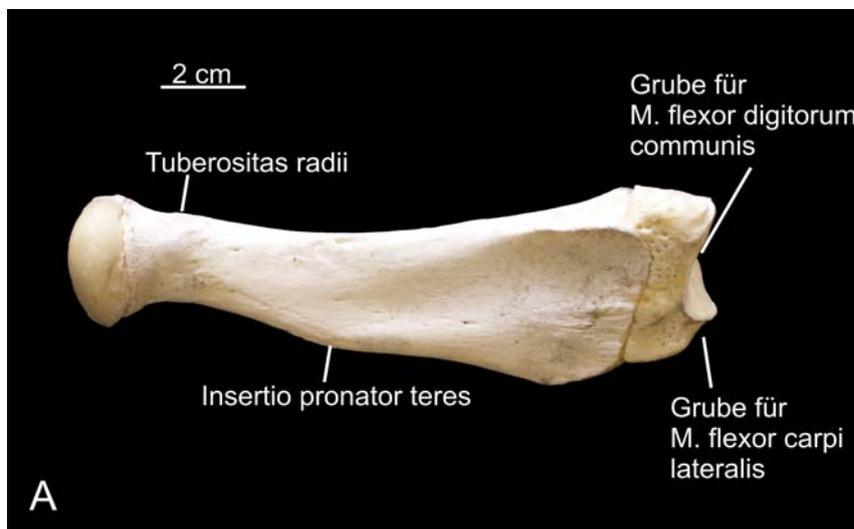


Abbildung 4-11: Otariidae. Humerus, rechts. A) *Zalophus californianus* (DMMS I-A/131). Medialansicht. B) Otariidae indet., (DMMS, -). Laterocaudalansicht. Maßstab je 2 cm.

Am Ellenbogengelenk der Otariidae gibt es einige Besonderheiten, welche beim Abstützen der auf das Gelenk wirkenden Traglast während der Landlokomotion von Vorteil sein könnten. Dies betrifft zum einen die Position des Ligamentum anulare radii. Bei terrestrischen Carnivora bildet das Ligamentum einen Ring um das Collum radii und die Incisura trochlearis. Bei den Otariidae endet es an der Capsula articularis und dem Epicondylus lateralis des Humerus. Das verhindert Rotationsbewegungen des Unterarms. Eine weitere Besonderheit des Ellenbogengelenks der Otariidae betrifft den ulnaren Teil der Articulatio humeroulnaris. Hier ist die laterale Hälfte der Incisura trochlearis ulnae im Gegensatz zu den terrestrischen Carnivora schwach entwickelt. Der Processus coronoideus

medialis ragt um 1/3 der angrenzenden Schaftdicke hervor und bildet den medialen Rand der Incisura radialis (ENGLISH 1977, BERTA & SUMICH 1999).

Der Radius (Abbildung 4-12, Anhang 3) entspricht 20% der Rumpflänge und 105% der Humeruslänge. Proximal ist der Radius zylindrisch (MORI 1958), nimmt nach dem ersten Drittel an Durchmesser zu und erreicht im distalen Radiusdrittel etwa doppelte Breite. Die beiden distalen Drittel des Radiuschaftes sind lateromedial abgeflacht. Unterhalb des Halses am caudalen Rand der Medialfläche liegt die ovale Tuberositas radii, an der der M. biceps brachii inseriert (MORI 1958, ENGLISH 1977). Am cranialen Rand der Medialfläche am proximalen Ende des zweiten Schaftdrittels befindet sich ein rauher Bereich für die Insertion des M. pronator teres (MORI 1958, ENGLISH 1977). Distal, nahe der Articulatio carpi, sind Gruben für die Bänder der Mm. flexor carpi radialis et flexor digitorum communis (HOWELL 1929, ENGLISH 1977). Auf der lateralen Fläche befinden sich distal drei ähnliche Gruben für das Band des M. abductor pollicis longus und die paarigen Bänder des M. extensor carpi radialis (ENGLISH 1977). Außerdem liegt hier am distocranialen Rand der Ansatz des Bands des M. brachioradialis (ENGLISH 1977). In der Mitte des cranialen Rands befindet sich eine Tuberosität für den Ursprung des M. flexor digitorum (MORI 1958). Der Ansatz des Ligamentum interosseum antebrachii am Radius ist unauffällig.



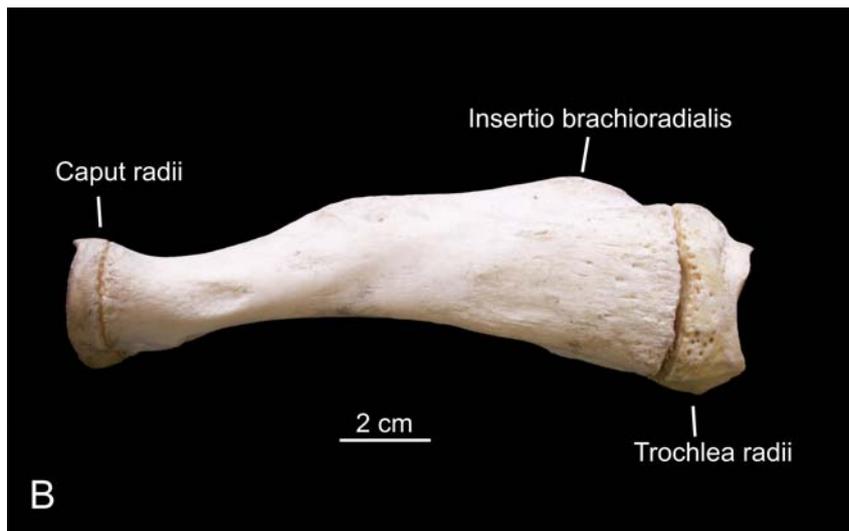


Abbildung 4-12: *Zalophus californianus* (DMMS I-A/131). Radius, rechts. A) Medialansicht, B) Lateralansicht.

Die Ulna (Abbildung 4-13, Anhang 3) entspricht 123% der Radiuslänge. Auch sie ist lateromedial abgeflacht. Proximal ist die Ulna durch einen großen Processus anconeus etwa doppelt so breit wie an ihrem distalen Ende, distal endet sie in einem Processus styloideus (ENGLISH 1977). Die Medialfläche der Ulna ist glatt und konkav (MORI 1958). Das Tuber olecrani bildet den einzigen Ursprungsort der Mm. flexor et extensor carpi ulnaris, die bei terrestrischen Carnivora beide ihren Ursprung am Humerus haben (ENGLISH 1977, BERTA & SUMICH 1999). Cranial des Tuber olecrani auf der Medialfläche trennt longitudinal ein Grat die Ursprünge der Mm. flexor carpi ulnaris et flexor digitorum communis (letztere entspricht dem M. flexor digitorum superficialis von ENGLISH 1977). Die laterale und caudale Fläche des Tuber olecrani sind rau und dienen dem Ansatz des M. triceps brachii (ENGLISH 1977). Dieser ist für die Extension des Ellenbogengelenks verantwortlich (BERTA & SUMICH 1999). Weiter distal unterteilt ein Grat die Ansatzstellen der Fasern der Mm. abductor pollicis longus et extensor carpi ulnaris (ENGLISH 1977). Der M. triceps brachii Caput laterale setzt mit einer Faszie am proximocaudalen Rand des Olecranon an. Ein am proximalen Rand des Tuber olecrani gelegener Grat markiert die laterale Abgrenzung des M. triceps Caput mediale. An der Ansatzstelle der Membrana interosseum sind keine oder nur wenige Auffälligkeiten am Knochen.

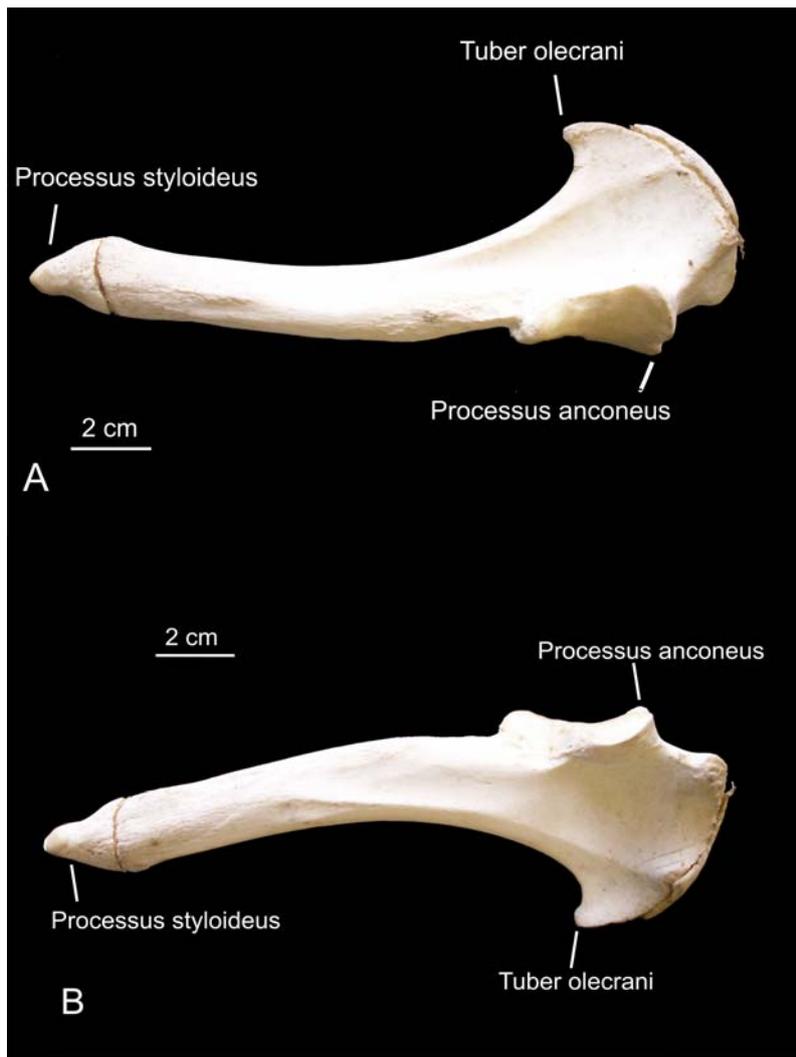


Abbildung 4-13: *Zalophus californianus* (DMMS I-A/131). Ulna, links. A) Medialansicht, B) Lateralansicht.

Die Abflachung beider Unterarmknochen hängt mit der Flossenbildung und Erweiterung der Muskelansatzflächen zusammen.

Die Manus entspricht 29% der Rumpflänge. Die tatsächliche Manusfläche wird bei allen Otariidae durch knorpelige Verlängerungen der Digiti vergrößert.

Der Carpus (Abbildung 4-14) wird von sieben Knochen in zwei Reihen gebildet. Proximal liegen Intermediaradiale, Ulnare und Os carpi accessorium, distal die Os carpale I-IV (MORI 1958). Das Intermediaradiale hat eine konvexe distale Fläche, die durch einen Grat lateromedial geteilt ist. Der craniale Teil artikuliert mit den Carpale I und II, der caudale Teil mit den Carpale III und IV (MORI 1958, ENGLISH 1976b). Das Os carpi accessorium artikuliert bei *Zalophus* nur mit dem distalen Ulnaende (MORI 1958, ENGLISH 1976b). Carpale I ist das größte der distalen Carpalia, Carpale III am kleinsten (HOWELL 1929).

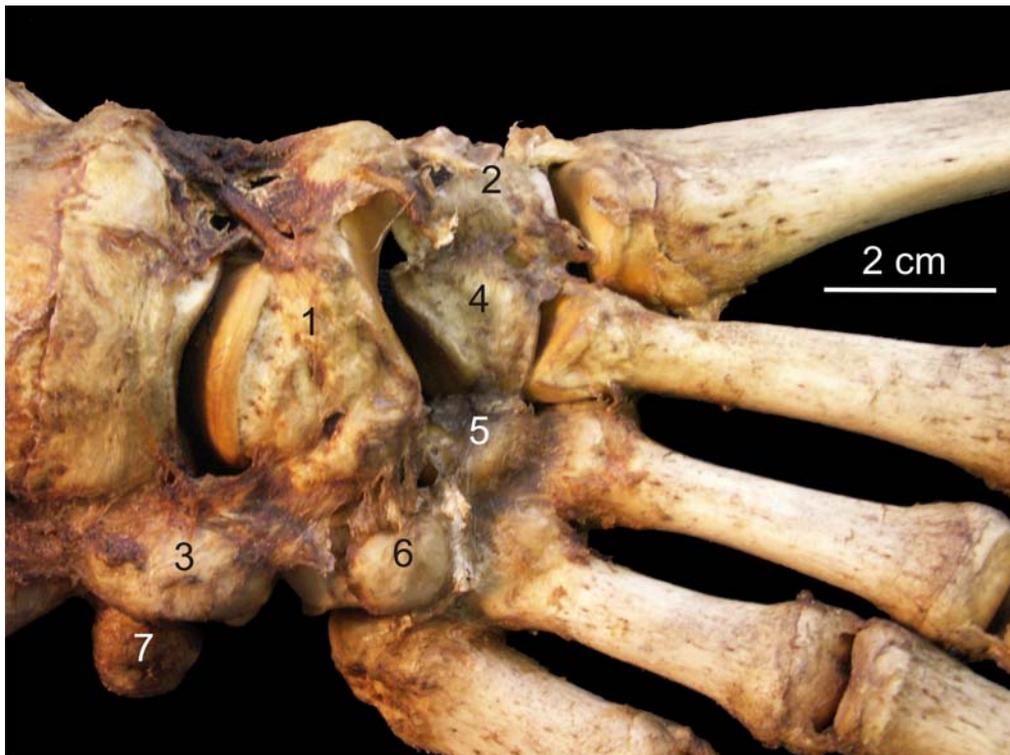


Abbildung 4-14: Otariidae indet. (ZMB). Carpus, rechts Dorsalansicht 1 Intermediaradiale, 2 Carpale I, 3 Ulnare, 4 Carpale II, 5 Carpale III, 6 Carpale IV, 7 Os carpi accessorium

Metacarpale I ist von allen Metacarpalia am längsten und kräftigsten mit dorsoventral abgeflachtem Medialrand (MURIE 1874, MORI 1958). Dies bewirkt die Stromlinienform der Flosse. Metacarpale V ist am kürzesten und ebenfalls dorsoventral abgeflacht (MURIE 1874, MORI 1958). Das proximale Ende des Metacarpale V liegt weiter proximal als die Enden der anderen Metacarpalia und artikuliert an seiner medialen Seite mit dem Carpale IV (HOWELL 1929). Daher zeigt Digitus V gerade nach distal (HOWELL 1929). Innerhalb von Digitus V ist wie bei *Phoca* eine sequenzielle Längenreduktion der Phalangen zu beobachten. Insbesondere die Phalanx media ist reduziert (KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Insgesamt ist Digitus V nur etwa halb so lang und schmaler als Digitus I, aber kräftiger gebaut als die Digiti II-IV (HOWELL 1929). Digitus III ist am schwächsten (HOWELL 1929). Der Pollex ist wie bei *Phoca* der längste Finger (HOWELL 1929). Die distalen Phalangen sind abgeflacht und unregelmäßig geformt. Sie haben Gruben für die rudimentären Fingernägel und enden in Flächen, an denen die knorpeligen Verlängerungen ansetzen (HOWELL 1929, MORI 1958, KING 1983, BERTA & SUMICH 1999, Abbildung 4-15).

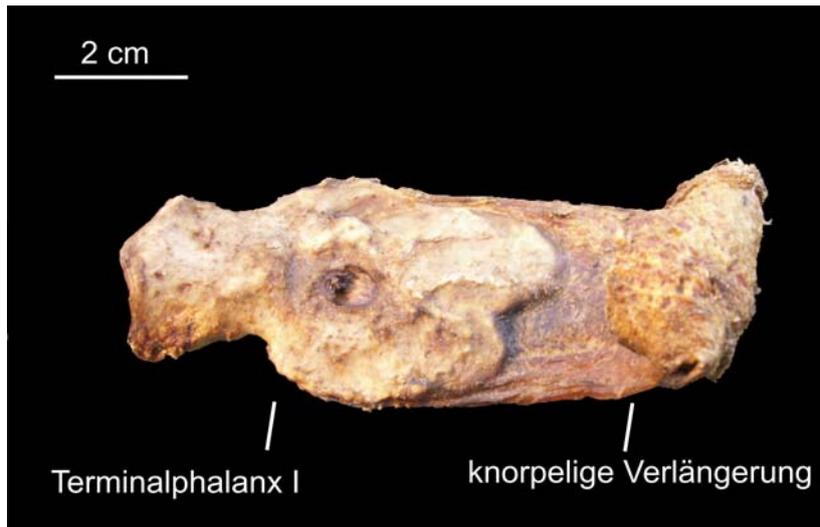


Abbildung 4-15: Otariidae indet. (ZMB, -). Distale Phalanx von Digitus I mit knorpeliger Verlängerung. Dorsalansicht. Durch das Trocknen ist der hyaline Knorpel geschrumpft und nach dorsal gebogen. Im Tier sind die knorpeligen Verlängerungen noch elastisch (eigene Beobachtung).

Beckengliedmaße

Das Becken (Abbildung 4-16, Anhang 4) entspricht 21% der Rumpflänge, das Ilium 32% der Beckenlänge (HOWELL 1929). Im Vergleich zu terrestrischen Mammalia ist das Ilium verkürzt, Ischium und Pubis verlängert. Nach MORI (1958) entspricht der craniale Teil bis zum anterioren Rand des Acetabuli 40%, der caudale Teil ab dem anterioren Rand des Acetabuli 60%. Dadurch wird wie auch bei *Phoca* eine größere Hebelwirkung erreicht. Das Foramen obturatum ist etwa 1/3 so lang und halb so hoch wie das Becken. Es wird von einem dünnen Knochenrand begrenzt (MORI 1958). Das Acetabulum umfasst im Durchmesser etwa ein Siebtel der Beckenlänge und ist flach. Cranioventral des Acetabulum befindet sich eine Erhebung, der „Processus rectus femoris“ (*sensu* HOWELL 1929, MORI 1958). Bei *Phoca* befindet sich an dieser Stelle nur eine Rauigkeit. Außerdem hat *Zalophus* einen „Processus psoaspectineus“ (*sensu* HOWELL 1929, MORI 1958), der sich ventral des Acetabulum befindet. Die Symphysis pubica ist offen (HOWELL 1929, BERTA & SUMICH 1999). Die Form des caudalen Beckenendes ist geschlechtsspezifisch bei Männchen eher rechteckig und rund bei Weibchen (KING 1983).

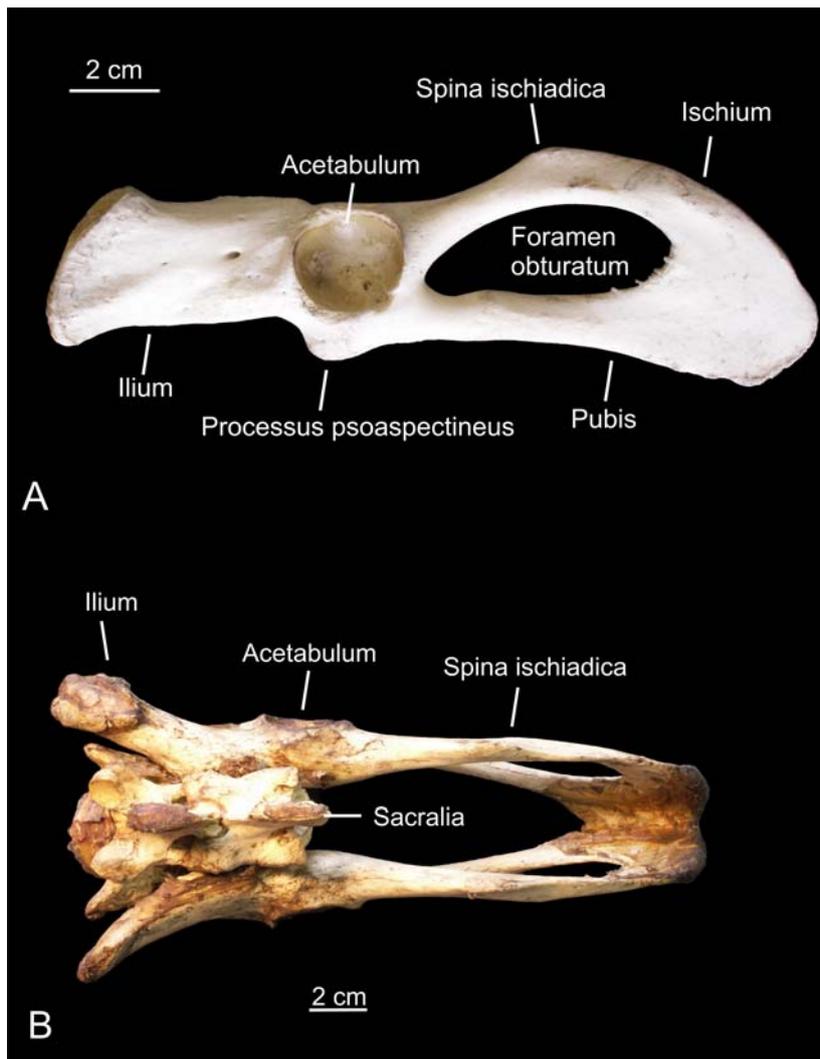


Abbildung 4-16: A) *Zalophus californianus* (DMMS I-A/131). Pelvis, links. Lateralansicht. B) Otariidae indet. (ZMB, -). Komplettes Pelvis mit Sacralia. Dorsalansicht.

Das Femur (Abbildung 4-17, Anhang 5) entspricht 18% der Bein-, 50% der Tibia- und 11% der Rumpflänge. Der Femurschaft ist mediolateral erweitert und etwa doppelt so breit wie in dorsoventraler Richtung (HOWELL 1929, MORI 1958). Der Trochanter major befindet sich lateral des Caput und endet auf derselben Ebene (HOWELL 1929, MORI 1958). Die Ansatzflächen für die Mm. gemelli et obturator sind voneinander separiert (HOWELL 1929). Der Trochanter minor reicht etwa 1/3 der Caputhöhe nach mediocranial. Er ist Ansatzfläche der Mm. pectineus et iliopsoas sowie einem Teil des M. adductor brevis (HOWELL 1929, MORI 1958, GORDON 1983). Vom Trochanter minor zum distalen Teil des Trochanter major verläuft ein Grat, an dem der M. adductor brevis ansetzt (HOWELL 1929, MORI 1958, GORDON 1983). Dieser kommt bei *Phoca* nicht vor (HOWELL 1929). Die Condyloli sind etwa gleich groß und liegen exakt im rechten Winkel zum Schaft. Eine imaginäre Linie durch beide Condyloli ergibt einen Winkel von $\sim 80^\circ$ zur Schaftachse (HOWELL 1929, MORI 1958).

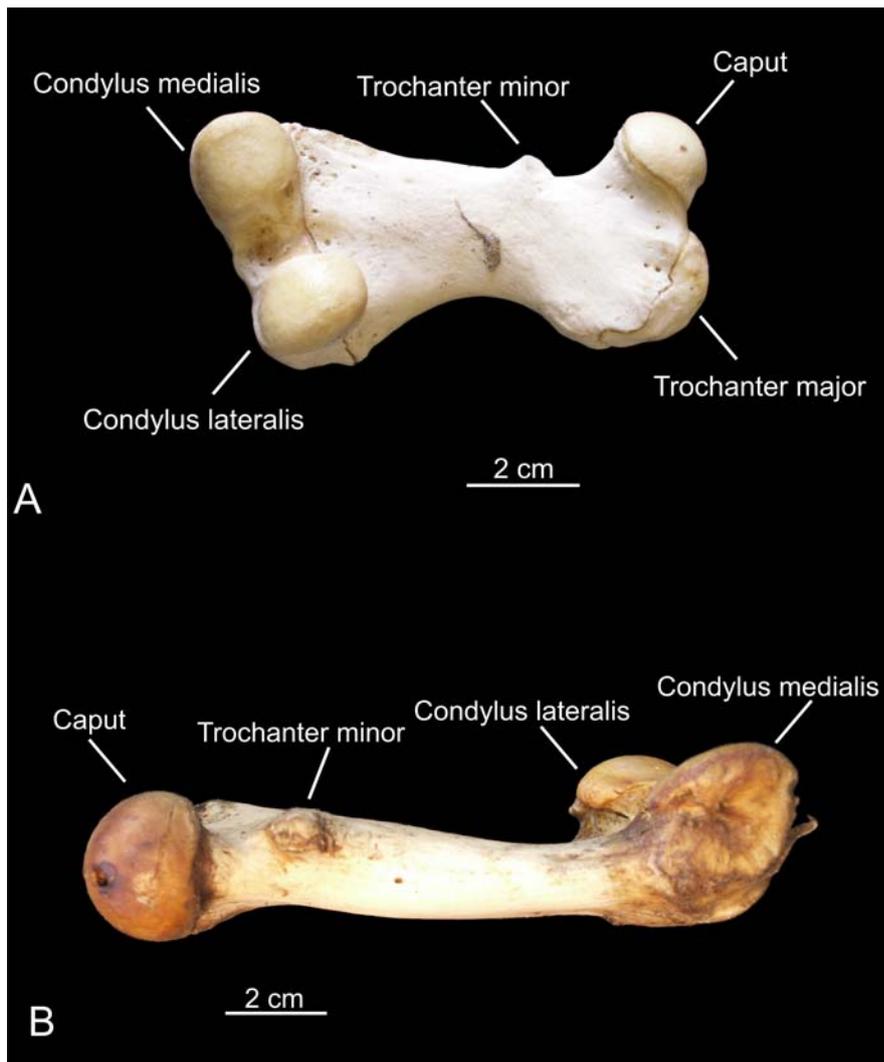


Abbildung 4-17: A) *Zalophus californianus* (DMMS I-A/131). Femur, rechts. Caudalansicht.
 B) Otariidae indet. (ZMB, -). Femur, rechts. Medialansicht.

Die Tibia (Abbildung 4-18, Anhang 6) entspricht 22% der Rumpflänge, 36% der Beinlänge und 202% (220% nach MORI 1958) der Femurlänge. Sie ist gerade und wird an der Schaftmitte etwa $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{3}$ so dick wie an den Enden. Der Schaftquerschnitt ist in den proximalen $\frac{2}{3}$ etwa zylindrisch und wird zum distalen Teil hin viereckig. Die proximale Gelenkfläche fällt nach caudal ab und ermöglicht eine Kniebeugung im spitzen Winkel, ohne den beteiligten Muskeln während des Gehens ihre Effizienz zu nehmen (MURIE 1874, HOWELL 1929). Über die proximale Hälfte der caudomedialen Fläche zieht sich eine Vertiefung für den M. tibialis caudalis (MORI 1958). Lateral davon ist eine flache Rinne für die Sehne des M. flexor hallucis longus (MORI 1958). Der Malleolus medialis weist von der Medialseite aus betrachtet nach distal (MORI 1958).

Die Fibula (Abbildung 4-18, Anhang 6) ist proximal mit der Tibia verwachsen, die distalen Enden fest durch ein Ligament verbunden (HOWELL 1929, MORI 1958, KING 1983). Es handelt sich hier wie bei den Phocidae um eine immobile Fibula (BARNETT & NAPIER 1953). Die

Fibula ist etwa 10% kürzer als die Tibia. Der fibulare Kopfteil fällt zirka 45° nach distocaudal ab. Dadurch kann das Knie weiter flexiert werden als bei *Phoca* (HOWELL 1929). Der Fibulaschaft ist dreieckig. Distal ist die Fibula in einem Winkel von etwa 30° nach cranial gebogen (HOWELL 1929). Das distale Ende der Fibula artikuliert nur leicht mit dem Fußgelenk (MORI 1958).

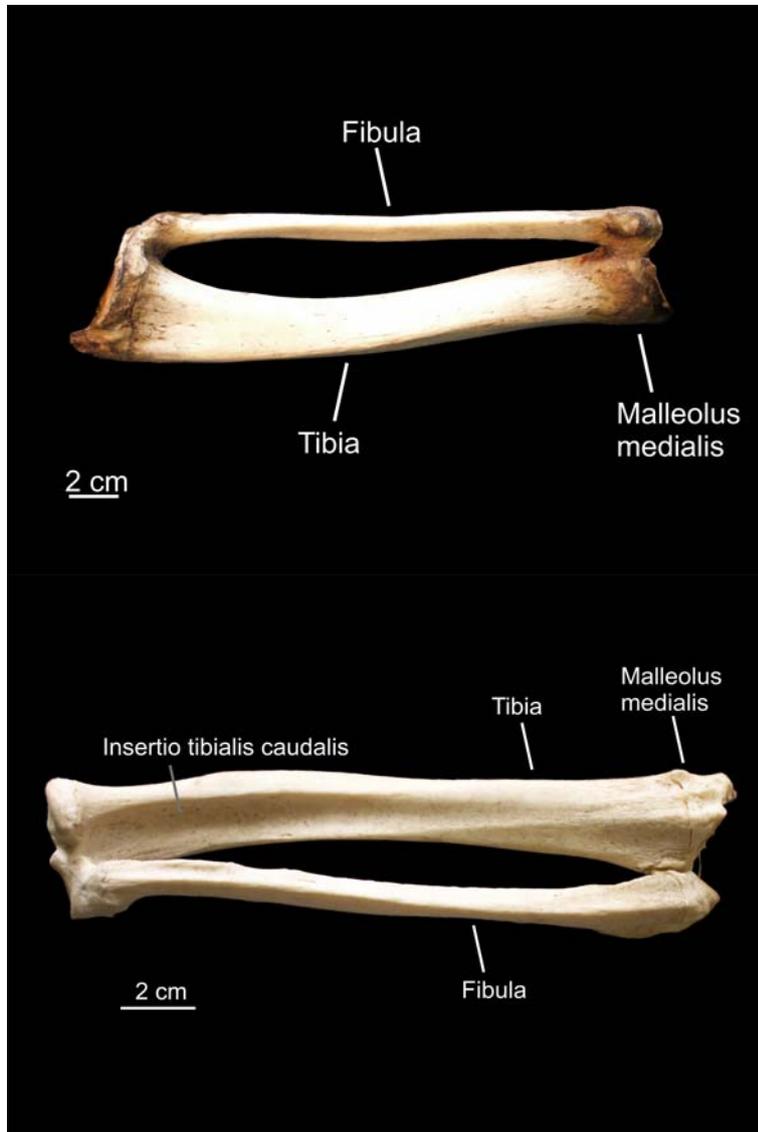


Abbildung 4-18: Otariidae indet. Tibia und Fibula, links. A) Lateralansicht (ZMB, -). B) Medialansicht (DMMS, -).

Der Pes (Abbildung 4-19) nimmt 28% der Rumpflänge ein und 45% der Beinlänge. Die ihn bildenden Knochen sind dorsovolar abgeflacht. Der Talus liegt versetzt dorsal des Calcaneus (HOWELL 1929). Von der Fibularfläche aus erstreckt sich ein Processus nach cranio-lateral (HOWELL 1929, MORI 1958). Lateral davon liegt eine Grube für das Band des M. peroneus longus (MORI 1958). Die caudale Fläche hat eine Grube für das Band des M. flexor digitorum lateralis (MORI 1958). Der Talus artikuliert am Collum mit dem Calcaneus und am Caput mit dem Centrale (MORI 1958). Der Winkel zwischen Corpus und Collum tali beträgt ~130° (MORI

1958). Der Calcaneus ist mittig um 30 % der Tuberbreite eingeschnürt (HOWELL 1929). Der im Vergleich zur Tuberbreite um 50% erweiterte distale Teil hat Kontakt zum Centrale. Am Tuber calcanei befindet sich ein Sulcus calcanei für die Achilles-Sehne (MORI 1958, KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Medial liegt das Sustentaculum tali mit einer konkaven Gelenkfläche für die Artikulation mit dem Talus. Beide Merkmale kommen nicht bei den Phocidae vor (KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Am distale Ende der lateralen Oberfläche ist ein Processus trochlearis (*sensu* MORI 1958). Zudem befindet sich auf der lateralen Fläche eine Furche für das Band des M. fibularis longus (MORI 1958). Auf der Plantarfläche ist eine Grube für das Band des M. plantaris (MORI 1958). Das Centrale ist in craniocaudaler Richtung etwa halb so breit wie in lateromedialer Richtung. Es hat Kontakt zu Talus und den Ossa tarsi I-III (MORI 1958). Medial von Centrale und Tarsale I ist ein Os sesamoideum in das Band des M. tibialis caudalis eingebettet (HOWELL 1929). Das Os tarsale IV ist würfelförmig und befindet sich an der lateralen Fußseite (MORI 1958). Die Metatarsalia sind im Querschnitt zylindrische Knochen und nehmen in ihrer Länge folgendermaßen ab: Mt I > V > II = II > III (MORI 1958). Sie verlaufen etwa parallel, artikulieren proximal mit dem Tarsus und distal mit den Phalangen (MORI 1958). Digiti I und V sind länger als die mittleren drei, welche in etwa gleich lang sind (MORI 1958). Digiti II-IV haben flache, schmale Nägel, bei den Digiti I und V sind die Nägel rudimentär (HOWELL 1929). Unter dem Nagel jedes Digiti ragen terminale Verkörperungen nach distal bis an den distalen Flossensaum (MORI 1958). Die distalen Phalangen haben keine Epiphysen (HOWELL 1929, KING 1983). Beim Gehen wird die gesamte Fußsohle plantigrad aufgesetzt (MURIE 1874).

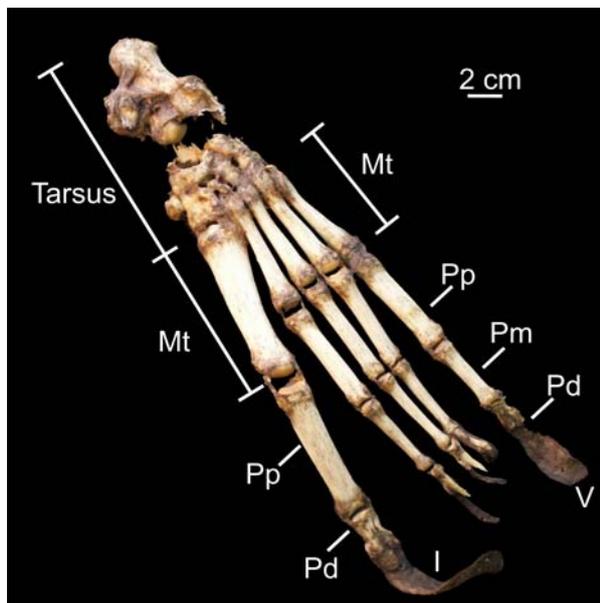


Abbildung 4-19: Otariidae indet. (ZMB, -). Pes, links. Dorsalansicht. Mt Metatarsus, Pp Phalanx proximalis, Pm Phalanx media, Pd Phalanx distalis, I Digitus I, V Digitus V. Alle distalen Phalangen sind durch hyalinen Knorpel verlängert. Dieser ist durch das Trocknen geschrumpft und gebogen (vgl. Manus).

4.1.2 Bezug zu den Bewegungskategorien

Die breiten, nach ventral gerichteten Processus transversi der Cervikalwirbel sowie die von C3 nach C7 kontinuierlich in der Höhe zunehmenden Processus spinosi dienen als Ansatzstellen verschiedener Kopf- und Nackenmuskeln wie *Mm. splenius*, *omotransversarius*, *longus colli et scalmi*. Diese Muskeln ermöglichen bei der terrestrischen Lokomotion die Aufrechterhaltung des Gleichgewichts durch ausgleichende Pendelbewegungen von Kopf und Hals (BERTA & SUMICH 1999). Umfangreiche Kopf- und Halsbewegungen zur Verlagerung des Körperschwerpunkt sind notwendig, da der Körperschwerpunkt der Otariidae durch eine vergrößerte Hals- und Vorderextremitätenregion nach anterior verlagert ist (ENGLISH 1976a). Während bei terrestrischen Carnivora durch Flexionen von Ellenbogen-, Hand- und Fingergelenken ein Abstand zwischen Boden und Manus erreicht wird, reicht dies bei den Otariidae aufgrund der nach lateral ausgerichteten Manus nicht aus, um diese vom Untergrund abzuheben. Das Abheben der Manus während der Schwungbeinphase des Gehens wird durch laterales Schwingen von Kopf und Hals und einem infolgedessen weit zur kontralateralen Seite hin verlagerten Körperschwerpunkt erleichtert (ENGLISH 1976a). Während des Galopps wird der Körperschwerpunkt durch craniocaudale Schwünge von Kopf und Hals abwechselnd zu den Vorderextremitäten und von diesen weg verlagert (ENGLISH 1976a). Auch der *M. brachiocephalicus* arbeitet bei der Verlagerung des Körperschwerpunktes während der Landlokomotion mit und hilft bei rhythmischen Bewegungen der Vorderextremitäten (HOWELL 1929). Im Wasser wird der Kopf als zusätzliches Ruder zur Unterstützung der weiter caudal liegenden Steuer (Hinterextremitäten) eingesetzt mit der Thoraxmitte als Hebelpunkt (HOWELL 1929). Denkbar ist auch ein Einsatz schnellender Bewegungen des Kopfes beim Beutegriff (HOWELL 1929) wie Flexion und Extension.

Die Processus spinosi der ersten zehn Thoracalwirbel sind wie die der Cervicalwirbel 6 und 7 in etwa so lang wie die Wirbelkörperhöhe. Nach caudal nimmt ihre Länge kontinuierlich ab. Dadurch ist der craniale Thoracalbereich sehr steif (PIERCE *et al.* 2011). Die langen Processus spinosi im cranialen Rumpfbereich vergrößern die Ansatzstellen für die Epaxialmuskulatur wie *Mm. multifidus* und *longissimus thoracis*, die an der Stabilisierung des Rumpfes beteiligt sind (BERTA & SUMICH 1999, SCHILLING & CARRIER 2010) sowie für den zur Schultergürtelmuskulatur zählenden *M. rhomboideus*. Letzterer liefert durch einen längeren Hebelarm mehr Leistung für Vorschub und Auftrieb durch die Vorderflossen (PIERCE *et al.* 2011). Aufgrund der Wirbelform, der Elastizität der Bandscheiben und des zunehmenden Abstands der Processus articulares sind die caudale Thoracal- und Lumbalregion in der Sagittalebene flexibel (HOWELL 1929, PIERCE *et al.* 2011). Die kürzeren Processus spinosi in

diesen Bereichen bewirken eine schwach ausgebildete Epaxialmuskulatur. Die Flexibilität des posterioren Rumpfes (Abbildung 4-20) ermöglicht den Otariidae im Wasser eine hohe Beweglichkeit bei Wenden, ohne den Körper abzubremsen und bei der Jagd nach beweglicher Beute wie Fischen und Tintenfischen (HOWELL 1929, PIERCE *et al.* 2011). An Land spielen umfassende Bewegungen des Axialskeletts eine bedeutende Rolle bei allen Gangarten der Otariidae, während bei terrestrischen Carnivora Axialbewegungen nur während des Galopps eingesetzt werden und die Hinterextremitäten wesentlich zur Vortriebserzeugung während des Gehens beitragen (ENGLISH 1976a). Beim Galopp der Otariidae arbeitet die gesamte Wirbelsäule mit. Während der caudalen Verlagerung des Körperschwerpunktes durch Bewegungen von Kopf und Hals strecken die zeitgleichen Bewegungen des posterioren Axialskeletts den Körper und unterstützen die freie Beweglichkeit der Vorderextremitäten, welche so vom Untergrund abgehoben und nach cranial gesetzt werden können. Umgekehrt ermöglicht die craniale Verlagerung des Körperschwerpunktes durch Bewegungen von Kopf und Hals und gleichzeitiger Flexion des posterioren Axialskeletts eine Bewegung der Hinterextremitäten nach cranial (ENGLISH 1976a). Posteriore Axialbewegungen bei der Landlokomotion der Otariidae erhöhen zudem trotz längenreduzierter Extremitäten die Schrittlänge (ENGLISH 1976a).



Abbildung 4-20: Flexibilität des Rumpfes, *Arctocephalus*, ZF

In der Vorderextremität hängt die erweiterte Fossa supraspinata der Scapula und die darauf befindliche Spina scapulae accessoria mit einer Vergrößerung des M. supraspinatus und einer diesen Muskel teilenden Aponeurose zusammen (ENGLISH 1977). Seinen Ansatz hat dieser Muskel an dem massigen, den Caput humeri überragenden Tuberculum majus humeri, was seine Hebelwirkung verstärkt und eine kraftvolle Streckung des Humerus

ermöglicht. Die Humerusstreckung ist von großer Bedeutung während des Rückstellschlags beim Schwimmen (HOWELL 1929). Außerdem begrenzt der M. supraspinatus gemeinsam mit den Mm. infraspinatus et subscapularis die Extensions- und Flexionsbewegungen im Schultergelenk (ENGLISH 1977). Der nach caudal stark verlängerte Margo dorsalis der Scapula dient als Ansatzpunkt für den M. serratus ventralis und als Ursprungsfläche für den M. teres major sowie Teilen der Mm. infraspinatus, subscapularis et deltoideus (GORDON 1983). Die beiden Teile des M. serratus ventralis arbeiten mit einem größeren Hebelarm als bei terrestrischen Carnivora. Beide Teile des Muskels wirken als Scapularotatoren. Während der Hebelarm des cranialen Teils als Rückführer der Vorderextremität bei der aquatischen Vortriebserzeugung wirkt, leistet der caudal gelegene Teil des M. serratus ventralis aufgrund seines Hebelarms einen Beitrag zur Überwindung des Wasserwiderstandes während der Rückstellphase (ENGLISH 1977). Bei der Landlokomotion dienen die beiden Teile des M. serratus als Vor- bzw. Rückführer der Extremität und federn als wichtigster Teil des Trag- und Auffanggurts den Rumpf beim Aufsetzen der Vorderextremitäten auf dem Boden ab. Der M. deltoideus ist der wichtigste Muskel für die Abduktion des Humerus beim Schwimmen. Sein wichtigster Gegenspieler ist der M. pectoralis. Beide Muskeln setzen bei den Otariidae anterior der Humeruslängsachse an der weit nach distal reichenden Crista deltopectoralis an. Die Hebelarme beider Muskeln sind dadurch groß und beeinflussen auch die laterale und mediale Rotation (HOWELL 1929, GORDON 1983). Adduktion und mediale Rotation des Humerus sind essentielle Bewegungen während des Antriebsschlags der Vorderextremitäten beim Schwimmen. Die entgegengesetzten Bewegungen werden während des Rückstellschlags genutzt (GORDON 1983). Die relativ langen Hebelarme für die Rotation bei den Otariidae koppeln eine Adduktion stark an eine mediale Rotation und eine Abduktion an eine laterale Rotation. Der Versuch einer aktiven medialen Rotation bei abduzierter Extremität würde bei gleicher Kontraktionskraft eine Adduktion in der gleichen Größenordnung erzeugen wie die Abduktion und diese damit beenden. Entsprechendes gilt bei aktiver lateraler Rotation bei adduzierter Extremität (GORDON 1983). Diese Kopplung ermöglicht den Otariidae durch die Kontraktion jeweils eines großen Muskels gleich zwei entscheidende Bewegungen während des Antriebs- und Rückstellschlags auszuführen, was Muskelkraft spart, andererseits aber die Manövrierfähigkeit beeinträchtigt (GORDON 1983). Die Kopplung von rotations- an Ab- und Adduktionsbewegungen ist auch beim „Winken“ zu sehen (Kapitel 3.2). Die mediale Rotation der Vorderextremitäten ermöglicht in der Antriebsphase einen relativ großen Umfang an Adduktionsbewegungen, um eine caudomediale Kraft auf das Wasser und damit eine craniolaterale Reaktion auf den Körper weiterzugeben. Da die Antriebsbewegung der Vorderextremitäten synchron erfolgt, hebt sich die laterale Komponente auf und es wird Vortrieb erzeugt (ENGLISH 1976a).

Ein im Vergleich zu den terrestrischen Carnivora weiter proximocaudal gelegener Ursprung des *M. deltoideus* an der Scapula macht ihn einköpfig und seine Muskelfasern relativ länger. Außerdem bewirkt er einen Muskelverband mit dem *M. acromiotrapezius*, so dass sich bei den Otariidae die Muskelfasern beider Muskeln über die Spina scapula fortsetzen (ENGLISH 1977). Die Wirklinie des *M. acromiotrapezius* liegt so, dass er durch Adduktion des Margo dorsalis der Scapula und Abduktion der Cavitas glenoidalis eine Vorderextremitätenabduktion bewirkt (ENGLISH 1977). Außer den *Mm. deltoideus* et *pectoralis* setzt auch der *M. latissimus dorsi* an der Crista deltopectoralis an. Im Vergleich zu den terrestrischen Carnivora hat er ein größeres Gewichts-Längen-Verhältnis der Muskelfaserbündel und der Anteil der an der Crista deltopectoralis ansetzenden Muskelfasern liegt bei 80% statt 50%. Das Kraftarm-Lastarm-Verhältnis des gesamten Muskels ist größer als bei den terrestrischen Carnivora, wodurch auch der mechanische Gesamtvorteil des *M. latissimus dorsi* als Rückführer der Extremität bei den Otariidae größer ist (ENGLISH 1977). Sein Gegenspieler, der *M. brachiocephalicus*, ebenfalls mit Ansatz an der Crista deltopectoralis, hat ein größeres Gewichts-Längen-Verhältnis der Muskelfaserbündel als bei den terrestrischen Carnivora und trägt bei den Otariidae höchstwahrscheinlich zur Protraktion der Vorderextremität und vermutlich zur Überwindung des Wasserwiderstandes während der Rückstellphase bei (ENGLISH 1977).

Die Ab- und Adduktionsbewegungen sowie die Rotationsbewegungen der Vorderextremitäten bei der aquatischen Fortbewegung finden vorwiegend in der Articulatio humeri statt, welche außer von der Rotatorenmanschette auch von den langen Schultermuskeln, den *Mm. teres major*, *latissimus dorsi*, *pectoralis* et *deltoideus* umschlossen wird. Mit Ausnahme des *M. teres major*, setzen alle diese langen Humerusrotatoren an der vergrößerten Crista deltoidea des Humerus an, was ihre Hebelarme als Oberarmdreher lang macht (ENGLISH 1977). In den Articulationes radioulnares finden dagegen nahezu keine Rotationsbewegungen statt. Hier reduziert insbesondere das im Vergleich zu den terrestrischen Carnivora abgewandelte Ligamentum anulare radii an der Articulatio radioulnaris proximalis den Spielraum an möglichen Pronations- und Supinationsbewegungen (ENGLISH 1977). Gegen die bei der aquatischen Lokomotion auftretende Belastung ist das Ellenbogengelenk durch knöcherne Verstärkung des Processus coronoideus sowie einem vergrößerten Ligamentum collaterale mediale verspannt (ENGLISH 1977).

Der im Vergleich zum Epicondylus lateralis gut entwickelte Epicondylus medialis am Humerus verlängert den Hebelarm der *Mm. pronator teres*, *flexor carpi radialis*, *triceps brachii Caput mediale* et *flexor digitorum superficialis* (HOWELL 1929, ENGLISH 1977). Damit

wird der benötigte Kraftaufwand für diese Unterarmflexoren bei den kraftvollen, nach caudal gerichteten Antriebsstößen der Flossen während des Schwimmens reduziert.

Die auffälligste Änderung innerhalb der Antebrachialmuskulatur der Otariidae im Vergleich zu den terrestrischen Carnivora zeigt der ungewöhnlich große M. flexor carpi ulnaris. Er hat seinen alleinigen Ursprung am Olecranon, während bei den terrestrischen Carnivora ein weiterer Ursprung am Humerus besteht (BERTA & SUMICH 1999). Der Ansatz bei den terrestrischen Carnivora ist auf ein verhältnismäßig großes Os carpi accessorium begrenzt. Dagegen setzt dieser Muskel bei den Otariidae an einem kleinen Os carpi accessorium und dem Metacarpus V an und zieht dann als breite Sehne zur Fascia palmaris, der gesamten Palmarfläche, dem Radialrand des Pollex sowie den Basen der Metacarpalia II bis IV (ENGLISH 1976b). Normalerweise wirkt der M. flexor carpi ulnaris als Volarflexor des Carpalgelenks, bei den Otariidae könnte er aufgrund seiner erweiterten Ansatzfläche auch als Ulnarflexor agieren. Laut ENGLISH (1976b) macht insbesondere sein Ansatz am Os carpi accessorium seine Wirklinie passend für eine Ulnarflexion der Manus und der Ansatz an den Metacarpalia für eine Ulnarflexion der radialen Digiti. Ulnarflexion der Manus findet bei den Otariidae vorwiegend in der Articulatio antebrachioarpea durch Bewegungen des Os carpi intermedioradiale am Radius statt. Die Ossa carpale I und II sowie die Digiti I und II bewegen sich dabei gemeinsam mit dem Os carpi intermedioradiale (ENGLISH 1976b). Weitere Bewegungen in der Articulatio antebrachioarpea sind aufgrund ihrer ellipsoiden Form Dorsal- und Volar- sowie Radialflexionen. Dorsalflexion wird jedoch unter anderem durch einen Knochenkontakt zwischen distalem Ulnaende und einer Kante dorsal am Os carpi ulnare begrenzt, so dass der Hauptteil der Dorsalflexion an der Radialseite des Gelenks stattfindet. Darin liegt der Hauptunterschied zu den terrestrischen Carnivora, bei denen die Dorsalflexion auf der Ulnarseite nicht derart eingeschränkt ist (ENGLISH 1976b). Auch das bewirkt eine ulnare Ausrichtung der Manus. Desweiteren sind die Knochen der Ulnarseite des Carpus, Os carpi ulnare, Os carpale IV und das Os carpi accessorium die kleinsten Knochen in der Manus der Otariidae. Bei fissipeden Carnivora sind die gleichen Knochen im Vergleich dazu größer. Die geringe Größe dieser Knochen bei den Otariidae trägt zu einer zur Ulnarseite geneigten Ausrichtung der Digiti IV und V bezüglich der übrigen Manus bei (ENGLISH 1976b). Der Großteil der Dorsalflexion der otariiden Manus findet auf der radialen Carpusseite der Articulatio mediocarpea statt. Auf der Ulnarseite des Carpus ist die Dorsalflexion deutlicher an den Gelenkflächen der Articulationes carpometacarpeae. Die Ausrichtung der Carpalia in der otariiden Manus verursacht zusätzlich zur Dorsalflexion eine leichte Ulnarflexion der Manus um eine von proximoradial nach distoulnar verlaufende Achse (ENGLISH 1976b). Die Manus wird dadurch an Land mit nach lateral zeigenden Digiti auf den Boden aufgesetzt, wobei das Körpergewicht auf den Articulationes carpometacarpeae der

ulnaren Manusseite und etwas weiter distal wahrscheinlich auf den distalen Enden der Metacarpalia I und II der Radialseite getragen wird (ENGLISH 1976b). Der Unterarm wird dabei supiniert. Im Gegensatz dazu sind bei terrestrischen Carnivora bei aufgesetzter Manus die Digiti durch Pronation des Unterarms in der Längsachse ausgerichtet. Während der späten Standbeinphase der terrestrischen Fortbewegung tragen hier die Manus über eine durch Volarflexion erzeugte Hebelwirkung zum Vorschub bei (ENGLISH 1976a, b). Eine wichtige Rolle hierbei spielt der Digitalbogen (KÜMMELL 2009). Ein derartiger Nutzen als Hebel zum Vorschub in der Längsachse ist für die Otariidae aufgrund der lateralen Haltung der Manus unmöglich. Wird die Manus aus dieser Position jedoch volar flexiert, verschiebt sich die Auflagefläche von den Ossa carpale III und IV sowie den proximalen Enden der ulnaren Metacarpalia zu den distalen Enden aller Metacarpalia und die Manus wird schwach proniert. Durch eine Reihe von Volar- und Ulnarflexionen während des Gehens der Otariidae lastet das Gewicht schließlich vollständig auf den Digiti der Radialseite, so dass durch abschließende starke Volarflexion die Manus als schräg ausgerichteter Hebel zum Vorschub in der Transversalebene wirkt (ENGLISH 1976a, b). Beteiligt an diesem Vorgang sind zunächst die digitalen Flexoren der Ulnar- und anschließend der Radialseite sowie der M. flexor carpi ulnaris, welche die Volar- und Ulnarflexionen durchführen und die Mm. extensor carpi radialis, extensor pollicis longus et abductor pollicis longus, die den Kontakt der Digiti I und II mit dem Untergrund aufrechterhalten (ENGLISH 1976b). Die digitalen Flexoren der Otariidae zeigen keine anatomische Aufteilung in oberflächliche und tiefe Muskeln wie bei den terrestrischen Carnivora (ENGLISH 1976b).

Ein im Vergleich zu den terrestrischen Carnivora hoher Digitalindex ($\text{Länge Digiti II+III} / \text{Länge Digiti IV+V} * 100$) der Otariidae weist auf eine Verlängerung der radialen und Verkürzung der ulnaren Digiti hin. Gemeinsam mit den knorpeligen Verlängerungen distal der Terminalphalangen trägt dies zur typischen Tragflügelform bei (ENGLISH 1976b). Dadurch kann Vorschub auch über Auftriebskräfte erfolgen, welche mit einem bestimmten Anstellwinkel des Tragflügels zu seiner Bewegungsbahn besonders während der Antriebsphase erzeugt werden (ENGLISH 1976a). Die Otariidae zeigen ein einzigartiges 3-Phasen-Antriebssystem, das aus auftriebsbasierten Antriebs- und Rückstellphasen besteht, welchen eine Ruderphase zwischengeschaltet ist. Damit wird nahezu während des gesamten Schlagzyklus Vortrieb erzeugt (FELDKAMP 1987).

Besonders der Caudalrand der Flosse entlang des Unterarms bis zum Ulnarrand von Digitus V ist aus lockerer Haut und Fettgewebe zusammengesetzt, an der ein charakteristischer Muskelstreifen (MAF, ENGLISH 1976b, S.3) ansetzt. Dieser entspringt von der Faszie an der Medialfläche der Mm. teres major et epitrochlearis, zieht in die Lücke zwischen der Fascia

antebrachii und dem *M. pectoralis* und ist vermutlich vom *M. epitrochlearis* abgeleitet. Durch Kontraktion und Relaxation kann er den Caudalrand der Flosse beim Schwimmen beeinflussen (ENGLISH 1976b). Der stark entwickelte *M. flexor carpi ulnaris* hält die Manus besonders mittels seiner Ansatzstellen an den *Digitus I* und *V* in einer leichten Volarflexion (HOWELL 1929). Damit wird die Manus einerseits während des Antriebsschlags stabilisiert und gleichzeitig das Tragflügelprofil aufrechterhalten, um Auftrieb zu erzeugen. Eine größere Tragfläche erzeugt mehr Auftrieb und damit auch mehr Vortrieb. Ein Spreizen der *Digitus*, besonders von *Digitus V*, Radialflexion der *Digitus I* und *II* sowie Spannung der an der *Fascia antebrachii* ansetzenden Muskulatur können zu einer Oberflächenvergrößerung der Manus beitragen (ENGLISH 1976b). Die Ulnarflexion von *Digitus V* ist durch die nach ulnar erweiterten Gelenkflächen der *Articulatio carpometacarpea* und fehlenden Knochenhemmung besonders während einer Dorsalflexion verstärkt. Auch die gut entwickelten Hypothenarmuskeln wirken bei einer Abduktion des *Digitus V* mit (ENGLISH 1976b). Radialflexionen finden an den *Articulationes mediocarpeae et carpometacarpeae* weitestgehend durch radiale Erweiterungen der betroffenen Gelenkflächen statt. Auch die Ausrichtung der *Ossa carpale I* und *II* und deren *Digitus dorsoradial* zur übrigen Manus verstärkt Radialflexionen. Aufgrund ihrer Wirklinien sind wahrscheinlich die *Mm. flexor et extensor carpi radialis* sowie die *Mm. abductor et extensor pollicis longus* an Radialflexionen der Manus beteiligt. Die letztgenannten drei Muskeln beeinflussen aufgrund ihrer von denen terrestrischer *Carnivora* abweichenden Ansatzstellen besonders die *Digitus I* und *II* (ENGLISH 1976b).

Auch die Hinterextremitäten der *Otariidae* zeigen einige Besonderheiten, welche sich auf ihr Bewegungsspektrum auswirken. Am Becken ist das *Os ilium* im Vergleich zu terrestrischen *Mammalia* verkürzt, während die *Ossa ischii et pubis* verlängert sind. Das bewirkt eine größere Hebelwirkung der *Mm. semimembranosus, semitendinosus et gracilis*, welche vom caudalen Bereich des *Os ischium* zu Knie und *Tibia* ziehen (HOWELL 1929). Gemeinsam mit dem *M. biceps femoris* sind dies die wichtigsten Flexormuskeln für die Knieflexion (GORDON 1983). Mit Ausnahme des *M. gracilis* liegen die Ansätze der Muskeln im Vergleich zu denen terrestrischer *Mammalia* weiter distal (HOWELL 1929). Der Ansatz des *M. biceps femoris* bedeckt die Tibialänge vollständig, wodurch sein relativer Hebelarm 100% der Tibialänge beträgt. Die *Mm. semimembranosus et semitendinosus* haben kürzere Hebelarme (GORDON 1983). Die Knieflexoren der *Otariidae* haben durch ihre Ansätze im Vergleich zu den terrestrischen *Carnivora* längere Hebelarme und ziehen den Unterschenkel mit großer Kraft parallel zu Becken und Wirbelsäule. Flexionen und Extensionen im Kniegelenk werden durch diese Muskeln und die die Hinterextremität umgebende Haut auf einen Bewegungsumfang von weniger als 15° eingeschränkt (HOWELL 1929), da die Hinterextremität der *Otariidae* bis

zum Fußgelenk in die Körperkontur eingebunden ist. Diese enge Anbindung des Unterschenkels an die Hüfte erhöht einerseits die Stromlinienform des Körpers beim Schwimmen und bringt das Steuer ans caudale Körperende, sie reduziert jedoch andererseits die Beweglichkeit der Hinterextremität an Land. Die proximal der Ferse gelegenen Abschnitte der Hinterextremitäten wirken an Land als unbewegliche Stützen, welche mithilfe von Bewegungen der oben beschriebenen flexiblen caudalen Thoracal- und Lumbalwirbelsäule nach cranial gesetzt werden (HOWELL 1929). Der abgeschrägte Caput fibulae im Winkel von zirka 45° nach distocaudal begünstigt eine Knieflexion in hohem Maße (HOWELL 1929). Außerdem ist die Fibula rotiert, so dass die Querachse des Fußgelenks parallel zu der des Knies ist. Bei der plantigraden Fußstellung an Land ist der Pes nach laterocranial in einem Winkel von etwa 45° ausgestellt (HOWELL 1929). Ein im Vergleich zu terrestrischen Mammalia um das Vierfache weiter distal an der Tibia ansetzende Ligamentum collaterale mediale des Kniegelenks ermöglicht in Verbindung mit einer lockeren Gelenkkapsel eine Rotation des Unterschenkels von mindestens 40° in Bezug auf den Femur mit dem Ligamentum collaterale laterale als Drehpunkt. Bei den Otariidae bewirkt eine derartige Rotation des Unterschenkels in Richtung Supination eine Adduktion des Fußgelenks (HOWELL 1929). Diese wird sowohl bei der Landlokomotion als auch bei Steuerbewegungen während des Schwimmens genutzt. Auch die Femuradduktoren sind an den Steuerbewegungen der Hinterextremität während des Schwimmens beteiligt (HOWELL 1929).

Der verlängerte postacetabulare Bereich des Pelvis hat zudem Einfluss auf die Hebelarme der Muskeln, welche vom Os pubis zu den Rippen ziehen und umgekehrt. Dies betrifft die Muskeln der Bauchwand, die *Mm. rectus et obliqui abdominis*, welche an der Ventralflexion des Rumpfes beteiligt sind. Ihre im Vergleich zu terrestrischen Carnivora längeren Hebelarme bedürfen eines geringeren Energieaufwands für starke Ventralflexion bei der Landlokomotion, bei der das Becken der Otariidae aus einer nahezu waagrechten Position in die Vertikale gekippt wird.

4.2 Phocinae

4.2.1 Grunddaten

Aufgrund anatomischer und lokomotionsbezogener Beobachtungen lassen sich alle Arten der Unterfamilie Phocinae zu einem gemeinsamen Konstruktionstypen zusammenfassen. Damit bezieht der folgende Textteil die Arten *Phoca vitulina*, *Pusa hispida*, *Pusa sibirica*, *Pusa caspica*, *Histiophoca fasciata*, *Cystophora cristata*, *Pagophilus groenlandicus*, *Halichoerus grypus* und auch *Erignathus barbatus* mit ein. Identische Anordnung der Muskeln und Bänder wird auch durch einen Vergleich von MURIE (1870a) zwischen *Phoca vitulina* und *Pagophilus groenlandicus* bestätigt. Die folgenden anatomischen Grunddaten zu den Phocinae wurden auf Basis der Beschreibungen von LUCAE (1876), HOWELL (1929), KING (1983) und BERTA & SUMICH (1999) erstellt. Bezüglich des Femur wurde zusätzlich noch die Arbeit von DEMUIZON (1981) herangezogen. Viele der Angaben wurden präzisiert und ergänzt. Aufgrund der vergleichenden Arbeit von HOWELL (1929) über *Phoca* und *Zalophus*, wird im folgenden Text gelegentlich *Zalophus* zum Größenvergleich herangezogen.

Die Richtungsangaben im folgenden Text beziehen sich auf die unten stehende Zeichnung eines Gesamtskeletts von *Phoca* (Abbildung 4-21). Der Oberschenkel steht von lateral betrachtet nach ventral im rechten Winkel zu Körperlängsachse und Unterschenkel. Der Unterschenkel liegt parallel zur Körperlängsachse. Der Winkel zwischen Unterschenkel und Pes beträgt etwa 150° in caudoventraler Richtung, wobei der Fuß in starker Supination mit der Dorsalseite nach lateral gedreht ist.

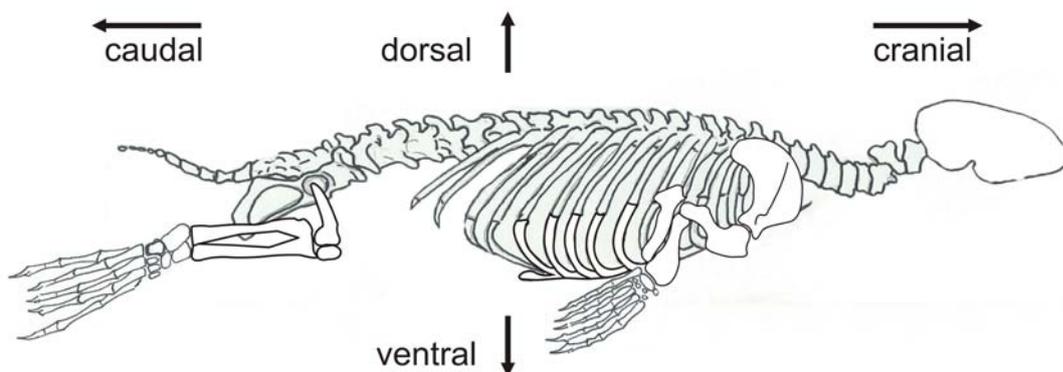


Abbildung 4-21: Skelett von *Phoca* in Ruhehaltung nach LUCAE (1876).

Achsenskelett

Die Wirbelsäule der Phocinae besteht aus 42-45 Wirbeln mit einer Wirbelformel von C7/Th15/ L5-6/ S3-4/ Cd9-15 (MURIE 1870a, LUCAE 1876, HOWELL 1929, KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Die Processus spinosi aller Wirbelkörper sind mit 15-30% der Wirbelhöhe niedrig und mit 25-30% der Wirbelkörperbreite schmal. Die sieben Cervikalwirbel (Abbildung 4-22) machen 26% der Rumpflänge aus (HOWELL 1929). Im Vergleich zu anderen Pinnipedia, wie z.B. *Eumetopias* (Otariidae), sind die Processus transversi der Cervikalwirbel etwa halb so lang und die Processus spinosi etwa $\frac{3}{4}$ so niedrig. Der Schädel ist durch starke Ligamente mit dem Atlas verbunden.

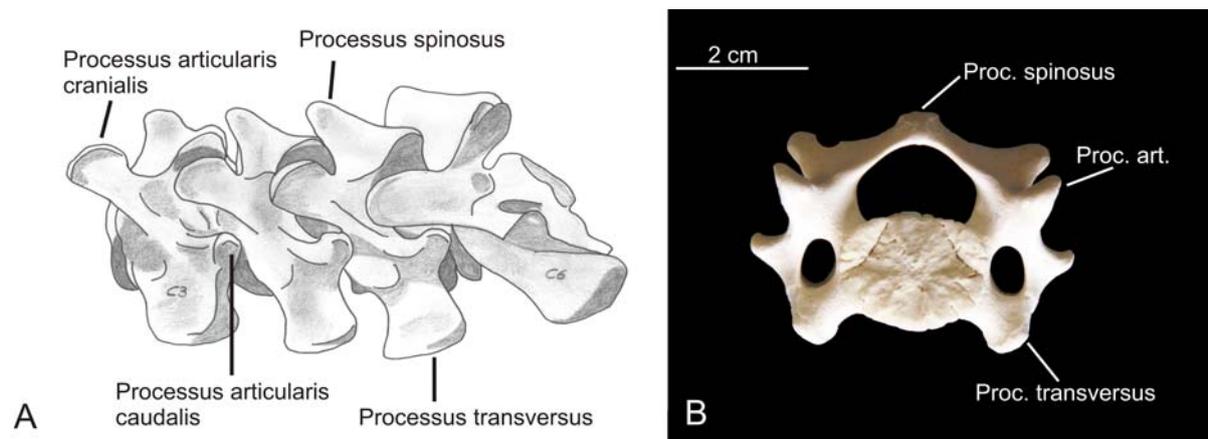


Abbildung 4-22: A) *Erignathus barbatus* (ZMB AN10107). Cervikalwirbel von C3 bis C6. Lateralansicht. B) *Halichoerus grypus* (DMMS I-A/4285). Cranialansicht eines Cervikalwirbels. Wirbelnummer nicht bekannt.

Die 15 Thorakalwirbel (Abbildung 4-23) entsprechen 57% der Rumpflänge (HOWELL 1929). Wirbelkörperlänge und -höhe nehmen von cranial nach caudal nahezu exponentiell zu (PIERCE 2011). Entlang der cranialen Thoracalregion sind die Wirbelkörper schmal, steigen über den gesamten mittleren bis caudalen Thoracalbereich kontinuierlich an und nehmen für den Rest der Wirbelsäule in ihrer Breite wieder ab (PIERCE 2011). Die Processus articulares caudales sind von allen thorakalen Processus die breitesten. Processus transversi fehlen in der caudalen Thoracalregion (HOWELL 1929).

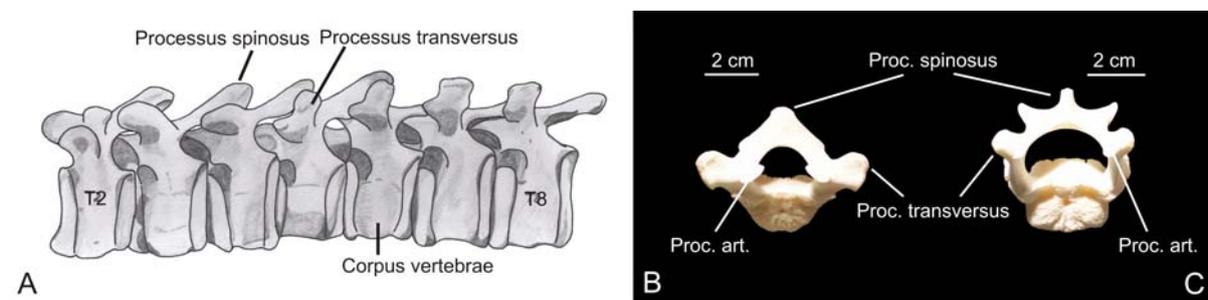


Abbildung 4-23: A) *Phoca vitulina* (FPDM, -). Thorakalwirbel von T2 bis T8. Lateralansicht. B-C) *Pagophilus groenlandicus* (DMMS I-A/3998). Cranialansicht. B) Thorakalwirbel aus dem

cranialen Thorakalbereich, C) Thorakalwirbel aus dem caudalen Thorakalbereich. Wirbelnummern bei B und C nicht bekannt.

Die Lumbalwirbel (Abbildung 4-24) haben dagegen ausladende Processus transversi (KING 1983), die etwa 70-80 % der Wirbelkörperbreite ausmachen (eigene Messungen). An ihnen setzt die Schwimmmuskulatur des caudalen Körperendes an, die *Mm. psoas major et transversus abdominis*. Der Intervertebralraum zwischen den Lumbalwirbeln ist weit (KING 1983, BERTA & SUMICH 1999), was den lateralen und vertikalen Bewegungsspielraum beeinflusst. Die Ventralseite aller Lumbalwirbel ist gekielt (HOWELL 1929). Die Lumbalwirbelsäule entspricht 26% der Rumpflänge (HOWELL 1929). Durch die Form („so shaped“ [sic], HOWELL 1929, S.23) der Processus articulares caudales des letzten Lumbalwirbels und der Processus articulares craniales des ersten Sakralwirbels kann der Rücken konkav durchgebogen und das gesamte Becken über die Transversalebene der Wirbelsäule gehoben werden.

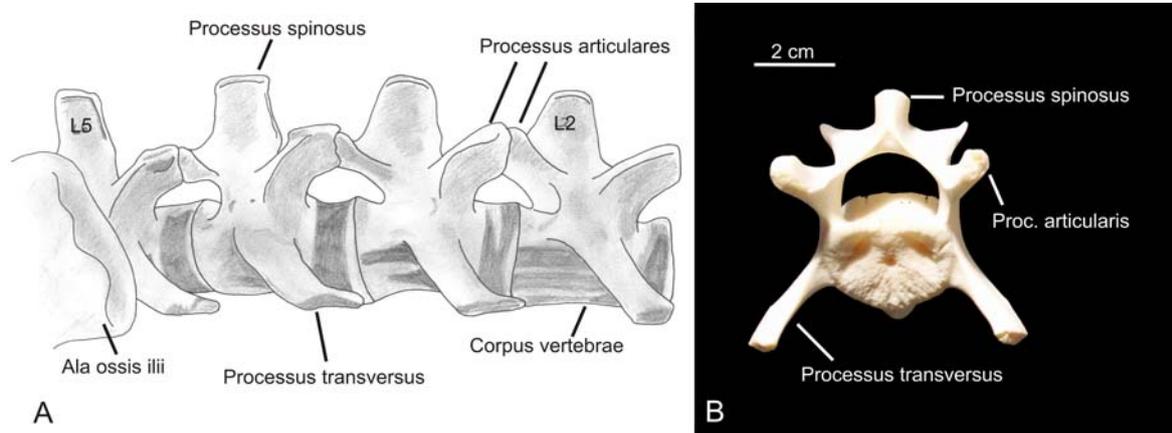


Abbildung 4-24: A) *Erignathus barbatus* (ZMB 42136). Lumbalwirbel von L2 bis L5. Lateralansicht. B) *Pagophilus groenlandicus* (DMMS I-A/3998). Cranialansicht.

Bei *Pusa* ist der S1 der breiteste aller Sakralwirbel und breiter als bei *Zalophus*, was eine stärkere epaxiale [= apaxial sensu HOWELL 1929, S.23] Muskulatur ermöglicht. Die Sacralia (Abbildung 4-25) machen 14% der Rumpflänge aus (HOWELL 1929).

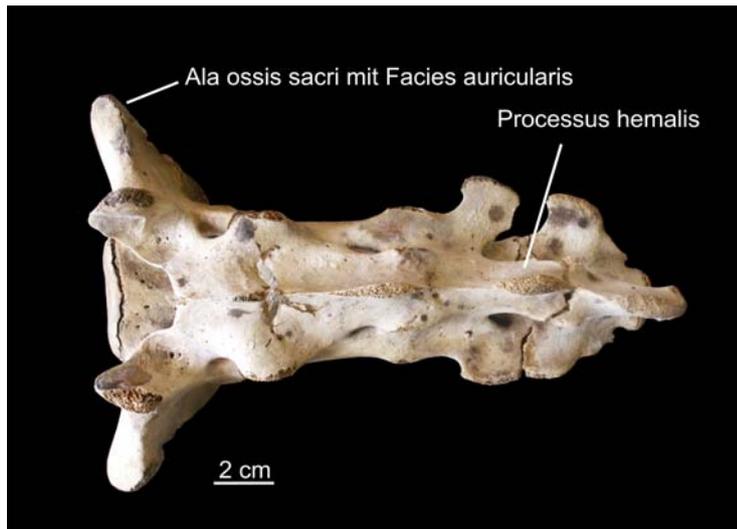


Abbildung 4-25: *Cystophora cristata* (DMMS I-A/862). Sacrum. Dorsalansicht.

Die Caudalwirbel sind klein, zylindrisch und haben nur schwache Fortsätze (KING 1983). Nach BERTA & SUMICH (1999) bieten große Processus spinosi größere Ansatzflächen für die Epaxialmuskulatur wie Mm. multifidus lumborum et longissimus thoracis und vergrößerte Processus transversi mehr Ansatzflächen für die Hypaxialmuskulatur wie Mm. quadratus lumborum, die für horizontale Bewegungen des caudalen Körperabschnitts wichtig sind. Das Verhältnis der Bandscheiben zu den Wirbelkörpern der gesamten Wirbelsäule von etwa 1:3 ermöglicht *Phoca* eine größere Beweglichkeit der Wirbelsäule als anderen Mammalia (*Lutra*, *Felis*, *Acinonyx* oder *Cebus*) insbesondere in Bezug auf Flexionen im Bereich der Thorakal- und Lumbalwirbel (LUCAE 1876).

Die Phocinae haben wie die meisten Pinnipedia 15 Rippenpaare (Abbildung 4-26) (HOWELL 1929). Davon sind acht Costae verae, vier Costae spuriae und drei Costae fluctuantes (BERTA & SUMICH 1999). Das Manubrium des Sternum der Phocidae ist knorpelig nach cranial über die Wirbelkörpertiefen der C5-7 verlängert (KING 1983, BERTA & SUMICH 1999).

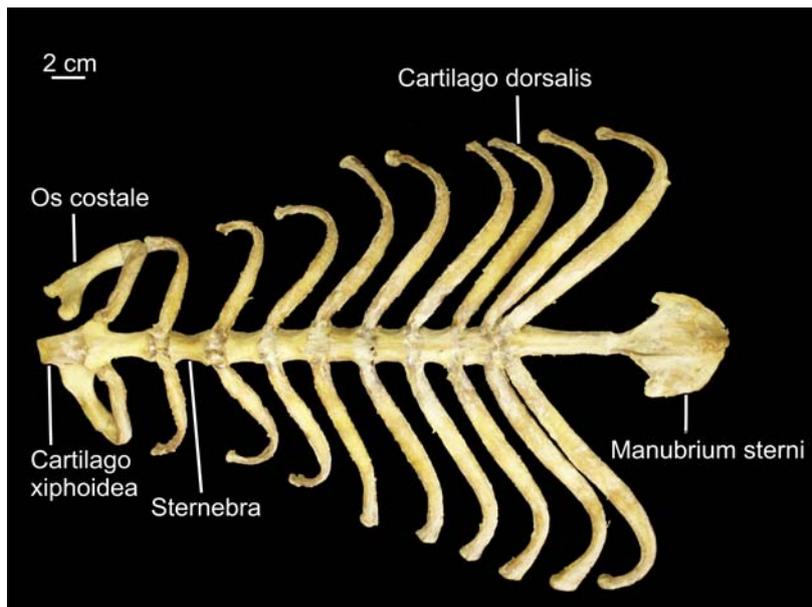


Abbildung 4-26: *Halichoerus grypus* (DMMS I-A/3296). Sternum und Rippen. Ventralansicht.

Schultergliedmaße

Die Scapula (Abbildung 4-27, Anhang 7) von *Phoca* wird durch die Spina scapulae in eine Fossa infraspinata und eine etwa halb so große Fossa supraspinata unterteilt. Der Margo caudalis ist der längste der drei Scapularänder. Der Margo dorsalis verläuft etwa parallel zur Körperlängsachse. Durch einen stumpfen Angulus cranialis ist die Scapula abgerundet. Das reduziert die Fläche der Fossa supraspinata wie auch die Ansatzfläche für den M. supraspinatus verglichen mit anderen Carnivora (HOWELL 1929). Ein weit ausgezogener Angulus caudalis gibt der Scapula die für Phocinae typische Sichelform (LUCAE 1876, HOWELL 1929). Im caudalen Bereich auf der Fossa infraspinata befindet sich eine klar abgrenzbare Struktur, die als Ursprungsfläche des M. teres major dient, die Fossa teres major (sensu HOWELL 1929). Diese kommt bei den Pinnipedia sonst nur noch bei den Monachinae vor (PIÉRARD 1971), ist also eine für die Phocidae typische Struktur.

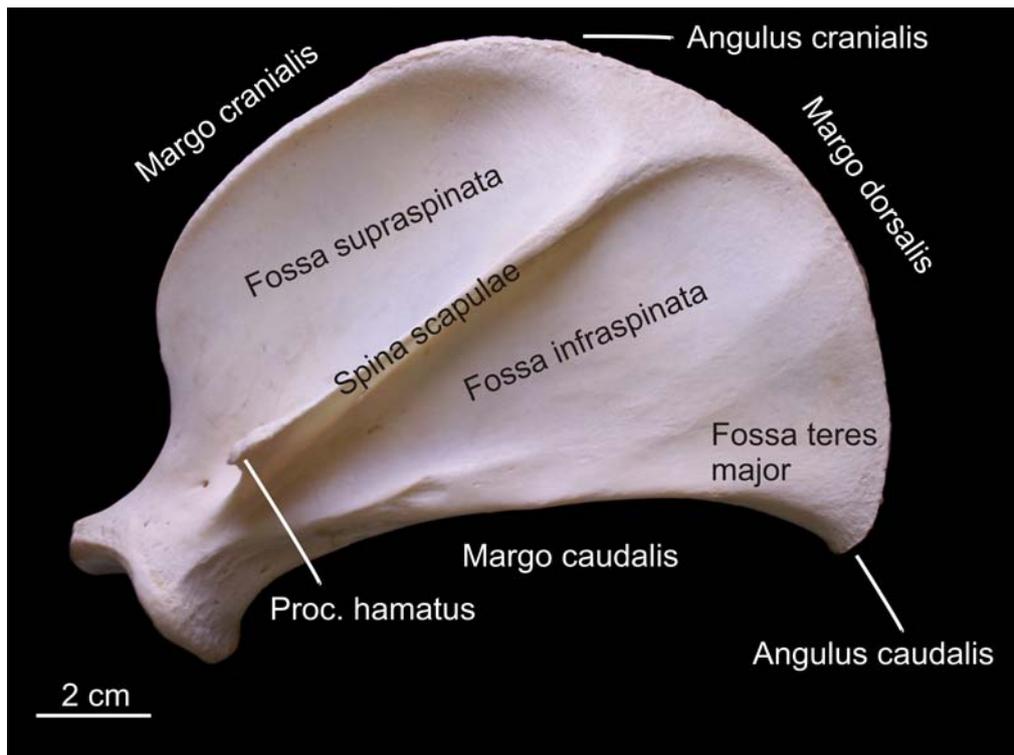


Abbildung 4-27: *Halichoerus grypus* (DMMS I-A/3296). Scapula, links. Facies lateralis.

Die Länge des Humerus (Abbildung 4-28, Anhang 8) entspricht 14% der Rumpflänge (HOWELL 1929). Der Humeruskopf bei *Pusa* ist etwa 90° zum Schaft nach caudal ausgerichtet. Am Humerus überragt das Tuberculum minus das Tuberculum majus und den Humeruskopf um etwa 50% dessen Durchmesser und dient als Insertionsfläche für die Rotatorenmanschette aus Mm. deltoideus, infraspinatus, subscapularis und supraspinatus (KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Diese erhabene Lage des Tuberculum minus zur Gelenkfläche des Humeruskopfes macht den Humerus zu einem längeren Hebelarm für Protraktionen und Rotationen im Vergleich zu Tieren ohne vergrößertes Tuberculum (BERTA & SUMICH 1999). Das Tuberculum majus geht in die Crista deltoidea über (KING 1983), auch Crista deltopectoralis (sensu BERTA & SUMICH 1999). Diese ist von lateral betrachtet etwa so breit wie der Schaft und endet distal etwa an der Schaftmitte (HOWELL 1929). An ihrem lateralen Rand liegt eine Grube zur Aufnahme eines separaten Bands des M. trapezius pars cervicalis (HOWELL 1929). Der M. deltoideus setzt am distalen Caudalrand der Crista deltoidea an. Im Sulcus bicipitalis befindet sich eine Rauigkeit, an welcher der M. teres major ansetzt (HOWELL 1929). An der Caudalfläche des Humerusschaftes zieht beginnend am Collum ein Grat über ein Drittel der Schaftlänge nach distal, an welchem der M. supinator longus seinen Ursprung hat (HOWELL 1929). Etwa die proximale Hälfte der Lateralfläche des Humerusschaftes wird von der Ansatzfläche für den M. brachialis eingenommen. Die Mm. pectorales setzen mit dem M. pectoralis ascendens (sensu BERTA & SUMICH 1999) an der

gesamten Craniomedialfläche der Crista deltoidea an und ziehen über eine Faszie bis zum distalen Humerusschaft. Zwei weitere Teile inserieren gemeinsam mit dem M. latissimus dorsi medial an der Cranialseite der Crista deltoidea (HOWELL 1929). An den Epicondylis setzen die Unterarmbeuger und –strecker an, die beide etwa gleich stark sind. Ein Foramen supracondylare (auch: Foramen entepicondylaris) ist bei den Phocinae vorhanden, in dem die Blutgefäße und Nerven der Oberarmflexoren verlaufen (HOWELL 1929, KING 1983, BERTA & SUMICH 1999).

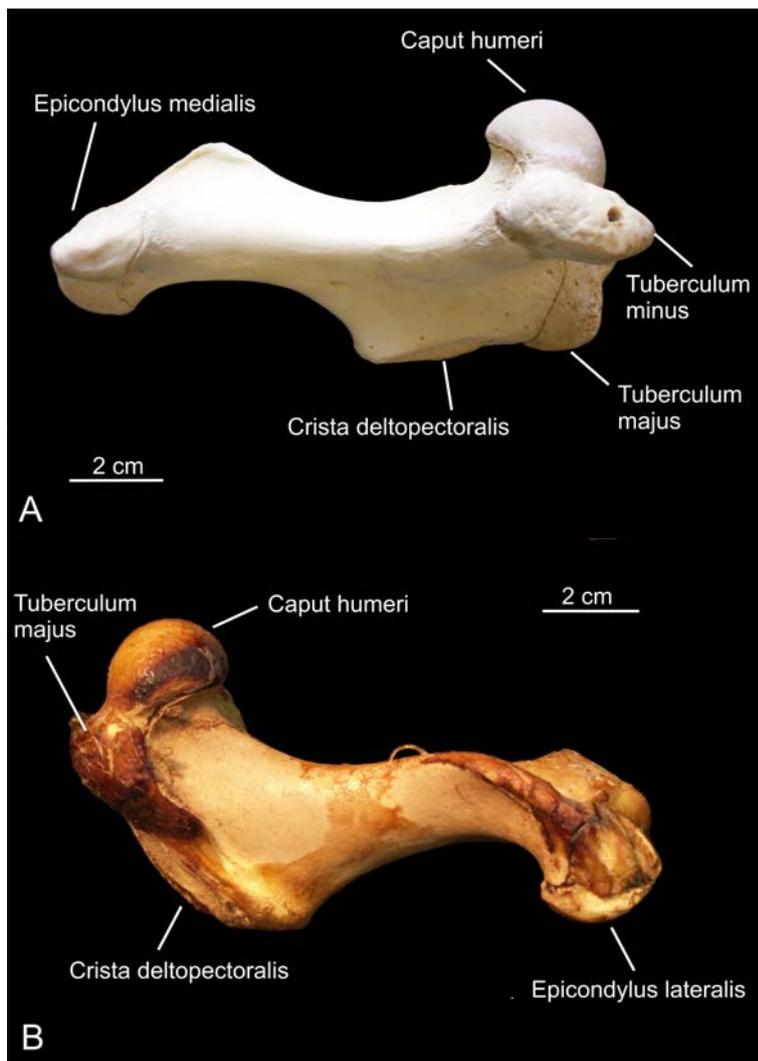


Abbildung 4-28: A) *Halichoerus grypus* (DMMS I-A/3296). Humerus, links. Medialansicht.
 B) *Erignathus barbatus* (ZMB 42136). Humerus, links. Lateralansicht.

Die Radiuslänge (Abbildung 4-29, Anhang 9) beträgt 14% der Rumpflänge (HOWELL 1929). Die distale Radiushälfte ist lateromedial abgeflacht, die Tuberositas radii nimmt aus medialer Sicht etwa 15% des Knochendurchmessers ein. Der Radiuschaft ist proximal nahezu zylindrisch. Das distale Ende ist in Lateralansicht etwa doppelt so breit wie das proximale, da sich der Radiuschaft nach dem proximalen Drittel in longitudinaler Richtung verbreitert. An seiner Caudalseite befindet sich proximal ein Processus, welcher dem M. pronator teres als

Ansatz dient (HOWELL 1929). Das Ligamentum interosseum inseriert an einer Rauigkeit an der Caudalseite des Radius. Der Ansatz des M. supinator brevis nimmt etwa die proximale Radiushälfte der Cranialseite ein. Auf der Caudal- oder Extensorseite des Radius sind viele Vertiefungen für die Manus-Extensoren. Dass diese Extensoren eine große Kraft aufbringen können, lässt sich HOWELL (1929) zufolge sowohl aus den Insertionsgruben als auch aus dem nach lateral ragenden Epicondylus lateralis am Humerus schließen, an dem diese ihren Ursprung haben.

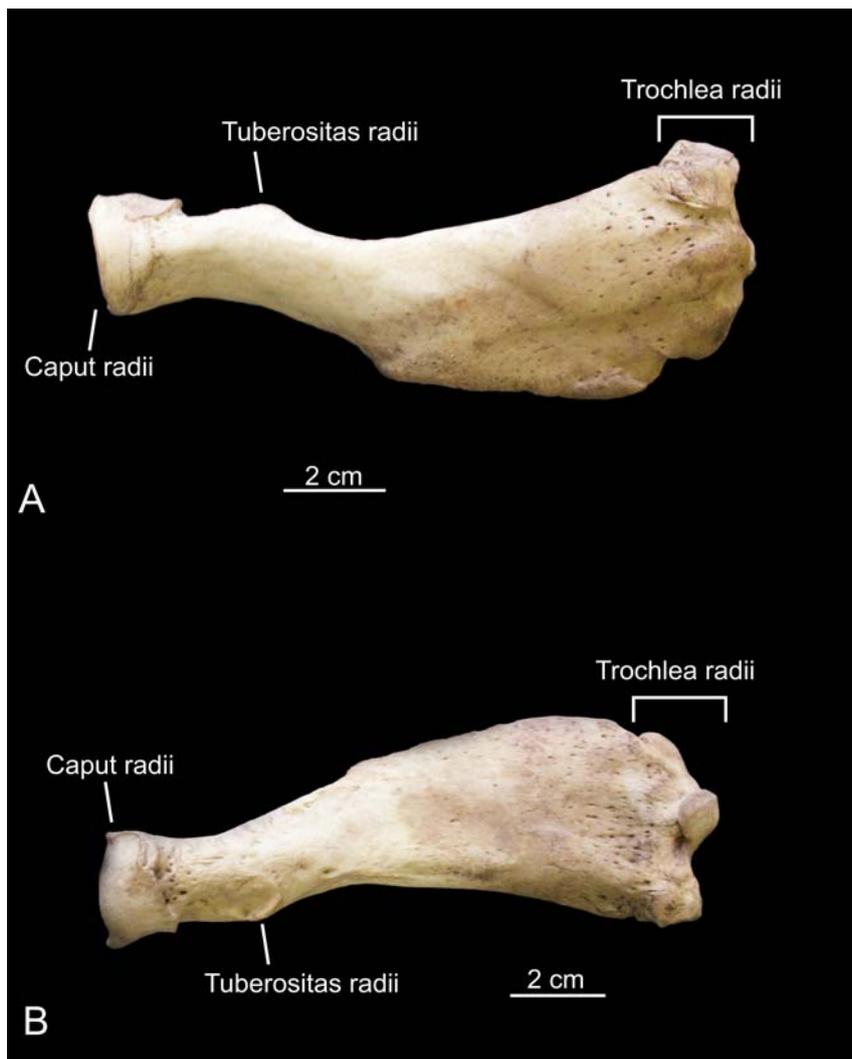


Abbildung 4-29: *Pagophilus groenlandicus* (DMMS I-A/3295). Radius, links, A) Lateralansicht, B) Medialansicht.

Die Länge der Ulna (Abbildung 4-30, Anhang 9) beträgt 131% der Radiuslänge (HOWELL 1929). Proximal ist die Ulna lateromedial abgeflacht (BERTA & SUMICH 1999). Vom radialen Processus des Olecranon zieht ein Grat als Ansatzfläche des M. anconeus externus nach distal bis zur Hälfte der Incisura trochlearis (HOWELL 1929). Distal der Schaftmitte befindet sich auf der Lateralfäche der Ulna eine Rauigkeit, an welcher das Ligamentum interosseum antebrachii inseriert (HOWELL 1929). Die mediale Schaftfläche hat einen Ansatz für den M.

flexor digitorum communis (HOWELL 1929), der sich über etwa 2/3 des Ulnaschaftes erstreckt. Eine weitere, kleine Ansatzfläche befindet sich auf der zweiten Hälfte des proximalen Drittels der Medialfläche des Radius. Am proximalen Viertel der Caudalfläche der Ulna befindet sich der Ansatz des M. extensor pollicis longus, der im Vergleich zu *Zalophus* klein ist (HOWELL 1929).

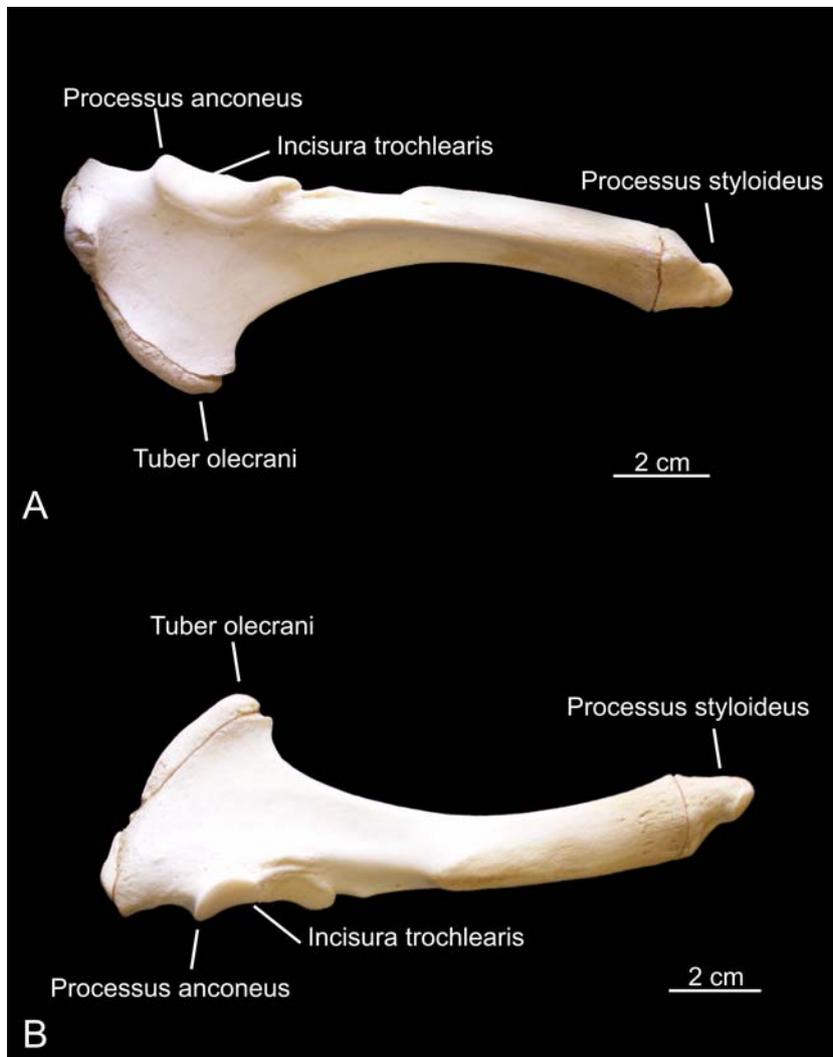


Abbildung 4-30: *Halichoerus grypus* (DMMS I-A/3296). Ulna, links. A) Medialansicht, B) Lateralansicht.

Die osteologische Handlänge (Abbildung 4-31) ohne Krallen nimmt 19% der Rumpflänge ein (HOWELL 1929). Der Carpus entspricht 20-25% der Handlänge. Die proximale Carpaliereihe wird vom Intermediaradiale und dem Ulnare gebildet, die distale von den Carpalia I-IV. Dabei liegt das Carpale I etwa 50% weiter distal der anderen Carpalia in Kontakt zur proximalen Gelenkfläche des Metacarpale I sowie lateral zur proximalen Gelenkfläche des Metacarpale II (HOWELL 1929). Das Os carpi accessorium hat Kontakt zum Ulnare und der Ulna (LUCAE 1876). Auf der Lateralfäche des Carpale IV und proximal der Gelenkebene der drei mittleren Finger befindet sich die Artikulationsfläche zum Metacarpale V (HOWELL 1929). Im

Gegensatz zu den Monachinae und Otariidae, bei denen Metacarpus I deutlich länger ist als die übrigen Metacarpi, sind bei den Phocinae die Metacarpi I und II etwa gleich lang (KING 1983). KING (1983) zufolge lässt sich die Form der Articulationes metacarpophalangeae sowie der Articulationes interphalangeae mit der Palmarflexion der Endphalangen während des Greifens in Beziehung setzen. Die Krallen sitzen fest an den terminalen Phalangenknochen an (HOWELL 1929). Die Digiti nehmen von I nach V kontinuierlich an Länge ab (LUCAE 1876, HOWELL 1929, BERTA & SUMICH 1999).



Abbildung 4-31: *Erignathus barbatus* (ZMB An10107). Manus, links. Dorsalansicht.

1 Intermediaradiale, 2 Carpale I, 3 Ulnare, 4 Carpale II, 5 Carpale III, 6 Carpale IV, Mc Metacarpale, Pp Phalanx proximalis, Pm Phalanx media, Pd Phalanx distalis.

Beckengliedmaße

Das Os coxae (Abbildung 4-32, Anhang 10) nimmt 26% der Rumpflänge ein. Das Os ilium entspricht etwa 16% [21%] der Länge des Os coxae, der postacetabulare Teil etwa 74% [66%] (HOWELL 1929, Werte in eckiger Klammer entsprechen gemessenen Werten anhand der Zeichnung auf S. 35) aus. Anhand eigener Messungen am Pelvis von *Phoca* (DMMS Sammlungsnr.: I-A/3292) ist die Länge des preacetabularen Teils etwa 26%, der postacetabulare Bereich 60% der Beckenlänge. Zusätzlich zur Längenreduktion der Ossa ilii sind die Ansatzstellen der Mm. semimembranosus et semitendinosus, die zu Knie und Unterschenkel ziehen, im Vergleich zu terrestrischen Mammalia an den Caudalrand der Ossa ischii versetzt. Dadurch ergibt sich eine im Vergleich zu den anderen pinnipeden Familien größere Hebelwirkung der Muskeln für Adduktions- und Abduktionsbewegungen der Hinterflossen beim Schwimmen. Das Os ilium ist nahezu 90° zum restlichen Becken nach lateral abgewinkelt (HOWELL 1929). Nach eigenen Messungen anhand von Fotos variiert der Winkel zwischen 105-130°. Hierbei sind jedoch individuentypische Besonderheiten sowie

Messabweichungen aufgrund instabiler Auflage auf den ventralen Beckenbereich nicht auszuschließen. Bei *Erignathus* ist das Ilium deutlich weniger stark ausgestellt (Abbildung 4-32 C) und die laterale Ausbuchtung fehlt. Damit entspricht dieser Bereich des Beckens dem der Monachinae (KING 1966). Die Eversion liegt in einem Winkel von etwa 130°-140° zum übrigen Pelvis (eigene Messung anhand zweier Exemplare aus der Zoologischen Sammlung, Berlin). Der postacetabulare Bereich ist länger als bei den übrigen Phocinae (KING 1966). Dies widerspricht eigenen Messungen, nach denen der postacetabulare Bereich bei *Erignathus* etwa 52% der Beckenlänge ausmacht. Bei den Phocinae bedeckt der Ansatz des M. iliocostalis lumborum im Vergleich zu den anderen Familien die durch die Eversion nach cranial gerichtete Medialfläche des Iliums nahezu vollständig (HOWELL 1929). Dadurch wird auch der Hebelarm des M. iliocostalis lumborum beeinflusst, der für die laterale Rumpfbewegung während des Schwimmens mitverantwortlich ist (KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Die Ursprungsfläche für den M. gluteus medius liegt durch die Abwinkelung caudal und nicht mehr lateral wie bei terrestrischen Mammalia. Die Facies glutea der Ala ossis ilii ist konkav. Cranioventral des Acetabulum befindet sich am Os ilium ein Processus für den Ursprung des M. iliacus, der sich mit dem M. psoas major zum M. iliopsoas vereinigt. Ventral des Acetabulum befindet sich das Tuberculum m. psoas minoris, auf welchem der M. psoas minor entspringt (HOWELL 1929). Das Tuber ischiadicum ist nach dorsal erweitert (KING 1983) und das Os ischii erreicht hier dorsoventral seine stärkste Stelle von 20-25 % der Länge des postacetabularen Teils des Os coxae. Die am Tuber ischiadicum inserierenden Muskeln, unter anderem der oberflächliche Teil des M. biceps femoris, ziehen die Hinterextremitäten nach dorsal (KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Linkes und rechtes Os pubis sind im Gegensatz zu jenen der terrestrischen Carnivora durch ein Ligament verbunden (KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Der M. pectineus setzt bei *Pusa* fleischig am ventralen Rand des Os pubis caudal des Tuberculum m. psoas minoris an (HOWELL 1929). Am Rand des Foramen obturatorium entspringt auf den Ossa pubis et ischii der M. obturatorius externus.

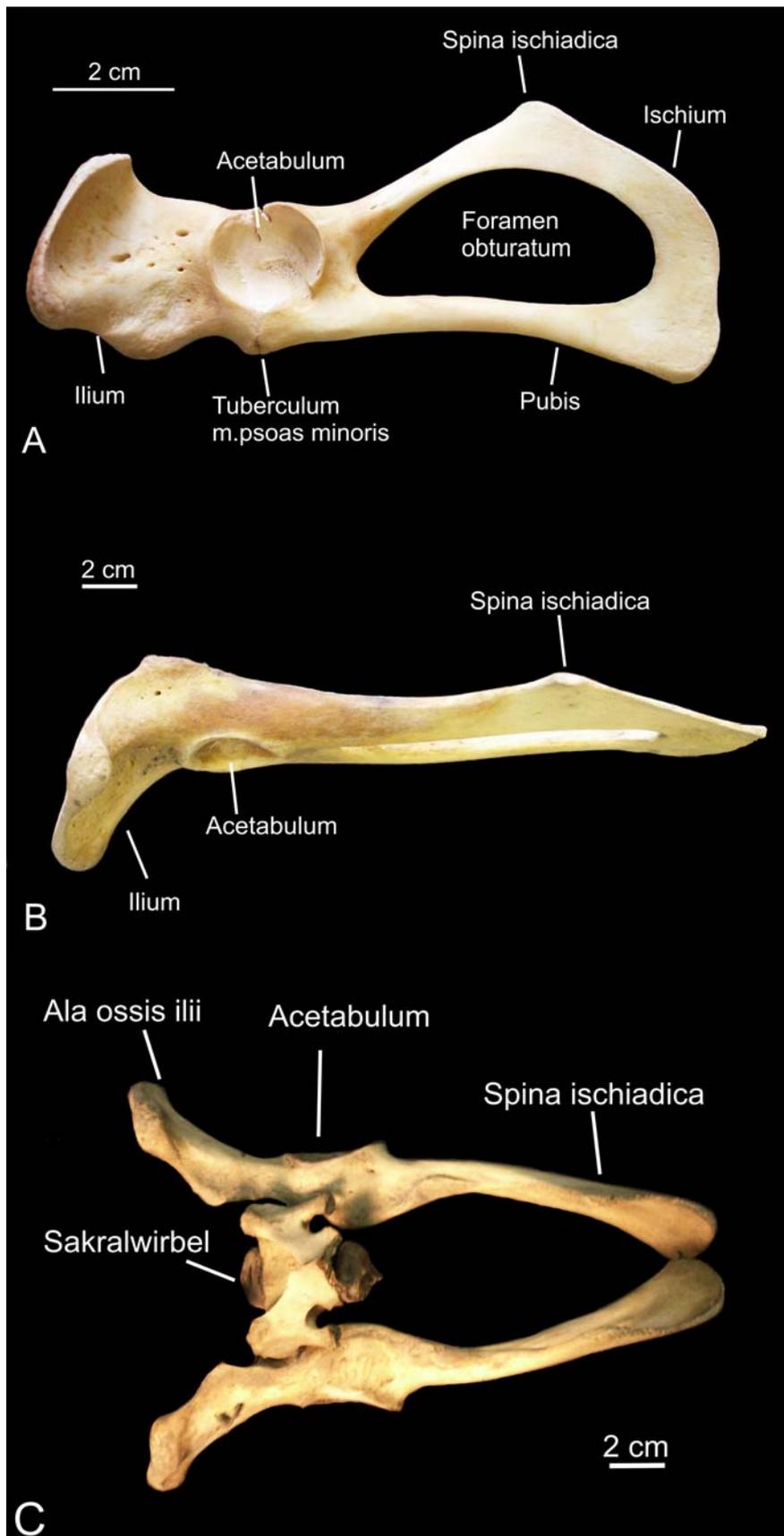


Abbildung 4-32: A) *Phoca (Pusa) sibirica* (DMMS I-A/3428). Pelvis, links. Lateralansicht. B) *Cystophora cristata* (DMMS I-A/412). Pelvis, links. Dorsalansicht. C) *Erignathus barbatus* (ZMB An10107). Komplettes Pelvis mit Sakralwirbel. Dorsalansicht.

Das Femur (Abbildung 4-33, Anhang 11) entspricht 12% der Rumpflänge und 40% der Tibiallänge (HOWELL 1929). Entlang der Sagittalachse ist das Femur abgeflacht und dadurch etwa halb so breit wie entlang der Transversalachse (HOWELL 1929). Der Trochanter major befindet sich lateral des Femurkopfes und überragt diesen in der Longitudinalachse (HOWELL 1929). In der Fossa trochanterica an der Caudalseite des Femur setzen die Bänder der Mm. gemelli et obturatorius gemeinsam an (HOWELL 1929). Der Trochanter minor ist entweder reduziert oder fehlt ganz (HOWELL 1929, KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Der M. pectineus setzt fleischig am Knochen an und nicht sehnig wie bei anderen Carnivora. Auf Höhe der Epicondylus ist der Schaft in cranialer Ansicht etwa 2/3 so breit wie lang. Die Epicondylus ziehen in Form von Graten über 30-50% der Schaftlänge konvergierend nach proximal und bilden so die Fossa poplitea. Nach HOWELL (1929) sind die Epicondylus von *Phoca* breiter und weiter nach proximal reichend als bei *Zalophus*, was mit den besser entwickelten Mm. gluteus superficialis, gastrocnemius (Caput mediale) et plantaris zusammenhängt. Der M. psoas major setzt gemeinsam mit dem M. iliacus als M. iliopsoas am Epicondylus medialis des Femur (DEMUZON 1981c) oder dem Condylus medialis der Tibia (HOWELL 1929) des Femur an. Dieser Muskel wirkt bei den lateral gerichteten Bewegungen der Hinterextremitäten während des Schwimmens mit und verhindert gemeinsam mit weiteren Muskeln, dass die Hinterextremität wie bei den Otariidae zur Lokomotion unter den Körper gebracht werden kann. Der Condylus medialis femoris ist etwa 2/3 so groß wie der Condylus lateralis und liegt weiter distal als letzterer. Würde man eine Linie durch die jeweiligen Mittelpunkte der Condylus ziehen, ergäbe sich ein Winkel von 63° mit der Schaftachse (HOWELL 1929).

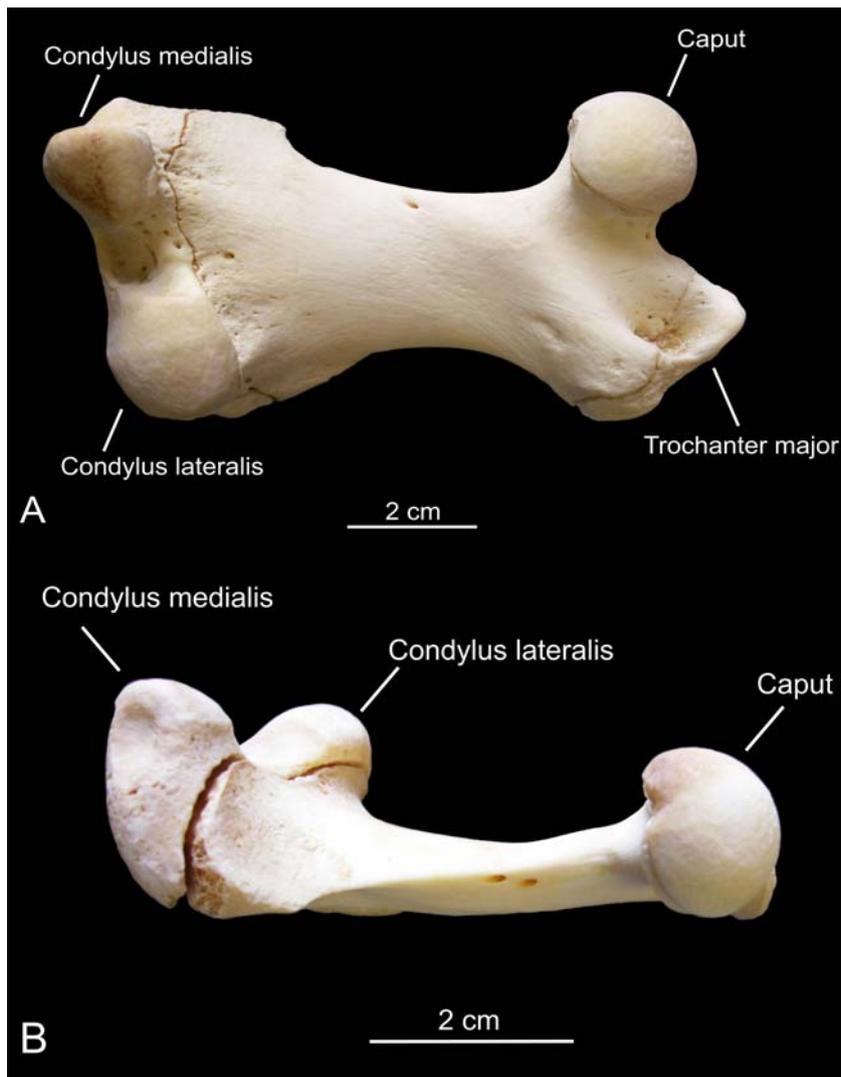


Abbildung 4-33: A) *Halichoerus grypus* (DMMS I-A/3296). Femur, rechts. Caudalansicht. B) *Phoca (Pusa) sibirica* (DMMS I-A/3428). Femur, links. Medialansicht.

Tibia und Fibula (Abbildung 4-34, Anhang 12) sind proximal miteinander verwachsen, wodurch sich der Fibulakopf etwa auf Höhe des Tibiakopfes befindet. Distal sind die Knochen durch ein Ligamentum interosseum miteinander verbunden (HOWELL 1929). Damit haben die Phocinae eine immobile Fibula sensu BARNETT & NAPIER (1953). Im distalen Viertel verlaufen beide Knochen dicht nebeneinander. Ihre distalen Epiphysen liegen etwa auf gleicher Ebene. Die Tibialänge entspricht 29% der Rumpflänge und 200% der Femurlänge (HOWELL 1929). An der Lateralseite der Verwachsungsstelle setzt am Tibiakopf der M. extensor digitorum longus an (HOWELL 1929). Die Tibia ist von lateral betrachtet leicht S-förmig gekrümmt und in Höhe der Schaftmitte etwa $\frac{1}{3}$ so breit wie am proximalen und $\frac{1}{2}$ so breit wie am distalen Ende (LUCAE 1876). Der Fibulaschaft ist gerade (LUCAE 1876, HOWELL 1929). Auf der Lateralfäche der Fibula befindet sich proximal und nahe der Verwachsungsstelle mit der Tibia eine Grube für den Ursprung des M. peroneus brevis

(HOWELL 1929). An ihrer Medialfläche erstreckt sich bis etwa 2/3 nach distal eine Vertiefung für den Ursprung des M. flexor hallucis longus (HOWELL 1929), einem der drei Köpfe des M. flexor digitorum lateralis. Am distalen Ende der caudalen Fibulafläche befindet sich je eine Furche für die Mm. peroneus digiti quinti und peroneus longus (HOWELL 1929). Der M. tibialis cranialis hat eine Ansatzfläche an der proximalen Hälfte der Lateralfäche sowie am distolateralen Ende der Fibula.

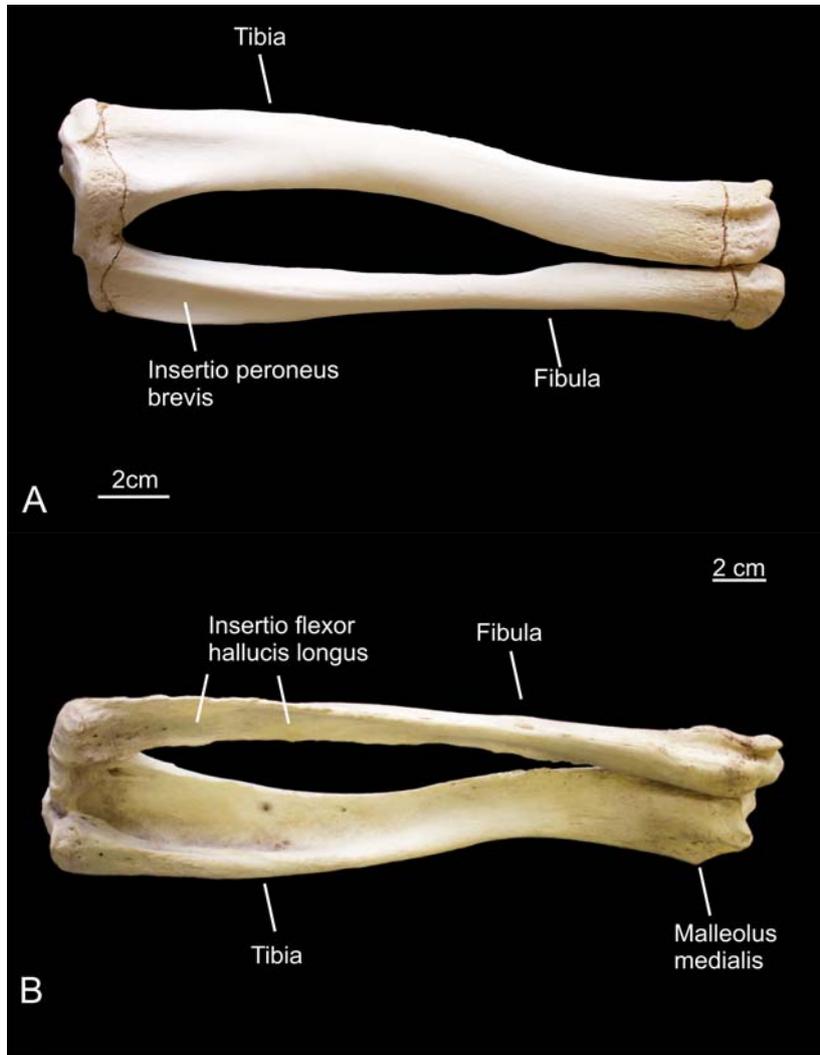


Abbildung 4-34: A) *Halichoerus grypus* (DMMS I-A/3296). Tibia und Fibula, rechts. Lateralansicht. B) *Pagophilus groenlandicus* (DMMS I-A/3295). Tibia und Fibula, rechts. Medialansicht.

Der Talus (Abbildung 4-35) hat einen nach caudal gerichteten Processus ähnlich dem Tuber calcanei (KING 1983). Dieser Processus hat einen Sulcus (Sulcus tendinis musculi flexoris hallucis longi) für die Sehne des M. flexor hallucis longus (HOWELL 1929, KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Kontraktion dieses Muskels verhindert eine Dorsalflexion und damit die Stellung des Fußes im rechten oder gar spitzen Winkel zum Unterschenkel (BERTA & SUMICH 1999). Die Mediodorsalseite des Calcaneus hat einen Sulcus für die Bänder der Mm. peroneus brevis et digiti quinti, die Laterodorsalseite einen Sulcus für das Band des M.

peroneus longus (HOWELL 1929). Ein Os sesamoideum kommt gelegentlich an der Medialseite des Calcaneus vor, hat dann aber nur Kontakt zum Os tarsale I. Das Os tarsale IV hat lateral eine Rille für die Sehne des M. peroneus longus. Das Gelenk zwischen Talus und dem Centrale (= unteres Sprunggelenk) ist beweglicher als das eigentliche Fußgelenk (= oberes Sprunggelenk). Die Gesamtlänge des Fußes (Abbildung 4-36), gemessen von der Phalanx terminalis Digitus II zum proximalen Ende des Talus, beträgt 34% der Rumpflänge und 45% der Beinlänge (HOWELL 1929). Die Knochen von Digitus III sind im Vergleich zu denen der anderen Digiti kürzer, Digitus III damit der kürzeste Zeh, was der Flosse distal eine konkave Kontur gibt (KING 1983).

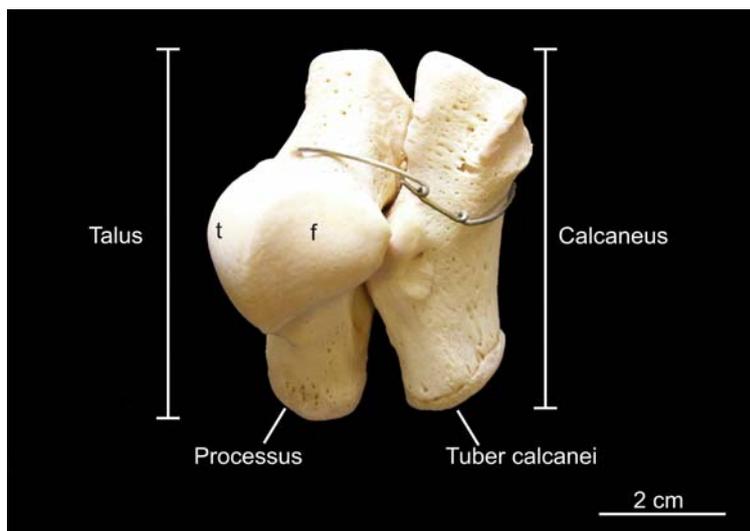


Abbildung 4-35: *Halichoerus grypus* (DMMS I-A/3296). Talus und Calcaneus, rechts. Dorsalansicht. t Gelenkfläche mit der Tibia, f Gelenkfläche mit der Fibula

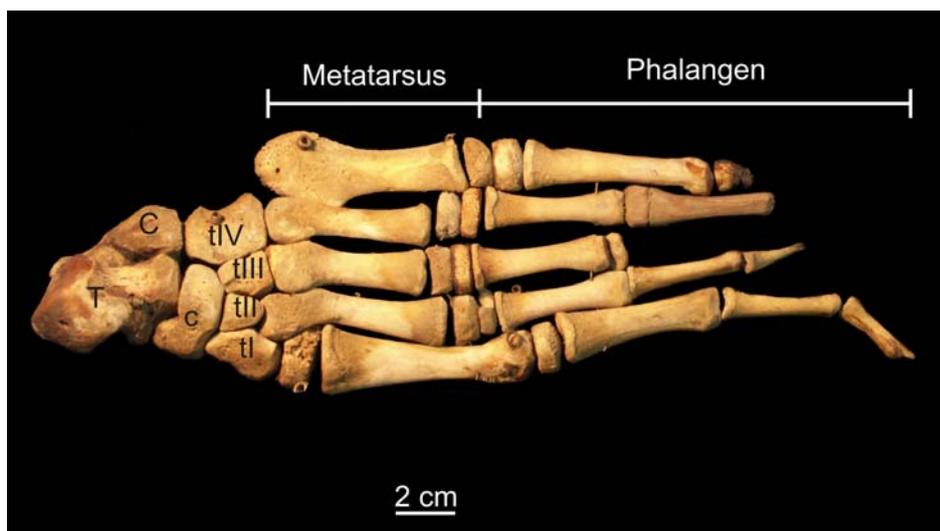


Abbildung 4-36: *Erignathus barbatus* (ZMB An10107). Pes, links. Dorsalansicht. T Talus, C Calcaneus, c Centrale, tl-tIV Tarsale I-IV. Die Digiti pedes sind falsch montiert. Metatarsus I artikuliert immer mit dem Os tarsale I.

4.2.2 Bezug zu den Bewegungskategorien

Die Cervicalwirbelsäule unterscheidet sich in ihrer Länge kaum von der der Otariidae (HOWELL 1929, KING 1983), wird aber meist in S-Form gehalten (PIÉRARD 1971), wodurch sie in der Körperkontur kürzer wirkt. Im Gegensatz zu den Otariidae sind bei den Phocinae die cranialen Ansatzstellen der Hals- und Nackenmuskulatur für dorsale und laterale Bewegungen ausgerichtet (HOWELL 1929). Diese Krümmungen nach dorsal oder lateral werden für Steuerbewegungen des Kopfes während des Schwimmens eingesetzt (HOWELL 1929), beispielsweise bei vertikalen und horizontalen Wenden. Die im Vergleich zu den Otariidae kurzen Wirbelkörper der Cervikalwirbelsäule mit ihren kurzen Processus spinosi et transversi sowie engen Intervertebrälräumen deuten auf einen eher steifen Wirbelsäulenabschnitt mit schwacher Axialmuskulatur hin. Im Thorakalbereich steigt die Wirbelkörperlänge von cranial nach caudal nahezu exponentiell an und entspricht im Lendenbereich schließlich der doppelten Wirbelkörperlänge des cranialen Abschnitts. Dadurch sind die Intervertebralgelenke im cranialen Wirbelsäulenabschnitt der Phocinae relativ steif und in der caudalen Region eher passiv flexibel (PIERCE *et al.* 2011). An einem biegesteifen Thorakalbereich ist so eine hochflexible Lendenregion mit langen muskulären Hebelarmen verankert, welche die für die Beckenoszillation nötige Beweglichkeit mit großer Schwingungsweite und geringer Wellenlänge direkt cranial des Beckengürtels bereitstellt (PIERCE *et al.* 2011). Analog zu den rezenten Cetacea bilden Kopf, Hals und anteriorer Thoraxbereich gemeinsam den Hebelpunkt, an welchem die starke Muskulatur des Lendenbereichs beim Schwimmen wirkt (HOWELL 1929, PIERCE *et al.* 2011). An den ausladenden, im Winkel von bis zu 80° nach ventrolateral geneigten Processus transversi der Lumbalwirbelkörper setzen neben den Hypaxialmuskeln wie Mm. quadratus lumborum, longissimus thoracis et iliocaudalis (BERTA & SUMICH 1999) auch die Mm. psoas major et transversus abdominis an. Ihre langen Hebelarme liefern die notwendige Hebelwirkung für die horizontalen Bewegungen der Lendenregion während des Schwimmens (Kapitel 3.2). Zusätzlich optimieren weite Zwischenwirbelgelenke die Beweglichkeit um die Sagittalachse, was eine Bewegung von Wirbelsäule und Hinterextremitäten in der Horizontalebene möglich macht (FISH *et al.* 1988, PIERCE *et al.* 2011). Die an der Oszillationsbewegung beteiligten Muskeln der caudalen Thorax- und Lendenregion sind in erster Linie der M. erector spinae sowie die oben erwähnte Hypaxialmuskulatur oder der Psoas-Komplex. Ventral helfen der M. latissimus dorsi sowie die posteriore Hälfte des M. pectoralis mit der Crista deltopectoralis des Humerus als Hebelpunkt, das caudale Körperende nach lateral zu ziehen (HOWELL 1929). Diese Muskeln sowie der M. panniculus sind zudem an der spannerrauenartigen Landlokomotion beteiligt. Hierbei liefern wahrscheinlich die langen Rückenmuskeln und der Psoas-Komplex die

Haupttriebkraft (HOWELL 1929). Der weit nach caudal reichende *M. pectoralis profundus* mit Ursprung an der ventralen Rectusscheide kontrahiert vermutlich synchron mit dem *M. rectus abdominis*, um eine schnelle und kraftvolle Protraktion des pelvicolumbaren Körperbereichs zu erreichen. Außerdem ist dieser Muskel gemeinsam mit der Blubber an der Stoßdämpferfunktion in Sternal- und Pubicalregion beteiligt.

Die aufgrund des stumpfen *Angulus cranialis* sichelförmige *Scapula* der *Phocinae* führt zu einer reduzierten *Fossa supraspinata* und damit auch zu einer reduzierten Ursprungsfläche des *M. supraspinatus*. Dieser Muskel hat seinen Ansatz am *Tuberculum majus* des *Humerus* und wirkt als Strecker (DAVIS 1949, KÖNIG 2012) im Schultergelenk sowie als Fixator des Gelenks (DAVIS 1949). Kraftvolle Streckbewegungen des *Humerus* sind bei den *Phocinae* nicht notwendig, weshalb der *M. supraspinatus* nicht so stark sein muss und das *Tuberculum majus* niedriger sein darf als das *Caput humeri* (HOWELL 1929). Obwohl die *Fossa infraspinata* etwa doppelt so groß ist wie die *Fossa supraspinata*, liegt der Ursprung des *M. infraspinatus* nur auf seiner cranialen Hälfte. Wie der *M. supraspinatus* hat auch der *M. infraspinatus* seinen Ansatz am *Tuberculum majus* des *Humerus* (HOWELL 1929). Er ist in erster Linie Fixator des Gelenks (DAVIS 1949) und an der Supination (DAVIS 1949) der Vorderextremität beteiligt, unterstützt aber auch deren Beugung und Abduktion im Schultergelenk (KÖNIG 2012). Die caudale Hälfte der *Fossa infraspinata* ist vom Ursprung des *M. teres major* bedeckt und wird daher als *Fossa teres major* bezeichnet (HOWELL 1929). Seinen Ansatz hat der *M. teres major* in der distalen Hälfte der Medialfläche der *Crista deltopectoralis* (HOWELL 1929). Durch den im Vergleich zu anderen *Carnivora* vergrößerten Ursprung des *M. teres major* lässt sich auf einen starken Muskel schließen, welcher das Schultergelenk flexiert und proniert (DAVIS 1949) und an der Retroversion der Vorderextremität beteiligt ist. Diese findet ihren Einsatz beim Vorwärtsziehen des Körpers über Kanten und Hindernisse während der Landlokomotion.

Auch der *M. triceps brachii* ist an der Zugbewegung des Körpers über Hindernisse beteiligt. Er streckt den Ellenbogen, sein *Caput longum* ist außerdem ein Schulterbeuger (DAVIS 1949, SCHALLER 2007). Aufgrund der *Phocinae*-typischen Armhaltung wird zum Vorwärtsziehen des Körpers durch die Arme eine Extension und keine Flexion des Ellenbogengelenks benötigt. Diese Extension wird sowohl über das *Caput longum*, dessen Ansatz sich zwischen der *Fossa teres major* und der Ursprungsfläche des *M. infraspinatus* sowie entlang des *Margo dorsalis* bis auf Höhe der *Spina scapulae* zieht, als auch das *Caput laterale* ermöglicht, welches im Gegensatz zu den *Otariidae* einen Ursprung am *Collum scapulae* im Bereich des *Angulus ventralis* hat. Ihre Ansätze finden die beiden Teile am *Olecranon* (*Caput longum*) sowie am proximalen Ende der *Ulna* (*Caput laterale*) (HOWELL 1929). Es wirken also mehr Teile des *M. triceps* bei der Streckung des Ellenbogengelenkes in gleicher Wirkrichtung

mit als bei anderen Carnivora, wodurch eine hohe Kraft aufgebracht werden kann, welche für das Vorwärtsziehen des Körpers notwendig ist. Um während der Zugbewegungen den Caput humeri in der Cavitas glenoidales der Scapula zu fixieren, ist auch ein starker M. subscapularis notwendig, der zudem an der Adduktion der Vorderextremität beteiligt ist. Seinen Ansatz hat der M. subscapularis am Tuberculum minus des Humerus, welches bei den Phocinae Caput humeri und Tuberculum majus überragt. Bei der spannerrauenartigen Landlokomotion ohne Einsatz der Vorderextremitäten zieht der M. triceps brachii wahrscheinlich die Flossenvorderkante durch Ellenbogenstreckung vom Boden weg. Im Vergleich zu den übrigen Gelenken der Vorderextremität sind im Schultergelenk umfangreiche Extensions-, Flexions-, Ab- und Adduktions- sowie Rotationsbewegungen möglich (LUCAE 1876).

Durch die im Vergleich zu den Otariidae weiter caudal des Schaftes liegende Position des Caput humeri ist der Humerus bei den Phocinae in der anatomischen Normalposition stärker flexiert und abduziert. Extensionen und Flexionen des Humerus werden weitestgehend durch seinen Einschluß in die Körperhülle begrenzt, Abduktionen des Humerus sind dagegen etwa im gleichen Umfang möglich wie bei den terrestrischen Carnivora (HOWELL 1929). Das Tuberculum minus überragt den Humeruskopf deutlich, wodurch ein längerer Hebelarm für Protraktionen und Rotationen im Vergleich zu Tieren ohne vergrößerte Tuberculi entsteht. Dagegen ist das Tuberculum majus der Phocinae eher klein und geht in die Crista deltopectoralis (sensu BERTA & SUMICH 1999) über. Letztere ist Ansatzfläche der namensgebenden Muskeln, medial dem M. pectoralis, lateral dem M. deltoideus. Besonders der caudal gelegene Teil des M. pectoralis ist gemeinsam mit dem M. latissimus dorsi an der rhythmischen lateralen Schwimmbewegungen des caudalen Körpers beteiligt (HOWELL 1929). Auch der M. latissimus dorsi hat mit Teilen des M. pectoralis seinen Ansatz an der Crista deltopectoralis. Die der Lateralseite der Crista ansetzenden Mm. omotransversarius (*sic* atlantoscapularis inferior, HOWELL 1929, S. 63) et trapezius (*sic* humerotrapezius, HOWELL 1929, S. 58) immobilisieren den Humerus während des Schwimmens und verhelfen der Crista deltopectoralis zu ihrer Funktion als statischer Hebelpunkt für die Mm. latissimus et pectoralis (HOWELL 1929). Der lateral an der Crista deltopectoralis ansetzende M. deltoideus mit seinem Ursprung an der Caudalfläche der Spina scapulae ist im Vergleich zu den Otariidae schwach (HOWELL 1929). Der M. deltoideus abduziert, flexiert und supiniert den Arm im Schultergelenk und ist an der Fixierung des Gelenks beteiligt (DAVIS 1949). Er wirkt als Antagonist des M. pectoralis superficialis an Ab- und Adduktionen bei den Steuerbewegungen während des Schwimmens und möglicherweise auch bei den Zugbewegungen an Land mit. Außerdem ist er an der Bewegung des Arms während der Körperpflege (Kratzen etc.) beteiligt. Etwa die proximale Hälfte der Lateralfäche des

Humerusschaftes und der craniale Bereich der Crista deltopectoralis wird vom Ursprung des M. brachialis eingenommen. Ansatz ist an der Ulna distal des Processus coronoideus medialis (HOWELL 1929). Der M. brachialis bewirkt eine Flexion im Ellenbogen und bringt so die Manus nach cranial in die Ausgangsposition für Zugbewegungen an Land. Auch kommt ihm eine Rolle bei Steuerbewegungen der Vorderextremität im Wasser zu. Die etwa gleich großen Epicondylus des Humerus zeigen, dass sowohl dorsale als auch ventrale Bewegungen in gleichem Ausmaß zum Steuern bei der aquatischen Lokomotion eingesetzt werden (HOWELL 1929). Neben Flexionen und Extensionen in einem Bogen von nur 44° im Verhältnis 3:1 erfolgen im Ellenbogengelenk auch Rotationen von $\sim 113^\circ$. Dabei überwiegt aufgrund einer gelenkigen Verbindung der Circumferentia articularis des Radiuskopfes mit dem Condylus medialis des Humerus insbesondere die Supinationsbewegung mit 70° (LUCAE 1876). Diese Bewegungen werden zum „Wassertreten“ beim „Stehen“ im Wasser eingesetzt (Abbildung 3-81), bei dem der Körper senkrecht im Wasser gehalten wird.

Im Unterarm haben der M. palmaris longus und der darunter liegende M. flexor carpi ulnaris jeweils eine Muskelschlinge, welche die radiale Seite der Hand umspannen. Erster ist Flexor des Carpus und spannt die Aponeurosis palmaris, letzter flexiert die Articulationes metacarpophalangae und führt zur Ulnarabduktion. Dadurch kann bei einer Kontraktion dieser Muskeln zusätzlich zur Flexion auch eine Abduktion der Hand erfolgen, was zum Vorwärtsziehen des Körpers von Vorteil wäre. Der M. flexor digitorum communis (sensu HOWELL 1929, S. 76) entspricht den Mm. flexores digitorum profundus et superficialis des Hundes und hat einen dreiköpfigen Ursprung. Er hat seinen Ansatz an der Medialfläche der Ulna über etwa $2/3$ der Schaftlänge (HOWELL 1929) und bewirkt die Flexion von Ellenbogen-, Hand- und Fingergelenken. Der M. flexor carpi radialis (Ursprung am Epicondylus medialis) ist verbreitert und bildet eine zweite tiefere Palmarfaszie (HOWELL 1929). Diese verstärkt möglicherweise die eigentliche Palmarfaszie beim Greifakt durch Spannung der Haut auf der Palmarseite der Manus. Die Flexormuskeln unterstützen kraftvolle Zugbewegungen und ermöglichen das Greifen und Festhalten von Gegenständen mit den Fingern sowie den Phocinae-typischen „haulage grip“ (*sic*, KING 1966, S. 394, KING 1983). Im Sprunggelenk sind durch die Articulationes antebrachioarpea et mediocarpeae Flexionen in einem Bogen von 52° und Rotationen in einem Bogen von 65° möglich. Die Articulatio mediocarpeae erlaubt zudem Ab- und Adduktionen, welche überwiegend zu einer Ulnarflexion der Manus führen (LUCAE 1876). Die Articulationes carpometacarpeae ermöglichen eine Volarflexion von 50° sowie eine Dorsalflexion von $35-40^\circ$. An Metacarpus I sind auch Abduktionsbewegungen von 83° sowie Rotationen möglich, Metacarpus V lässt sich in einem Bogen von 103° abduzieren (LUCAE 1876). Der „haulage grip“ der Phocinae wird ermöglicht durch eine Einkerbung am Palmarrand der proximalen Gelenkfläche der Phalanges

proximales, in welche die Längsrinne auf der Palmarfläche der Metacarpalia greift (KING 1966). Zudem weisen die Articulationes interphalangeae jeweils eine Gelenkrolle auf (KING 1966). Durch die Articulationes metacarpophalangeae et interphalangeae ist den Phocinae eine Volarflexion von 127° und eine Dorsalflexion von 33° möglich (LUCAE 1876).

Da sich Ulna und Radius bei den Phocinae in Ruhestellung zwischen Supination und Pronation befinden, während sie bei den terrestrischen Mammalia proniert sind, erfolgt eine Lagerung der Manus mit der Volarfläche nach medial und der Dorsalfläche nach lateral (LUCAE 1876) (Abbildung 4-37). Die Gelenklinien der Vorderextremität verlaufen Richtung Kleinfingerseite (LUCAE 1876), wodurch die gesamte Vorderextremität in Normalposition eine Ulnarflexion aufweist. Die Bewegung der Vorderextremität wird durch den Integumenteinschluss stark eingeschränkt. Die Achselhöhle der Phocinae befindet sich etwa gegenüber dem Os carpi ulnare, so dass die effektive Länge der Vorderextremität nur etwa 19 Prozent der Körperlänge entspricht (HOWELL 1929). Im Vergleich dazu liegt die effektive Armlänge der Otariidae bei etwa 50 Prozent der Körperlänge (HOWELL 1929).



Abbildung 4-37: Haltung Manus, *Phoca*, ZA

Das im Vergleich zu terrestrischen Mammalia verlängerte postacetabulare Becken ermöglicht den an den Ossa pubis et ischii ansetzenden Muskeln längere Hebelarme. Zu diesen Muskeln zählen die Mm. semitendinosus et semimembranosus sowie der M. gracilis mit Ursprüngen am Caudalrand des Os ischii und Ansätzen am Cranialrand der Tibia. Diese Muskeln beeinflussen als eine große Muskelmasse die Ab- und Adduktionsbewegungen während des Schwimmens und adduzieren und flexieren die distale Extremität gegen das Becken. Der M. biceps femoris hat einen schmalen, etwas sehnigen Ursprung am weit nach

dorsal ragenden Tuber ischiadicum und setzt über 7/8 der lateralen Seite der Tibia an. Damit bildet dieser Teil des Muskels ein Dreieck mit Drehpunkt am Os ischium, was theoretisch wesentlich mehr Bewegungsfreiheit als z. B. bei den Otariidae erlaubt. Ein weiterer Ursprung befindet sich am Pars lateralis des Sacrum. Dieser Muskelteil inseriert an einer Aponeurose über der distalen Fibula (HOWELL 1929). Insgesamt bewirkt eine Kontraktion des M. biceps femoris einen Zug des Femur nach cranial sowie eine Adduktion und Flexion der Articulationis und ist damit ebenfalls an der Fixierung der Hinterextremität in der Körperlängsachse beteiligt. Die Fixierung der Hinterextremität parallel zur Körperlängsachse stabilisiert das caudale Körperende der Phocinae beim Schwimmen und reduziert so die Energiekosten für den Einsatz der Pedes als funktionelle Schwanzflosse. Trotzdem verhindern diese Muskeln allein nicht zwangsläufig einen Einsatz der Hinterextremität an Land.

Die Alae ossis ilium der Phocinae ist nach lateral abgewinkelt, wodurch sich die Ansatz- und Ursprungsflächen der daran ansetzenden Muskeln in Vergleich zu den terrestrischen Carnivora und auch den Otariidae von medial nach cranial, cranial nach lateral und lateral nach caudal verlagern. Dies hat auch einen möglichen Einfluss auf ihre Wirklinien und Hebelarme.

Der M. iliocostalis lumborum hat seinen Ursprung großflächig an der Medialfläche der Ala ossis ilii (HOWELL 1929), welche bei den Phocinae nach cranial zeigt. Der Muskel zieht nach cranial und inseriert an den Rippen. Die Wirklinie dieses Muskels ist durch das abgewinkelte Ilium nach lateral verschoben, der Hebelarm ist länger als bei den terrestrischen Carnivora oder übrigen Pinnipedia (Abbildung 4-38). Dadurch kann durch einen relativ geringen Kraftaufwand eine starke Bewegung verursacht werden. Der M. iliocostalis lumborum ist mit dem M. longissimus lumborum verbunden. Alternierende Kontraktion des M. erector spinae, zu dem die beiden genannten Muskeln gehören, führt zur lateralen Rumpfbewegung während des Schwimmens, synchrone Bewegungen führen zur Rumpfstreckung und sind an der spannerrauenartigen Landlokomotion sowie an Wendemanövern beim Schwimmen beteiligt.

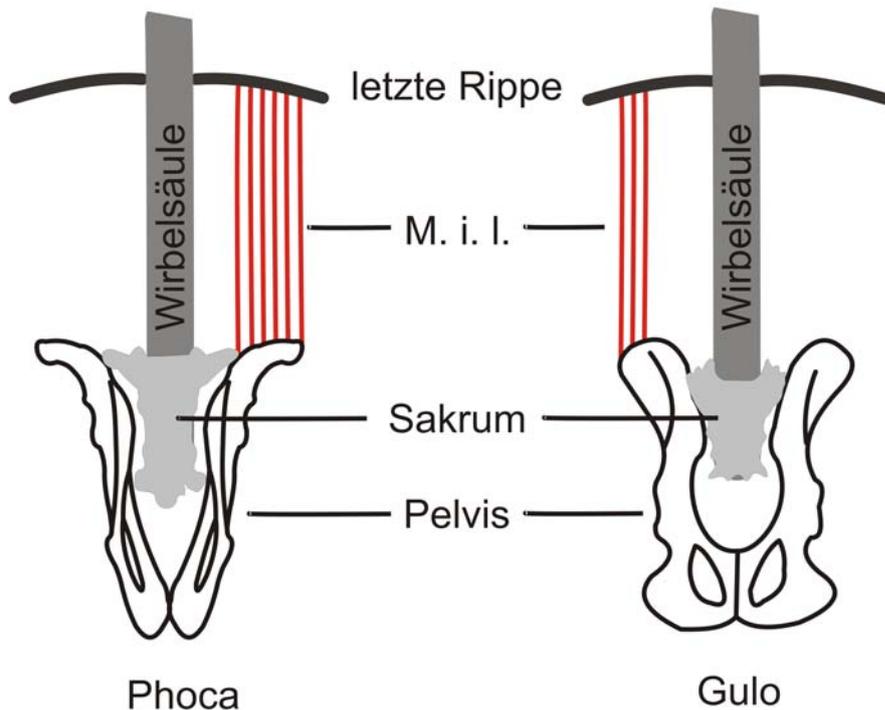


Abbildung 4-38: Verlauf des M. iliocostalis lumborum (M. i. l.) bei *Phoca* im Vergleich zu *Gulo*. Trotz gleicher Wirklinie ist bei den Phocinae ein größerer Hebel möglich. Becken von *Gulo* nach HOLMES (1980).

Der M. gluteus medius hat seinen Ursprung an der Facies glutea des Ilium. Bei den terrestrischen Mammalia wirkt er als Hüftstrecker. Da die Facies glutea der Phocinae durch die Eversion der Ossa ilii nach caudal und nicht mehr lateral ausgerichtet ist, ändert sich auch die Funktion des M. gluteus medius. Seinen Ansatz hat dieser Muskel, untrennbar mit dem M. piriformis am Trochanter major des Femur (HOWELL 1929). Durch seine Wirklinie wird eine Adduktion und Rotation des Femur erreicht (BERTA & SUMICH 1999).

Der M. psoas major hat seinen Ansatz an einem Processus am Ventralrand des Ilium caudal der Eversion (HOWELL 1929), was seine Wirklinie im Vergleich zu den terrestrischen Mammalia nicht beeinflusst, jedoch seine Hebelwirkung vergrößert. Der Muskel hat seinen Ursprung an den Ventralflächen der Wirbelkörper und Processus transversi der caudalen Thorakal- und Lumbalwirbel sowie am Sakrum. Einen zweiten Ansatz hat er durch die Verschmelzung mit dem M. iliacus als M. iliopsoas am Epicondylus medialis des Femur (DEMUZON 1981c) oder dem Condylus medialis der Tibia (HOWELL 1929). Aufgrund der Ausrichtung und eingeschränkten Flexionsmöglichkeit des Femur zieht der M. iliopsoas durch kontralaterale Kontraktion Femur und Pelvis nach craniocaudal und ist somit gemeinsam mit den Epaxial- und anderen Hypaxialmuskeln sowie dem M. obliquus abdominis an der lateralen Oszillation beim Schwimmen beteiligt (DEMUZON 1981c, „Undulation“). Die Epaxialmuskeln wirken durch ihren großflächigen Ansatz an der nach

cranial ausgerichteten Medialfläche des Ilium im Wesentlichen auf das gesamte Pelvis, während die Hypaxialmuskeln auf das Ilium und die Hinterextremität Einfluss nehmen (HOWELL 1929).

Neben einem im Vergleich zu terrestrischen Carnivora verkürzten Ilium ist auch das Femur in seiner Länge reduziert. Die Muskeln, welche den Femur mit dem Ilium verbinden, sind selbst sehr kurz und tendieren dazu, den Femur zu immobilisieren (FRIANT 1947). Der Femur der Phocinae ist caudolateral der Körperlängsachse ausgerichtet, dass ihn der gluteale Muskelkomplex in der Hüfte abduziert und extendiert (HOWELL 1929). Das Hüftgelenk lässt Flexions- und Extensionsbewegungen in einem Bogen von 60° , Ad- und Abduktionsbewegungen von 106° und Rotationen von 60° zu (LUCAE 1876). In der Normalposition beträgt der Winkel im Hüftgelenk 90° (LUCAE 1876). Am distalen Ende des Femur ist der Condylus lateralis größer und breiter als der Condylus medialis. Daher sind Flexions- und Extensionsbewegungen im Kniegelenk mit 66° sehr beschränkt. Die größtmögliche Streckung stellt Ober- und Unterschenkel in einen rechten Winkel zueinander, die Normalposition dieser Extremitätenabschnitte, bei welcher der Unterschenkel parallel zur Körperlängsachse ausgerichtet ist (LUCAE 1876). Möglich ist auch eine Rotation im Kniegelenk in einem Bogen von 90° , wobei die Außenrotation (Supination) mit einer Flexion und die Innenrotation (Pronation) mit einer Extension verknüpft sind (LUCAE 1876).

Das proximale Tibiaende der Phocinae fällt von cranial nach caudal leicht ab und geht in den geraden Fibulakopf über (HOWELL 1929). Einer Streckung des Kniegelenks wird also auch durch Knochenhemmung entgegengewirkt. Aufgrund der Muskel- und Integumenthemmung werden Flexionen und Extensionen im Knie auf einen Bogen von etwa 15° eingeschränkt (HOWELL 1929), ein Widerspruch zu LUCAE (1876). Im Gegensatz zu terrestrischen Mammalia liegt der Ansatz des Lig. collaterale mediale des Kniegelenks nicht bei einem Zehntel der Unterschenkellänge an der Tibia sondern bei nur etwa einem Viertel dieser Strecke. In Verbindung mit einer lockeren Gelenkkapsel ist eine Rotationsbewegung des Unterschenkels in Bezug auf den Oberschenkel mit dem Lig. collaterale laterale als Drehpunkt von mindestens 40° möglich (HOWELL 1929). Die Ansätze der Mm. semitendinosus, semimembranosus et gracilis sind nach distal verlagert und durch das verlängerte Puboischium ist auch ihr Hebelarm größer als bei terrestrischen Carnivora (HOWELL 1929). Die erhöhte Hebelwirkung ist von grundlegender Bedeutung während der Adduktionsbewegungen beim Schwimmen. Distal enden Tibia und Fibula auf etwa gleicher Höhe und die fibulare Gelenkfläche ist nahezu so groß wie die der Tibia (HOWELL 1929). Die Fibula der Phocinae ist gerade, wodurch das Sprunggelenk die Zehen in einem Winkel von etwa 45° zur Querachse der proximalen Gelenkfläche der Art. genus nach lateral

ausrichtet. Wären die Phocinae plantigrade Fissipedia, würde der Pes in Ruhe direkt nach lateral zeigen (HOWELL 1929). In Normalposition bildet der Fuß einen Winkel von $>150^\circ$ mit dem Unterschenkel und zeigt in starker Supination mit seiner Dorsalseite nach lateral (LUCAE 1876).

Im Gegensatz zu dem festen Scharniergelenk der Otariidae entspricht die *Articulatio tarsocruralis* der Phocinae eher einem Kugelgelenk, wodurch ein breiteres Spektrum an Drehbewegungen für den Hinterextremitätenantrieb möglich ist (DEMÉRÉ & BERTA 2005). Extensions- und Flexionsbewegungen der *Articulatio tarsocruralis* sind von der extrem caudalen Ausrichtung über einen Bogen von nur 30° Richtung Plantigradie möglich (HOWELL 1929). Hauptfaktor für diese Einschränkung ist der Verlauf der Sehne des *M. flexor hallucis longus*. Durch die *Articulatio talocalcaneocentralis*, die Extensions- und Flexionsbewegungen von 65° und mehr ermöglicht, wird jedoch eine größere Beweglichkeit erreicht, welche für die oszillierenden Schwimmbewegungen der Hinterextremitäten vonnöten sind. Damit kann der Tarsus im rechten Winkel zur Längsachse der Ferse flexiert werden und der Pes die Adduktionsbewegung der distalen Hinterextremität während des Schwimmens durch eine Nachlaufbewegung unterstützen (HOWELL 1929). LUCAE (1876) beschreibt die *Articulatio talocalcaneocentralis* als Rotationsgelenk mit einem Exkursionswinkel von 90° . Insgesamt beträgt die größte Beugung zwischen Fußrücken und Unterschenkel etwa 90° die größte Streckung etwa 180° , wobei der Medialrand des Fußes in einem stumpfen Winkel zur medialen Unterschenkelseite steht (LUCAE 1876).

Die auffälligste Besonderheit im Pes der Phocinae ist der nach proximal erweiterte Talus. An diesem proximalen Processus ist ein Sulcus, über den die Sehne des *M. flexor hallucis longus* verläuft, der seinen Ursprung caudal am Caput der Fibula hat und sich distal mit dem *Flexor digitorum longus* vereinigt (HOWELL 1929). Dieser Sehnenverlauf trägt dazu bei, dass die Stellung des Fußes im rechten oder gar spitzen Winkel zum Unterschenkel unmöglich ist. Der *M. flexor hallucis longus* verhindert damit einen Nutzen des Pes und die tragende Funktion der Hinterextremität an Land. Gleichzeitig ermöglicht er gemeinsam mit den *Mm. biceps femoris*, *semitendinosus*, *semimembranosus* et *gracilis* die Fixierung der Hinterextremitäten in der Horizontalebene und eine passive Stabilisierung in der Dorsoventralachse. Dadurch muss weniger Kraft und Energie aufgewandt werden, um ein dorsoventrales Heckpendeln beim Schwimmen zu unterbinden.

Die Furche am *Os tarsale IV* dient der Sehnenführung des *M. peroneus longus*, dessen Kontraktion die *Pedes* aufgrund ihrer nach caudal gerichteten Position der *Pedes* diese nach dorsal zieht und zu einem geringen Grad auch an der Abduktion der *Digiti* beteiligt ist

(HOWELL 1929). Nach LUCAE (1876) verläuft die Sehne des M. peroneus longus über eine Rille am Fortsatz des Os tarsale III, der zudem einen Knotenpunkt für die plantare Bandmasse darstellt, welche einerseits vom proximalen Tarsus kommt und andererseits in die Metatarsalia ausstrahlt (LUCAE 1876). Die Funktion würde sich dadurch nicht verändern. Der Zug der Pedes nach caudal spielt zum einen bei der Landlokomotion eine Rolle, stabilisiert aber auch die Hinterextremität im Sprunggelenk in der Dorsoventralachse. Die Metatarsalia I und II sowie IV und V sind so miteinander verbunden, dass sie als jeweilige Einheiten in Bezug auf Metatarsus III bewegt werden können (HOWELL 1929). Dies erleichtert die Ab- und Adduktion der Digiti für den Antriebs- und Rückstellschlag der Pedes während des Hinterextremitätenantriebs. Dabei beträgt die weiteste Ausdehnung der Abduktion 72° zwischen den Metatarsalia I+V (LUCAE 1876). Die Articulationes tarsometatarsee erlauben außerdem eine Plantarflexion von 90° sowie eine Dorsalflexion von 10° und mögliche Rotationsbewegungen der Metatarsalia I, IV und V (LUCAE 1876). An den Articulationes interphalangeae pedis sind nur Plantarflexionen von etwa 15° möglich (LUCAE 1876).

Die Hauptbewegungen der Hinterextremität während des Schwimmens sind Ab- und Adduktionen von Ober- und Unterschenkel. Diese Bewegungen sind bei den Phocinae komplementär. Durch die aneinander liegenden Palmarflächen der Pedes ist es möglich, dass einerseits die Adduktion des einen Femur durch die Abduktion des kontralateralen Unterschenkels unterstützt wird, andererseits eine Adduktion von Sprunggelenk und Fuß der einen Seite den Impuls für die Abduktion der jeweiligen kontralateralen Gelenke gibt (HOWELL 1929).

4.3 Monachinae

4.3.1 Grunddaten

Ausführliche osteologische Beschreibungen der Monachinae existieren nur für *Leptonychotes* und *Ommatophoca*. Viele osteologische Merkmale der Phocinae findet man auch bei den Monachinae. Aufgrund eigener Beobachtungen gibt es bei den letzteren aber eine größere Variabilität in der Osteologie als bei den Phocinae (Anhang 14 - 20). Diese hängt nicht nur mit der Größe der einzelnen Arten und Geschlechter zusammen, sondern hat vermutlich auch Auswirkungen auf die Lokomotion der Tiere. Bei *Ommatophoca* wurden zudem geschlechtsspezifische Unterschiede in der Osteologie des postcranialen Skeletts beschrieben, welche sich bei den Phocinae nicht zeigen (KING 1969, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Abgesehen von der Größe männlicher und weiblicher Individuen betrifft der osteologische Geschlechtsdimorphismus bei *Mirounga* offenbar nur das Cranium (LING &

BRYDEN 1992). Solche geschlechtsspezifischen Unterschiede in der Anatomie würden bei Fossilfunden möglicherweise dazu führen, die Individuen verschiedenen Arten zuzuordnen. Die nachfolgende Zusammenfassung der Osteologie der Monachinae basiert überwiegend auf den osteologischen Beschreibungen von KING (1969), PIÉRARD (1971) und PIÉRARD & BISAILLON (1978). Ergänzt werden sie durch Angaben aus Artporträts monachiner Pinnipedia sowie durch eigene Beobachtungen anhand von Knochenmaterial aus der zoologischen Sammlung Berlin.

Achsenskelett

Angaben zur Wirbelformel der Monachinae lauten:

- C7/ T15-16/ L4-5/ S3/ Cd10-11 für *Leptonychotes* (PIÉRARD 1971)
- C7/ Th15/ L5/ S3/ Cd11 (PIÉRARD & BISAILLON 1978) bzw.
C7/ Th15/ L5/ S2-3/ Cd 11-13 (KING 1969) für *Ommatophoca*,
- C7/ Th15/ L5/ S3/ Cd9-10 für *Mirounga angustirostris* (STEWART & HUBER 1993),
- C7/ Th15/ L5/ S3/ Cd11 für *Mirounga leonina* (LING & BRYDEN 1992),
- C7/ Th15/ L5/ S3/ Cd11-13 für *Monachus tropicalis* (ADAM 2004) und
- C7/ Th15/ L5/ S3/ Cd11-13 für *Lobodon* (ADAM 2005).

Damit liegt der Hauptunterschied in der Anzahl der Caudalia. Bei *Hydrurga* wurden 14 Thorakal- und sechs Lumbalwirbel gezählt (PIERCE 2011, eigene Beobachtung), bei *Mirounga leonina* soll dieses Verhältnis der Thorakal- und Lumbalwirbel bei 5-10% der Individuen vorkommen (LING & BRYDEN 1992). Die Summe der Thoracolumbarwirbel bleibt aber wie bei den anderen Pinnipedia bei zwanzig. Im Vergleich zu ihrer Schwestergruppe den Phocinae haben die Monachinae einen Sacralia weniger (LUCAE 1876).

In der Cervikalwirbelsäule (Abbildung 4-39, Anhang 13) von *Leptonychotes* sind die Processus spinosi an C3 und C4 schwach und nehmen ab C5 an Höhe zu (C6 = 2x C5 und C7 > 3x C5, PIÉRARD 1971). Bei *Ommatophoca* sind die Processus spinosi an C4 und C5 am kürzesten, der Processus spinosus an C3 ist höher als der an C4 und von C5 nach C7 ist eine leichte Höhenzunahme zu verzeichnen (PIÉRARD & BISAILLON 1978). Die Processus transversi an den C3-C6 sind groß und bikuspid (*Leptonychotes*, PIÉRARD 1971; *Ommatophoca*, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Die Länge der Processus transversi nimmt graduell nach caudal an Größe zu und ist an C6 am größten (*Leptonychotes*, PIÉRARD 1971). Nach KING (1969, *Ommatophoca*) ist der Processus transversus an C3 am längsten und schmalsten, zu C7 werden die Processus transversi kürzer und dicker. An C7 endet der Processus transversus in einem Tuberkel (*Ommatophoca*, PIÉRARD & BISAILLON 1978). An der ventralen Corpuseite der Cervikalwirbel befindet sich ein Tuberculum ventrale. Bei

Leptonychotes ist es an C2 und C3 sehr stark, nimmt in Richtung C6 graduell ab und wird an C7 wieder etwas größer (PIÉRARD 1971). Bei *Ommatophoca* ist das Tuberculum ventrale an C2/C3-C5 dick und breit, an C6 viel schwächer und an C7 dorsoventral hoch und transversal schmal (KING 1969, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Bei *Leptonychotes* hat die Cervikalwirbelsäule einen Anteil von 14% an der Gesamtwirbelsäulenlänge (PIÉRARD 1971). Bei *Phoca* liegt der Anteil an der Gesamtwirbelsäulenlänge bei 16,5% (umgerechnet nach Angaben von HOWELL 1929). Das im Vergleich zu vielen Phocidae kürzere Cervikalsegment bei *Ommatophoca* und *Leptonychotes* kann als phylogenetischer Trend der Monachinae betrachtet werden (PIÉRARD & BISAILLON 1978).

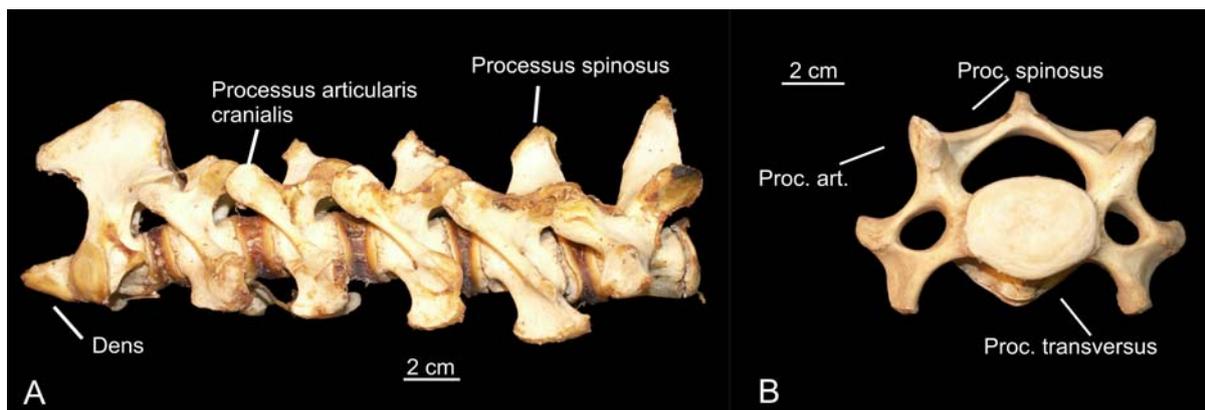


Abbildung 4-39: A) *Monachus monachus* (ZMB, -). Cervikalwirbel. Lateralansicht von C2- C7. B) *Hydrurga leptonyx* (ZMB 49020). Cervikalwirbel. Cranialansicht.

An den Thorakalwirbeln (Abbildung 4-40, Anhang 13) ist der Processus spinosus an T1 30% höher als bei C7 (*Leptonychotes*), an T1-T4 sind die Processus spinosi etwa gleich hoch, von T5 nach T11 findet eine graduelle Höhenabnahme statt (*Leptonychotes*, PIÉRARD 1971). Auch bei *Ommatophoca* wurde diese graduelle Höhenabnahme beobachtet (KING 1969: von T2 nach T7; PIÉRARD & BISAILLON 1978). Die Processus spinosi ab T8 sind niedrig und abgerundet (*Ommatophoca*, KING 1969). T1-T4 (*Leptonychotes*, PIÉRARD 1971) bzw. T1-T5 (*Ommatophoca*, KING 1969, PIÉRARD & BISAILLON 1978) zeigen jeweils ein Tuberculum ventrale, welches nach caudal graduell an Größe abnimmt. An T2-T10 (♀) bzw. T2-T9 (♂) von *Ommatophoca* und T2-T10 bei *Leptonychotes* bilden die Fovea costalis cranialis et caudalis und die Fovea costalis transversalis den vertebralen Teil des Rippen-Wirbel-Gelenks. An T1 und T11-15 (*Ommatophoca* ♀, *Leptonychotes*) bzw. ab T10 (*Ommatophoca* ♂) besteht der vertebrale Teil des Rippen-Wirbel-Gelenks nur aus der Fovea costalis cranialis und der Fovea costalis transversalis. Letztere ist bei *Ommatophoca* ♀ ab T14, bei *Ommatophoca* ♂ ab T11 und bei *Leptonychotes* wahrscheinlich ab T12 mit der Fovea costalis cranialis verschmolzen (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Vertebra intermedia ist bei *Ommatophoca* und *Leptonychotes* T10, bei den Phocinae dagegen T11. Dies soll dorsoventrale Schwimmbewegungen bei den Monachinae erleichtern (PIÉRARD &

BISAILLON 1978, S. 22). Die Thorakalwirbelsäule entspricht 41% der Wirbelsäulenlänge (*Leptonychotes*, PIÉRARD 1971). Bei *Phoca* liegt dieser Wert bei 36% (umgerechnet nach Angaben von HOWELL 1929).

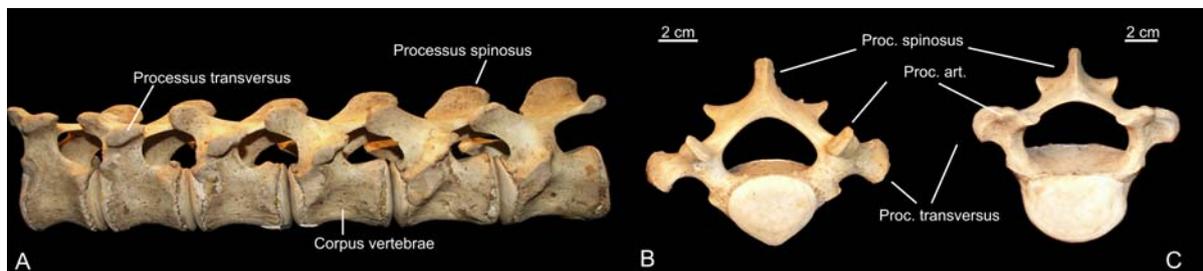


Abbildung 4-40: *Hydrurga leptonyx* (ZMB 49020). Thoracalwirbel. A) Lateralansicht. B) Cranialansicht eines Wirbels aus dem cranialen Thorakalbereich, C) Cranialansicht eines Wirbels aus dem caudalen Thorakalbereich. Wirbelnummern nicht bekannt.

Die Processus spinosi der Lumbalwirbel (Abbildung 4-41, Anhang 13) verkürzen sich von L1 nach L5 (*Ommatophoca*, PIÉRARD & BISAILLON 1978) und sind wie die der caudalen Thoracalwirbel (ab T8) abgerundet (*Ommatophoca*, KING 1969). Die Processus transversi sind alle etwa gleich lang, nehmen aber in ihrer Breite von L1 nach L4 zu. An L5 sind die Processus transversi wieder schmaler (*Ommatophoca*, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Bei *Leptonychotes* sind die Processus transversi an L1 nach lateral statt cranio-lateral gerichtet (PIÉRARD 1971). Alle Lumbalwirbel haben ein Tuberculum ventrale (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978), welches bei *Ommatophoca* an L4 am deutlichsten ausgeprägt ist. Dieser Lendenwirbel ist zudem der massivste der Lumbalwirbel mit massigen Processus transversi (*Ommatophoca*, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Die Lendenwirbelsäule nimmt bei *Leptonychotes* 19% der Wirbelsäulenlänge ein (PIÉRARD 1971), zum Vergleich bei *Phoca* 16,5% (umgerechnet nach Angaben von HOWELL 1929).

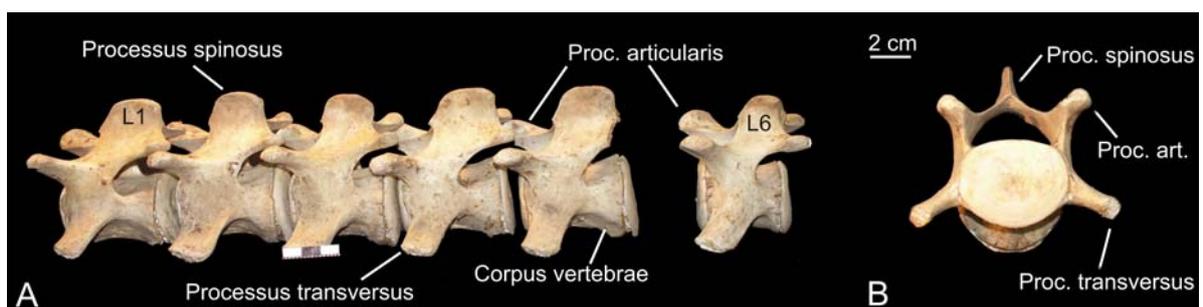


Abbildung 4-41: *Hydrurga leptonyx* (ZMB 49020). Lumbalwirbel A) Lateralansicht von L1- L6, B) Cranialansicht.

Bei den Sacralia (Abbildung 4-42) von *Leptonychotes* ist die Verschmelzung nicht komplett (PIÉRARD 1971), bei Weibchen von *Ommatophoca* sind von ventral und dorsolateral deutliche Verbindungslinien zu sehen, bei den Männchen sind dagegen alle 3 Wirbel komplett verschmolzen (PIÉRARD & BISAILLON 1978). KING (1969, *Ommatophoca*) erwähnt einen veränderlicher Grat der Verschmelzung von S3. Der erste Sacralwirbel ist am größten

(*Leptonychotes*, PIÉRARD 1971). In situ ist das Os sacrum caudodorsal ausgerichtet (*Ommatophoca*, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Nur S1 von *Ommatophoca* ist mit dem Os ilium gelenkig verbunden (KING 1969), bei *Leptonychotes* ist noch ein kleiner Teil des S2 an der Gelenkbildung beteiligt (PIÉRARD 1971). Der Anteil der Sacralwirbelsäule an der Wirbelsäulenlänge beträgt 7% (*Leptonychotes*, PIÉRARD 1971). Bei *Phoca* liegt der Anteil an der Gesamtwirbelsäulenlänge bei 8,9% (umgerechnet nach Angaben von HOWELL 1929).

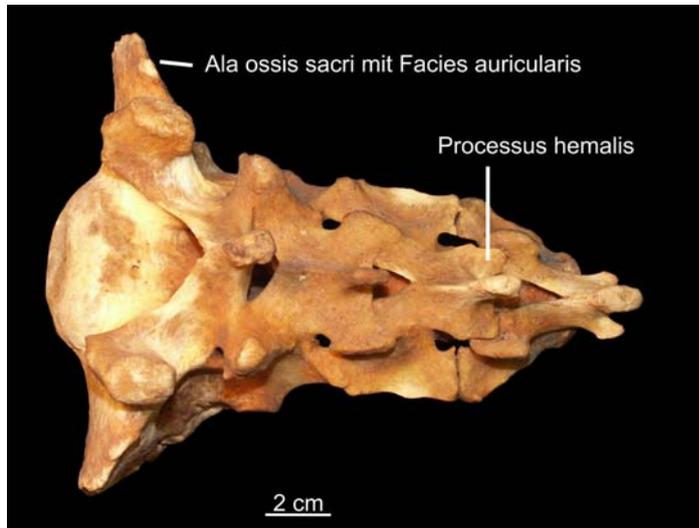


Abbildung 4-42: *Monachus monachus* (ZMB 47518). Sacrum. Dorsalansicht.

An den Caudalwirbeln variiert die Anzahl der Wirbel mit Neuralbögen von 1 (*Leptonychotes*, PIÉRARD 1971) bis 2-3 (*Ommatophoca*, KING 1969, PIÉRARD & BISAILLON 1978, *Monachus*, ADAM 2004). Processus hemales finden sich an Cd4 von *Leptonychotes* (PIÉRARD 1971) und Cd3 von *Ommatophoca* (PIÉRARD & BISAILLON 1978). Cd3 weist zudem schwache Processus transversi auf und ist wie alle übrigen Caudalwirbel lateral gestaucht (*Ommatophoca*, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Die Caudalwirbelsäule nimmt 19% der Wirbelsäulenlänge ein (*Leptonychotes*, PIÉRARD 1971), bei *Phoca* sind es 22,1% (umgerechnet nach Angaben von HOWELL 1929).

Abhängig von der Zahl der Thoracalwirbel findet man bei den Monachinae 14-16 Rippenpaare, wovon die ersten zehn Paare mit dem Sternum artikulieren (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978; KING 1969 erwähnt nur neun artikulierende Rippen). ADAM (2004, 2005) merkt auch für *Lobodon* und *Monachus* zehn Costae verae an. Bei *Lobodon* sind caudal davon vier(?) Costae spuriae und zwei Costae fluctuantes (ADAM 2005), bei *Monachus* zwei Costae spuriae und drei Costae fluctuantes (ADAM 2004). Die Rippen sind craniocaudal abgeflacht und nehmen von der ersten zur zehnten Rippe in ihrer Länge zu. Nach der zehnten Rippe nimmt die Länge wieder ab und die Rippen werden dünner (*Ommatophoca*, PIÉRARD & BISAILLON 1978).

Das Sternum von *Ommatophoca* besteht aus acht (KING 1969, PIÉRARD & BISAILLON (1978), das von *Leptonychotes* und *Monachus* aus neun Sternebrae (PIÉRARD 1971, ADAM 2004). Bei *Leptonychotes* und *Ommatophoca* entspricht der knöcherne Teil des Sternum 53% der Sternumlänge und 32% (*Leptonychotes*) bzw. 37% (*Ommatophoca*) der Thoracolumbarlänge (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). KING (1969) beschreibt für *Ommatophoca* einen Geschlechtsdimorphismus in der Morphologie des Sterni. So ist das Xiphoid der Männchen rund im Querschnitt und durch ein Knorpelstäbchen mit halbkreisförmiger Ausdehnung am caudalen Ende verlängert, das der Weibchen dorsoventral abgeflacht, am caudalen Ende gegabelt und mit 2 Knorpelstäbchen verlängert. Das Manubrium ist bei den Männchen lateral abgeflacht, bei den Weibchen dorsoventral. Die Sternebrae der Weibchen sind größer und flacher als die der Männchen (KING 1969). Abbildung 4-43 zeigt Manubrium und Xiphisternum von *Monachus*.



Abbildung 4-43: *Monachus monachus* (ZMB). Abschnitte des Sternums. A) Manubrium sterni. Ventralansicht. B) Xiphisternum. Ventralansicht.

Schultergliedmaße

Bei *Leptonychotes* und *Ommatophoca* (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978) sowie bei allen anderen Monachinae (eigene Beobachtung) ist der Angulus cranialis an der Scapula (Abbildung 4-44, Anhang 14) besser entwickelt als bei den Phocinae (außer *Erignathus*, eigene Beobachtung). Die Spinae scapulae sind mit Ausnahme von *Monachus* und *Mirounga* (WYSS 1988) im Vergleich zu den Phocinae schwach entwickelt (KING 1966, PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978, ADAM 2005, eigene Beobachtung). Das Acromion dagegen ist mit Ausnahme von *Ommatophoca* gut entwickelt (KING 1966, PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978, ADAM 2004) und hakenförmig nach ventral gerichtet (eigene Beobachtung). Der Übergang vom Margo cranialis zum Collum scapulae erfolgt bei den Phocinae in einer schwach konvexen Wölbung, bei den Monachinae verengt sich das Collum scapulae dagegen abrupt (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978, eigene Beobachtung). Die Fossae supraspinata et infraspinata bei den Monachinae sind entweder gleich groß oder die Fossa supraspinata ist bis zu zweimal größer (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978,

eigene Beobachtung). Bei den Phocinae ist die Fossa supraspinata nur etwa halb so groß wie die Fossa infraspinata (BERTA & SUMICH 1999). Wie bei den Phocinae ist der caudale Bereich der Fossa infraspinata durch einen schwachen Grat abgeteilt und bildet die Fossa teres major (sensu HOWELL 1929). Der Angulus caudalis ist hakenförmig, ein Merkmal aller Phocidae mit Ausnahme von *Monachus* und *Mirounga* (WYSS 1988).

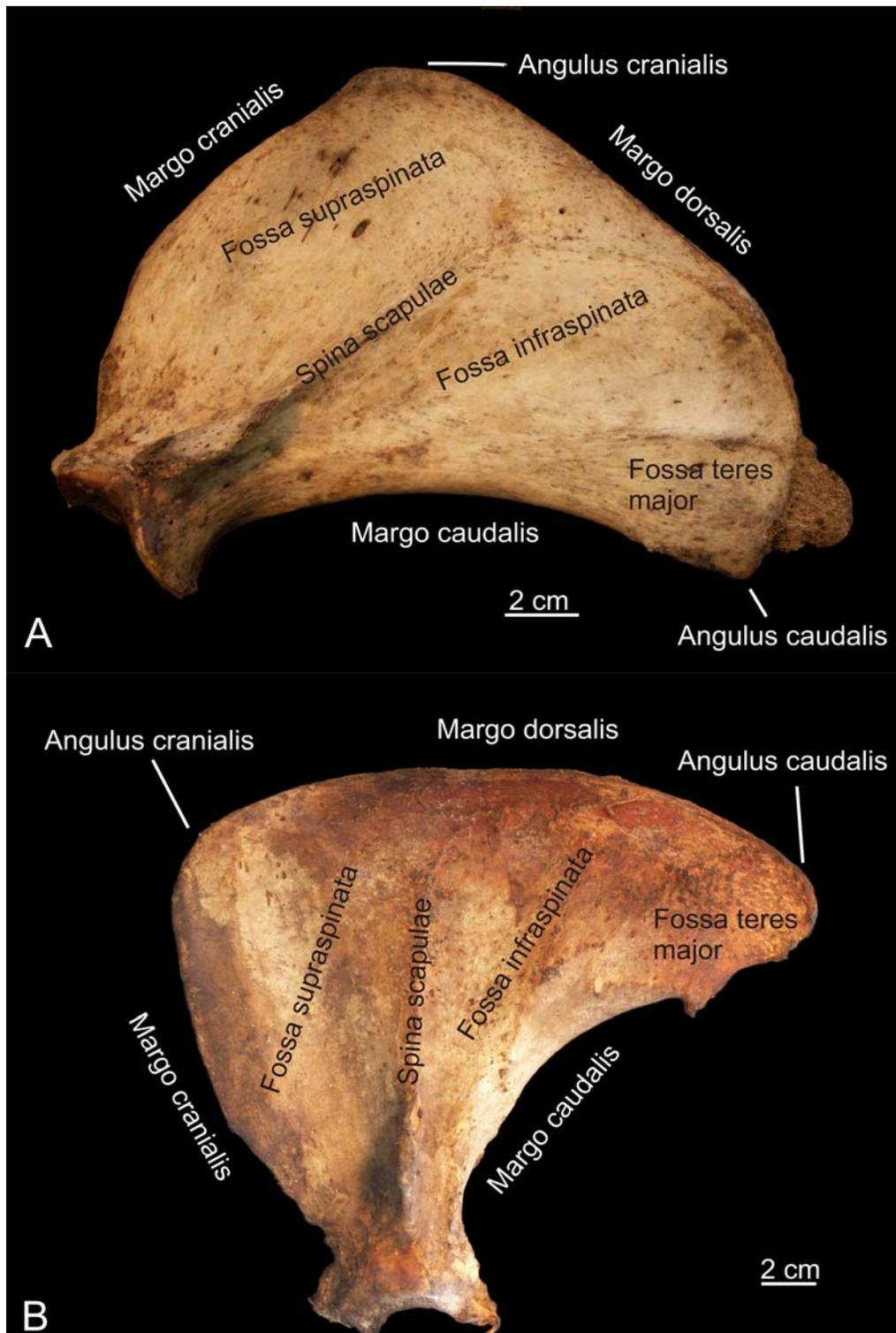


Abbildung 4-44: A) *Leptonychotes weddelli* (ZMB 36267). Scapula, links. Facies lateralis.
 B) *Ommatophoca rossi* (ZMB 36245). Scapula, links. Facies lateralis.

Am Humerus (Abbildung 4-45, Anhang 15) überragt das Tuberculum minus den Caput humeri und das Tuberculum majus proximal (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978), bei *Ommatophoca* kegelförmig [pyramidal, sic, PIÉRARD & BISAILLON 1978, S.11]. Bei den Männchen von *Ommatophoca* ist das Tuberculum minus massiver als bei den Weibchen und das Tuberculum majus überragt das Caput proximal (PIÉRARD & BISAILLON 1978). Die Crista deltopectoralis zieht bei *Leptonychotes* und den Weibchen von *Ommatophoca* über etwa 2/3 der Schaftlänge (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978), bei den Männchen von *Ommatophoca* nur bis etwa zur Hälfte des Humerusschaftes (PIÉRARD & BISAILLON 1978) und bei *Monachus* nahezu über die gesamte Schaftlänge (ADAM 2004). Im Vergleich zu den Phocinae, bei welchen die Crista deltopectoralis über etwa die Hälfte der Schaftlänge verläuft und in annähernd rechtem Winkel am Schaft ansetzt (Abbildung 4-28), entspricht die Crista bei den Monachinae etwa zwei Drittel der Schaftlänge und verschmilzt in einem stumpfen Winkel allmählich mit dem Humerusschaft (Abbildung 4-45). Auf der Medialseite befindet sich wie bei allen Phocidae die Tuberositas teres major (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978), an welcher neben dem M. teres major auch der M. latissimus dorsi ansetzt. Bei den Weibchen von *Ommatophoca* ist die Tuberositas schwächer ausgeprägt als bei den Männchen. Am distalen Ende des Humerus ist der Epicondylus lateralis stärker entwickelt als der Epicondylus medialis (*Ommatophoca*, PIÉRARD & BISAILLON 1978), ist aber weniger gut ausgeprägt als bei den Phocinae (KING 1966, WYSS 1988 „supinator crest“ [sic, S. 26]). Im Gegensatz zu den Phocinae haben die Monachinae kein Foramen supracondylaris (auch: Foramen entepicondylaris) (KING 1966, PIÉRARD 1971, ADAM 2004, 2005). Bei *Ommatophoca* weist das distale Humerusende des Weibchens in caudaler Ansicht eine in zwei Bereiche geteilte Gelenkfläche auf, welche mit einem entsprechenden Bereichspaar der Ulna artikulieren. Bei zwei männlichen Tieren befindet sich hier wie auch bei *Hydrurga* nur ein Gelenkflächenbereich (KING 1969). Bei *Leptonychotes* entspricht die Humeruslänge 13% der Thoracolumbarlänge und ist im Vergleich zu terrestrischen Läufern (*Canis*, 33%) reduziert (PIÉRARD 1971).

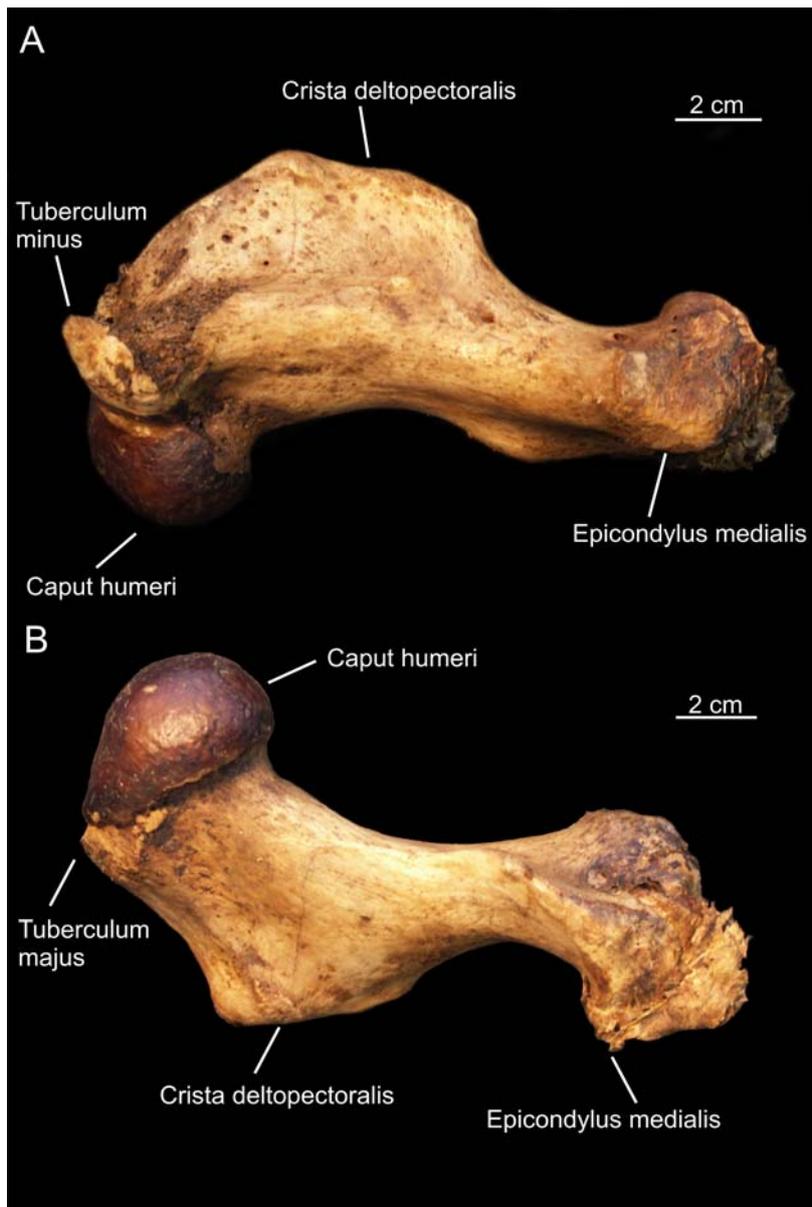


Abbildung 4-45: *Leptonychotes wedelli* (ZMB 36267). Humerus, links. A) Medialansicht, B) Lateralansicht.

Der Radius (Abbildung 4-46 A und B, Anhang 16) beider beschriebenen Monachinae hat im proximalen Drittel einen fast zylindrischen Corpus, ist in den distalen 2/3 mediolateral abgeflacht und im distalen Drittel craniocaudal erweitert (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Die proximale Gelenkfläche von *Ommatophoca* ist oval im Profil, bei *Hydrurga* rund (KING 1969). Im proximalen Viertel der Mediocaudalseite, distal der Circumferentia articularis radii liegt die Tuberositas radii (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Der craniale Knochenrand hat etwa auf Schaftmitte eine raue Fläche, die dem M. pronator teres als Ansatzfläche dient. Etwas proximal dazu liegt an der Caudalseite des Knochens eine Rauigkeit für das Ligamentum interosseum (PIÉRARD 1971). An der distolateralen Seite des Radius befinden sich bei *Leptonychotes* und den Weibchen von

Ommatophoca zwei Gruben für die Bänder der Mm. abductor pollicis longus (cranial) und extensor digitorum communis (caudodistal) (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Caudal der letzteren verläuft bei *Leptonychotes* das Band des M. extensor digitorum lateralis über eine schwache Vertiefung (PIÉRARD 1971). Bei den Männchen von *Ommatophoca* findet sich für das Band des M. extensor digitorum lateralis noch eine dritte Grube caudal der beiden anderen (PIÉRARD & BISAILLON 1978). Bei *Leptonychotes* entspricht die Radiuslänge 14% der Thoracolumbarlänge sowie 109% der Humeruslänge (im Vergleich dazu *Phoca* 104%, PIÉRARD 1971).

An der Ulna (Abbildung 4-46 A und C, Anhang 16) von *Leptonychotes* und *Ommatophoca* ist das Olecranon schwächer als bei *Phoca* (PIÉRARD 1971, Zeichnungen von PIÉRARD & BISAILLON 1978). Die Incisura trochlearis ist flach und besteht nur aus dem Processus coronoideus medialis (PIÉRARD & BISAILLON 1978). Bei Männchen von *Ommatophoca* ist die Gelenkfläche des Processus coronoideus medialis von der des Processus anconeus getrennt, beim Weibchen aber nicht (PIÉRARD & BISAILLON 1978). KING (1969) schreibt dagegen, dass alle proximalen Gelenkflächen bei den Männchen durchgezogen seien. Die Incisura trochlearis des beschriebenen Weibchens zeigt dagegen eine geteilte Gelenkfläche. Die proximale artikuliert mit dem Humerus und die weiter distal liegende aus zwei verbundenen, im rechten Winkel zueinander stehenden Flächen mit Humerus und Ulna (KING 1969). Direkt distomedial der Incisura trochlearis liegt eine starke Rauigkeit für den Ansatz des M. brachialis (PIÉRARD 1971). Craniolateral und etwas distal der Knochenmitte befindet sich eine weitere Rauigkeit für das Ligamentum interosseum antebrachii (PIÉRARD 1971). Das Caput ulnae hat nur eine Gelenkfläche (PIÉRARD 1971) für die Artikulation mit dem Os cuneiforme. Bei *Ommatophoca* ist diese Gelenkfläche nahezu horizontal und oval und damit ähnlicher der von *Hydrurga* als von *Leptonychotes* (KING 1969). Die Ulna entspricht in ihrer Länge 16% der Thoracolumbarlänge und 117% der Radiuslänge (zum Vergleich *Phoca* 131%; PIÉRARD 1971).



Abbildung 4-46: *Leptonychotes weddelli* (ZMB 36267). Radius und Ulna, links. A) Medialansicht. *Hydrurga leptonyx* (ZMB 49020). B) Radius, links. Lateralansicht. C) Ulna, links. Lateralansicht. Processus styloideus fehlt.

Die Manus (Abbildung 4-47) der beschriebenen monachinen Arten ähnelt in ihren Abmaßen und der Lage der einzelnen Elemente der anderer Phocidae. Im Gegensatz zu *Phoca* ist das Os carpale III größer und das Metacarpale I länger als die Phalanx proximalis I (*Leptonychotes*, PIÉRARD 1971). KING (1969) erwähnt insbesondere den verlängerten, massiven Metacarpale I sowie eine reduzierte Phalanx media Digitus V als Merkmal der Monachinae (KING 1966). Allgemein nehmen bei den beschriebenen Monachinae die Metacarpalia in folgender Reihenfolge in ihrer Länge ab: I>II>III>IV>V (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Bei den Phocinae sind die Metacarpalia I und II etwa gleich groß (KING 1966, WYSS 1988). Bei den Phalangen erfolgt die Längenreduktion proximal I>II>III>IV>V, medial II>III>IV>V und distal I>II>III>V~IV (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Auch bei *Lobodon* nehmen die Digiti von I nach V in ihrer Länge ab (ADAM 2005). Von proximal nach distal erfolgt eine zunehmende Abflachung der Metacarpalia und Phalangen, außerdem eine Verminderung der Dicke von Digitus I nach Digitus V. Dadurch entsteht das typische Stromlinienprofil der Flosse. Bei *Ommatophoca* weisen die Terminalphalangen distale Verlängerungen der Epiphysen auf, die 1/3 der Phalangenlänge ausmachen (PIÉRARD & BISAILLON 1978) und außer bei *Hydrurga* (wenn auch kleiner) bei sonst keiner Phocidae zu finden sind (KING 1969). Digiti I und II von *Ommatophoca* haben sehr kurze lanzenförmige Knorpelstücke an ihren terminalen Enden ähnlich der knorpeligen

Verlängerungen in der Manus der Otariidae (KING 1969). Die Gelenkflächen der Articulationes metacarpophalangeae et interphalangeae der Monachinae sind flach im Vergleich zu den gekerbten der Phocinae (KING 1966, 1969, WYSS 1988) (Abbildung 4-48). Die Länge der Hand entspricht bei *Leptonychotes* 20% der Thoracolumbarlänge, 159% der Humeruslänge und 43% der gesamten Vorderextremitätenlänge (zum Vergleich: *Phoca* 41%; PIÉRARD 1971).

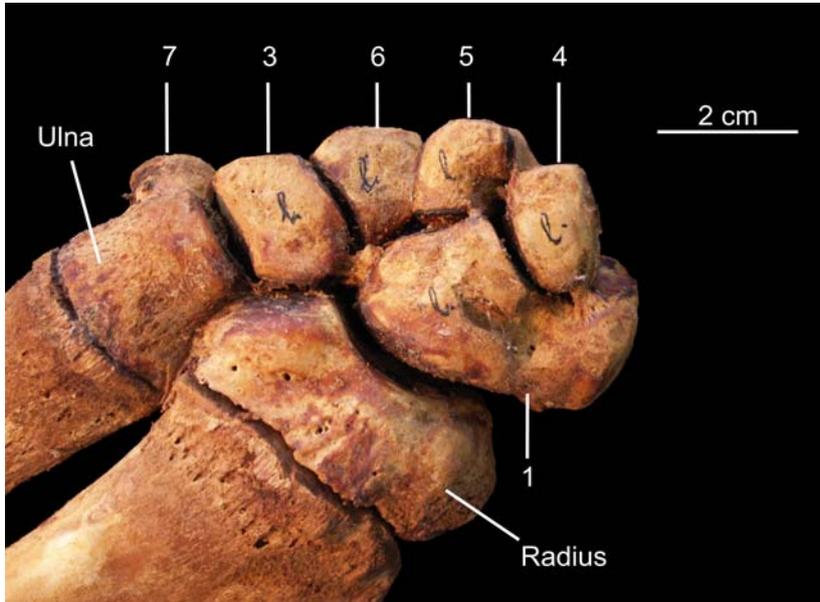


Abbildung 4-47: *Lobodon carcinophagus* (ZMB 36255). Carpus, links. Dorsalflexion. 1 Intermedioradiale, 3 Ulnare, 4 Carpale II, 5 Carpale III, 6 Carpale IV, 7 Os carpi accessorium; Carpale I fehlt.

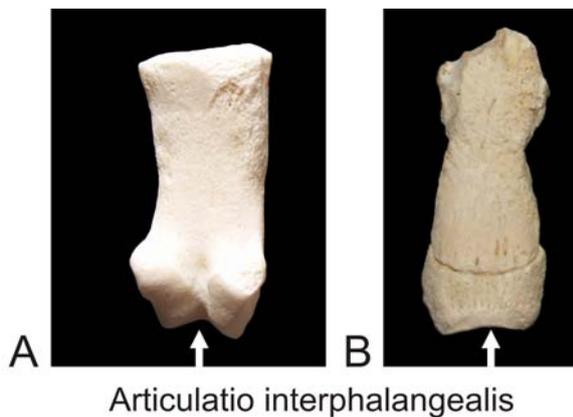


Abbildung 4-48: Articulatio interphalangealis bei den A) Phocinae (*Pagophilus*) im Vergleich zu den B) Monachinae (*Mirounga*).

Beckengliedmaße

Bei den Monachinae sind am Pelvis (Abbildung 4-49, Anhang 17) die Ossa ilii nach lateral abgewinkelt, jedoch nicht so stark auswärts gebogen wie bei den Phocinae mit Ausnahme von *Erignathus* (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978 KING 1966, WYSS 1988, eigene Beobachtungen). Zudem zeigt die Lateralfäche der Ossa ilii bei den Monachinae und *Erignathus* keine Vertiefung wie die der übrigen Phocidae (KING 1966, WYSS 1988). Der Winkel zwischen cranialem und caudalem Beckenteil beträgt bei *Leptonychotes* etwa 115° sowie 110° bei Männchen und 120° bei Weibchen von *Ommatophoca* (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Auch die Längen der Ossa ilii sind deutlich reduziert mit etwa 25% der Gesamtlänge des Os coxae (*Leptonychotes*, zum Vergleich *Phoca* 16%, *Zalophus* 32%, *Canis* 61%, PIÉRARD 1971) und 22,5% (♀) bzw. 26% (♂) bei *Ommatophoca* (PIÉRARD & BISAILLON 1978). Insgesamt beträgt die craniocaudale Länge des Pelvis 23% der Thoracolumbarlänge (*Leptonychotes*, PIÉRARD 1971).

Am Ventralrand des Os ilium, auf Höhe des Acetabulum liegt das Tuberculum m. psoas minoris, Ansatz des M. psoas minor (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978).

Craniomedial davon befindet sich eine Erhebung für den Ansatz der Mm. psoas major et quadratus lumborum (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Die Facies auricularis umfasst bei *Leptonychotes* über 60% der Facies sacropelvina ossis ilii (PIÉRARD 1971) bei *Ommatophoca* 45% (♂) bzw. 65% (♀) (PIÉRARD & BISAILLON 1978). Das Os ilium von *Ommatophoca* artikuliert nur mit dem ersten Sakralwirbel (KING 1969). Die Ossa pubis et ischii sind bei *Ommatophoca* caudal nicht komplett verwachsen (PIÉRARD & BISAILLON 1978). Das Os ischium zeigt ein gut entwickeltes Tuber ischiadicum („Spina ischiadica“, KING 1969). Die Kontur am Dorsalrand des Os ischium vom Tuber ischiadicum nach caudal verläuft beim Weibchen von *Ommatophoca* gleichförmig konvex, beim Männchen schwach konkav zu einer Erhebung am dorsocaudalen Beckenrand.

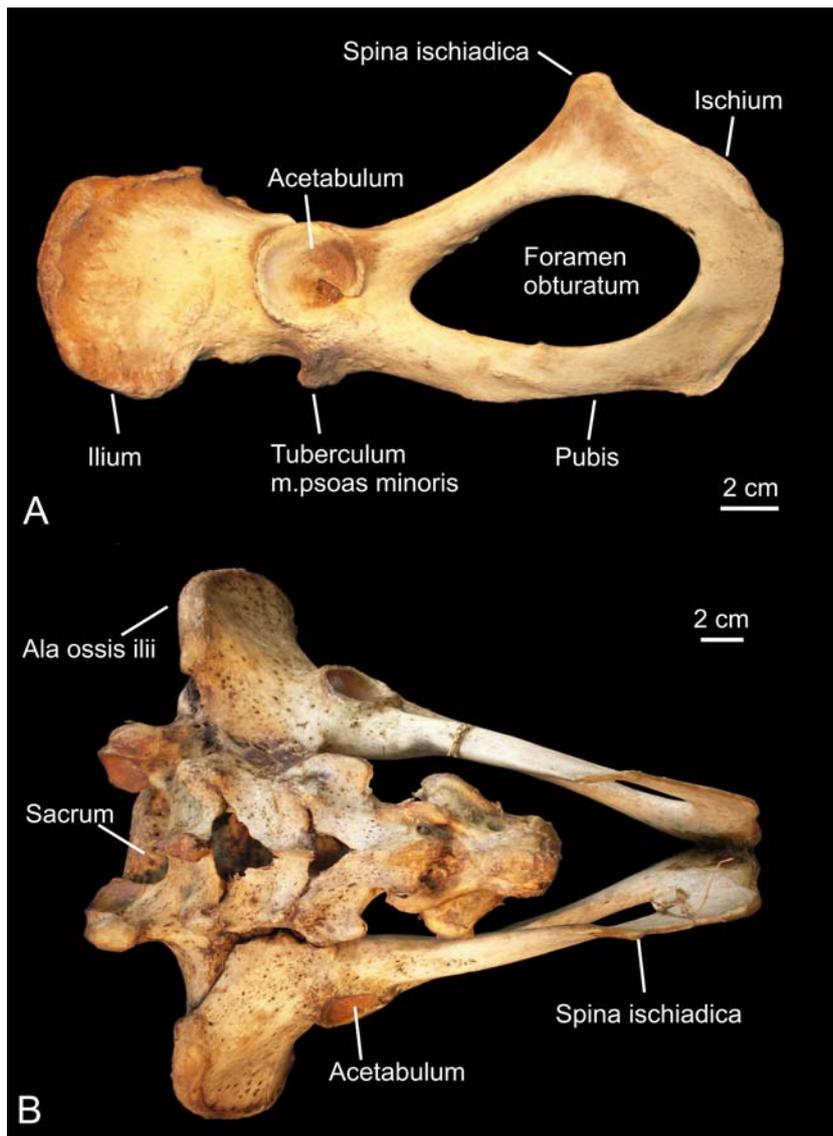


Abbildung 4-49: A) *Monachus monachus* (ZMB 47518). Pelvis, links. Lateralansicht.
 B) *Leptonychotes weddelli* (ZMB 36267). Komplettes Pelvis mit Sacrum. Dorsalansicht.

Die Länge des Femur (Abbildung 4-50, Anhang 18) beträgt 10% der Thoracolumbarlänge (*Leptonychotes*, PIÉRARD 1971) und 43,5% der Tibiallänge bei *Leptonychotes*, 37% bei *Ommatophoca*, 46,4% bei *Hydrurga* und 48,9% bei *Lobodon* (KING 1969). Der Knochenschaft ist lateral erweitert und bei *Ommatophoca* etwa doppelt so breit wie in craniocaudaler Richtung (PIÉRARD & BISAILLON 1978). Wie bei den Phocinae fehlen bei *Leptonychotes*, *Ommatophoca* und *Lobodon* der Trochanter minor am Femur (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978, ADAM 2005). Nach eigenen Beobachtungen gilt dies auch für die übrigen Arten. Der Trochanter major ist gut entwickelt, überragt das Caput femoris aber nicht wie bei den Phocinae proximal (KING 1969, PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Bei *Ommatophoca* ist der Trochanter major in seiner Form geschlechtsdimorph, beim Männchen viereckig und beim Weibchen pyramidal und kleiner (PIÉRARD & BISAILLON 1978).

Während die Fossa trochanterica an den Ossa femoris von *Leptonychotes* in unterschiedlicher Ausprägung vorhanden ist (PIÉRARD 1971), fehlt sie bei *Ommatophoca* (KING 1969, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Am distalen Ende des Femur sind die Condyli laterales und Epicondylus laterales etwas größer als die medialen (*Leptonychotes*, PIÉRARD 1971), bei *Ommatophoca* etwa doppelt so groß (PIÉRARD & BISAILLON 1978). Bei *Leptonychotes* ist der Condylus lateralis im rechten Winkel zum Schaft ausgerichtet, der Condylus medialis weist nach caudal in einem Winkel von etwa 45° zum Schaft (PIÉRARD 1971). Proximal des Condylus medialis befindet sich an der caudalen Knochenfläche eine Erhebung für den Ursprung des M. gastrocnemius (PIÉRARD 1971). Der Epicondylus medialis zieht als Grat nach proximal über die distale Schafthälfte (*Leptonychotes*, PIÉRARD 1971) bzw. die distalen 2/3 der Medialseite (*Ommatophoca*, KING 1969).

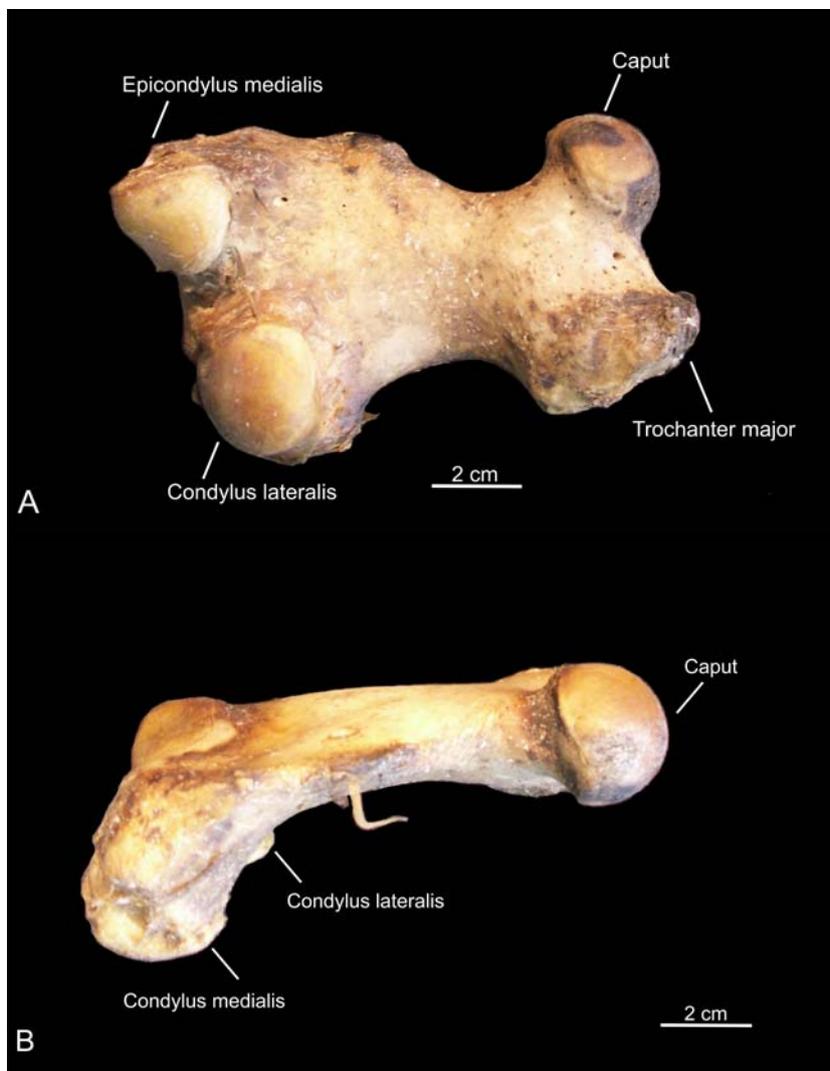


Abbildung 4-50: *Leptonychotes weddelli* (ZMB 36270). Femur, rechts. A) Caudalansicht, B) Medialansicht

Die Tibia (Abbildung 4-51, Anhang 19) ist proximal dreieckig im Querschnitt und wird nach distal hin viereckig (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Der Schaft ist gebogen und

weist mit der konvexen Seite nach medial. Bei *Ommatophoca* ist der Schaft im mittleren Drittel leicht verengt (PIÉRARD & BISAILLON 1978) und bei *Leptonychotes* hat er einen dicken Grat am mittleren Drittel des Medialrands (PIÉRARD 1971). Am distalen Schaftende befindet sich an der Caudalfläche des Malleolus medialis eine flache Grube (Sulcus malleolaris) für das Band des M. flexor digitorum longus (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Medial davon liegt bei *Leptonychotes* ein Durchlass für das Band des M. tibialis caudalis (PIÉRARD 1971), bei *Ommatophoca* fehlt dieser. Die Länge der Tibia entspricht bei *Leptonychotes* 24% der Thoracolumbarlänge und 235% der Femurlänge (zum Vergleich *Phoca* 200%, PIÉRARD 1971). Bei *Ommatophoca* liegt der Cruralindex bei 236% (♀) bzw. 258% (♂) (PIÉRARD & BISAILLON 1978). An ihrem proximalen Ende ist die Tibia wie bei den Phocinae mit der Fibula verwachsen (KING 1969, PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978, ADAM 2004, 2005), das Caput fibulae schließt proximal auf gleicher Ebene wie das proximale Tibiaende ab. Die Fibula (Abbildung 4-51, Anhang 19) von *Leptonychotes* ist ein im Querschnitt nahezu zylindrischer Knochen (PIÉRARD 1971), bei *Ommatophoca* ist er proximal dreieckig, distal viereckig und im mittleren Corpusdrittel fast zylindrisch (PIÉRARD & BISAILLON 1978). Der Schaft ist etwa 1/3 bis halb so dick wie die Tibia (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Das distale Fibulaende artikuliert mit dem Talus und bildet sowohl bei *Leptonychotes* als auch bei *Ommatophoca* ~40 % der Articulatio tarsocruralis (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). An der Lateralseite des Malleolus lateralis sind zwei flache Gruben, caudal der Sulcus tendinum m. peronei longi und cranial der Sulcus tendinum mm. extensoris digitalis lateralis et peroneus brevis (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978).

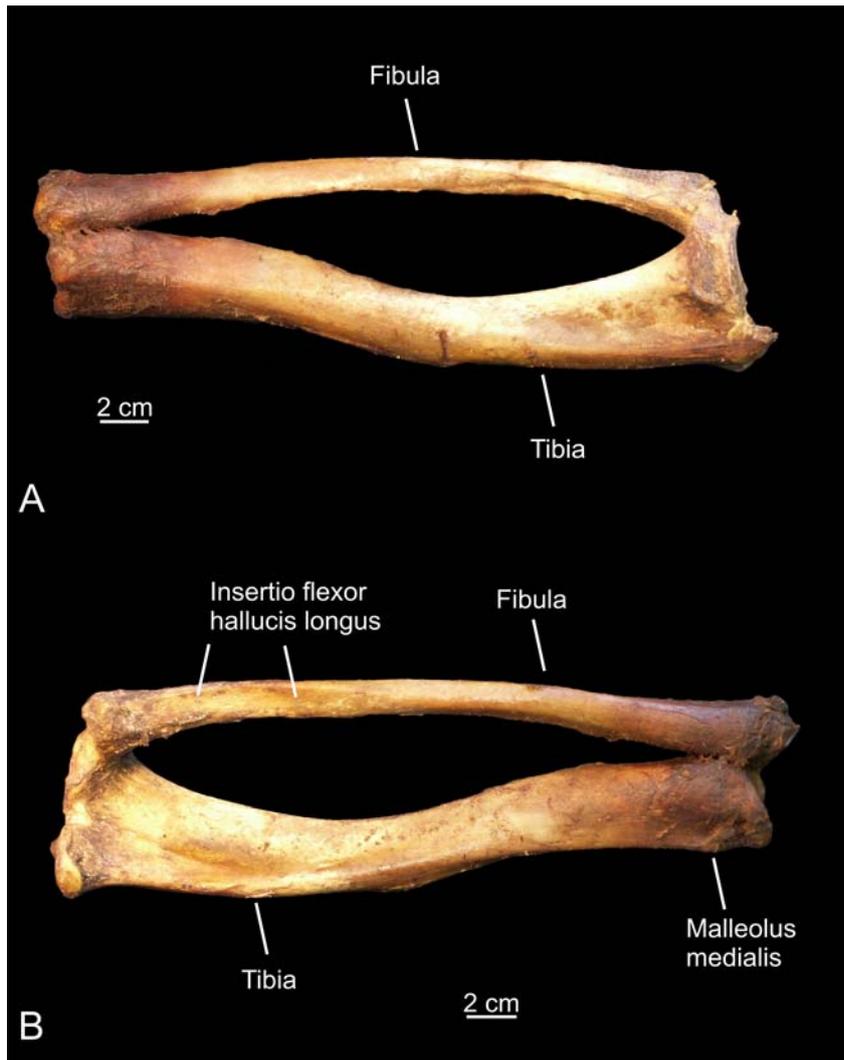


Abbildung 4-51: *Leptonychotes weddelli* (ZMB 36270). Tibia und Fibula, rechts. A) Lateralansicht, B) Medialansicht.

Im Pes (Abbildung 4-52, Anhang 20) sind Calcaneus und Talus der Monachinae homolog zu denen von *Phoca*. Auch hier zeigt der Talus einen nach caudal gerichteten Processus mit einem an der Plantarfläche liegenden Sulcus für die Sehne des M. flexor hallucis longus. Der Winkel zwischen Corpus tali und Caput tali (Dorsoplantarwinkel) beträgt bei *Leptonychotes* etwa 125° (PIÉRARD 1971), bei *Ommatophoca* 110° (PIÉRARD & BISAILLON 1978). Damit ist dieser Winkel spitzer als bei den Phocinae [$\sim 140^\circ$, eigene Messungen]. An der Fibularfläche des Calcaneus von *Leptonychotes* und *Ommatophoca* befinden sich zwei leicht auseinander laufende Gruben für die Bänder der Mm. peroneus longus, peroneus brevis et extensor digitalis lateralis (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). An der Fibularfläche des Os tarsi centrale liegt bei *Leptonychotes* außerdem eine undeutliche Kerbe für die Bänder der Mm. tibialis cranialis et extensor hallucis longus (PIÉRARD 1971). Die genannten Muskeln sind an der Dorsalflexion des Fußes beteiligt. Die Anordnung der übrigen Tarsalia entspricht jener der Phocinae (PIÉRARD & BISAILLON 1978). Die Metatarsalia in den Pedes der

beschriebenen Monachinae nehmen in folgender Reihenfolge an Länge ab: I>V>II>IV>III (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Durch die Reduktion des Metatarsale III ist Digitus III nur maximal halb so lang wie Digitus I, bei den Phocinae entspricht die Länge von Digitus III mindestens 60% von Digitus I (KING 1966). Alle Metatarsalia sind dorsoplantar abgeflacht, die der beiden äußeren Digiti jedoch am wenigsten (KING 1969, PIÉRARD 1971). Bei den Phalangen entspricht die Reihenfolge der Längenabnahme für die proximalen I>V>IV>II>III, die medialen V>IV>II>III und die distalen I>V>IV~II>III (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Auch *Lobodon* und *Monachus* spiegeln diese Größenverhältnisse mit I und V als längste Digiti und III als kürzesten wieder (ADAM 2004, 2005). Von proximal nach distal wird eine graduelle Abflachung der Phalangenknochen dokumentiert (PIÉRARD 1971). Bei *Ommatophoca* sind die proximalen Epiphysen an den Phalanges distales im Vergleich zu den übrigen Phalangen lang (KING 1969, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Diese verlängerten Epiphysen wurden neben *Ommatophoca* auch bei *Hydrurga* beobachtet (KING 1969). An den distalen Phalangen bei *Ommatophoca* befinden sich knorpelige, lanzettförmige Verlängerungen (KING 1969). Wie auch in der Manus sind die Phalangenknochen der Pedes bei den Monachinae stärker abgeflacht und die Gelenkflächen der Articulationes interphalangae flacher als bei den Phocinae (*Ommatophoca*, King 1966, 1969). Insgesamt entspricht die Länge des Pes 35% der Thoracolumbarlänge und 50% der Hinterextremitätenlänge (PIÉRARD 1971).



Abbildung 4-52: *Leptonychotes weddelli* (ZMB 36267). Pes, links. Dorsalansicht. T Talus, C Calcaneus, c Centrale, tl-tIV Tarsale I-IV, Mt Metatarsus, Pp Phalanx proximalis, Pm Phalanx media, Pd Phalanx distalis.

4.3.2 Bezug zu den Bewegungskategorien

Ansatz, Form und Struktur der Muskeln der Monachinae variieren nur wenig zwischen den Arten (BRYDEN & FELTS 1974).

Der Hauptunterschied zu den Phocinae liegt in der Anatomie der Extremitäten sowie Bereichen des Rumpfes. Diese Abweichungen, auch innerhalb der verschiedenen Arten der Monachinae, hängen mit arttypischen Fortbewegungsmustern zusammen. Insbesondere die Vorderextremitäten werden bei den Monachinae zur Lokomotion verstärkt eingesetzt, sowohl im Wasser als auch an Land. Bei *Mirounga* haben sie dabei ähnlich der Otariidae und *Odobenus* Stützfunktion, welche bei den übrigen Phocidae fehlt.

Bei den Monachinae ist die Form der Vorderextremität tragflächenähnlich wie die der Otariidae (KING 1969) und länger als die der Phocinae (PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978). *Ommatophoca* zeigt mit zusätzlich verlängerten Epiphysen und knorpeligen distalen Verlängerungen der Digiti (vgl. Kapitel 4.3.1) die drastischste Form (KING 1969). Die flügelartige Gestaltung macht die Vorderextremität nicht nur zu einem effektiven Antriebs- sondern aufgrund ihres Ansatzes nahe dem Körperschwerpunkt auch zum effizienten Steuerorgan (FISH 2004). Dies spiegelt auch die Form der *Articulatio radiocarpea* wider. Bei den Monachinae (*Hydrurga*, *Ommatophoca*) ist die distale Gelenkfläche des Radius zum lateralen Radiusrand ausgedehnt. Diese Konstellation erlaubt Dreh- aber keine Kippbewegungen, passend zur Ausrichtung der Flosse als Unterwasserflügel (KING 1969). Dagegen ist bei *Halichoerus* - wie wahrscheinlich bei den übrigen Phocinae - die distale Gelenkfläche des Radius zur Palmarseite hin ausgedehnt. Dies erlaubt erhebliche Flexions- und Hyperextensionsbewegungen durch Kippbewegungen zwischen *Os carpi intermedioradiale* und Radius (KING 1969).

Ein sogenannter „haulage grip“ (*sic*, KING 1966, S. 394) wie bei den Phocinae ist den Monachinae durch die in Kapitel 4.3.1 beschriebenen flachen Gelenke der Phalangen an Land nicht möglich. Beim „haulage grip“ greift die Terminalphalanx der Manus (KING 1966) den Untergrund und zieht den Körper vorwärts, beispielsweise über Unebenheiten am Boden. Die langen Krallen können als Widerhaken eingesetzt werden. Die Krallen der Manus der Monachinae sind im Vergleich zu denen der Phocinae reduziert (WYSS 1988). Im Allgemeinen ist die Interphalangealflexion in der Manus bei den Monachinae (*Leptonychotes*) weniger ausgeprägt als bei den Phocinae (*Halichoerus*) (O'GORMAN 1963). Auch in der Hinterextremität der Monachinae (*Mirounga*) lassen sich die Digiti nur strecken und spreizen, nicht aber flexieren (KING 1966).

Insbesondere Krabbenfresser (*Lobodon*) nutzen ihre Vorderextremitäten mit alternierenden Schubbewegungen in Kombination mit einem lateralen Schlagen der Lenden-Becken-Region und der Hinterextremitäten (O’GORMAN 1963, Abbildung 4-53). Der posteriore Körper liefert die nötige Schwungmasse. Der Kopf pendelt ebenfalls, wahrscheinlich um die „Schrittlänge“ zu vergrößern. Außerdem erhöhen leichte Rollbewegungen des Rumpfes den positiven Druck der Manus auf die Schneefläche (O’GORMAN 1963). Der starke Ventrocaudalschub der Vorderextremität bei der Landlokomotion wird bei *Lobodon* über besonders große Mm. latissimus dorsi et pectoralis profundus gewährleistet (BRYDEN & FELTS 1974, ADAM 2005). Diese Muskeln arbeiten bei den Mammalia als Rückführer der Vorderextremität (NICKEL *et al.* 2004). Für die laterale Schlagbewegung von Hinterextremität, Becken und caudaler Lendenwirbelregion spielen wahrscheinlich die bei *Lobodon* sehr großen Mm. obliqui externus et internus eine Rolle. Die Knochen und Muskeln der Hinterextremität sind in Relation zum Skelettgewicht bei *Lobodon* am größten, groß bei *Ommatophoca* und relativ klein bei *Mirounga* (BRYDEN & FELTS 1974). Dies ist besonders auf die große Psoas-Gruppe (Mm. psoas major et minor, quadratus femoris, pectineus et iliacus) zurückzuführen (BRYDEN & FELTS 1974, ADAM 2005), welche sowohl ventrale und laterale Wirbelsäulenflexionen als auch Hüftgelenksflexion und Oberschenkeladduktion ermöglichen. Insbesondere die laterale Rumpfflexion und Oberschenkeladduktion finden bei der sinusförmigen Bewegungsweise ihren Einsatz. Das relative Gewicht der Axialmuskulatur im Vergleich mit anderen Monachinae ist am größten bei *Lobodon*, ähnlich bei *Ommatophoca* und *Hydrurga* und am geringsten bei *Mirounga*, hauptsächlich durch Unterschiede in den Mm. longissimus et iliocostalis dorsi, welche den größten Teil dieser Muskelgruppe ausmachen (BRYDEN & FELTS 1974). Auch diese Muskeln sind an der Lateralflexion des Rumpfes beteiligt. Bei der aquatischen Lokomotion wird der Vorderextremität von *Lobodon* aufgrund relativ schwacher tiefer Muskulatur kein nennenswerter Nutzen eingeräumt (BRYDEN & FELTS 1974).

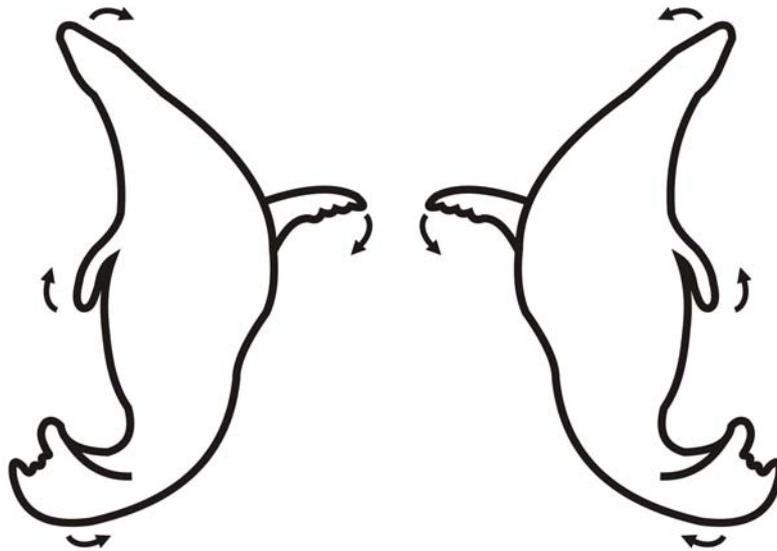


Abbildung 4-53: Landlokomotion von *Lobodon*, nach O'GORMAN (1963)

Hydrurga nutzt die sinusförmige Art der terrestrischen Fortbewegung nur in Stresssituationen sowie auf weichem Schnee und weniger effektiv als *Lobodon* (O'GORMAN 1963, BRYDEN & FELTS 1974). Die Muskeln der Hinterextremität und der *M. erector spinae* sind kleiner als bei *Lobodon* (BRYDEN & FELTS 1974). Auf festen Untergründen bewegen sich Seeleoparden mit der phocidentypischen Undulationsbewegung ohne Vorderextremitäteneinsatz fort. Die Vorderextremität ist hier trotz ihrer großen Fläche mehr Balance- als Antriebsorgan (O'GORMAN 1963, BRYDEN & FELTS 1974). BRYDEN & FELTS (1974) vermuten aufgrund der voluminösen Schultergürtelmuskulatur (u.a. *Mm. latissimus dorsi et pectorales*) sowie den Hand- und Fingerflexoren einen Einsatz der Vorderextremität während des Schwimmens mit starken nach caudal gerichteten Antriebsschlägen und zur Richtungskontrolle beim schnellen Schwimmen. Angaben zur maximalen Geschwindigkeit konnten leider nicht gefunden werden.

Zur Landlokomotion von *Ommatophoca* existieren weder Aufnahmen noch Beschreibungen. PIÉRARD & BISAILLON (1978) spekulieren, dass *Ommatophoca* die Vorderextremitäten zum Antrieb nutzt, während BRYDEN & FELTS (1974) aufgrund der im Vergleich mit den anderen Monachinae relativ kleinen Knochen und Muskeln der Vorderextremität wenig Einsatz an Land und im Wasser konzidieren. Sie vermuten jedoch, dass *Ommatophoca* wie *Hydrurga* die sinusförmige Fortbewegung auf weichem Schnee einsetzt und sich auf festen Untergründen mit der phocidentypischen Undulationsbewegung ohne Vorderextremitäteneinsatz fortbewegt.

Bei *Mirounga* erfolgt die terrestrische Fortbewegung durch synchrones Aufdrücken der Manus, welche in der *Articulatio antebrachio-carpea* gestreckt bleiben. Der Kopf wird gehoben und das Becken nach cranial gerückt. Danach wird der Kopf wieder gesenkt und die Vorderextremitäten nach cranial geführt. Dann beginnt der Bewegungsablauf von vorne (O'GORMAN 1963). Für diese Art der Undulationsbewegung setzt *Mirounga* hauptsächlich die Muskulatur von Brust- und Abdominalbereich ein. Der Brustmuskel besteht aus drei Teilen, den *Mm. pectoralis descendens, transversus und profundus*, ähnelt dem der *Phocinae*, ist bei *Mirounga* jedoch stärker entwickelt (BRYDEN 1971). Der *M. obliquus externus abdominis* ist sehr groß und stark mit großflächigerem Ursprung und Ansatz als bei den *Phocinae* oder *Otariidae*. Auch der *M. rectus abdominis* zeigt einen breiteren Ursprung, sein Ansatz ist aber nicht wie bei *Phoca* am Humerus nach lateral erweitert (BRYDEN 1971). Die *Mm. transversus abdominis et rectus abdominis* sind bei *Mirounga* von allen *Monachinae* die größten (BRYDEN & FELTS 1974). Daneben sind auch der *M. serratus ventralis* zur Verlagerung der Gliedmaße nach caudal und der *M. rectus thoracis*, ein Atemmuskel zur Inspiration bei *Mirounga* besonders gut entwickelt, größer und stärker als bei den *Phocinae* und *Otariidae*. Diese Entwicklung hängt mit der Stützfunktion der Vorderextremität an Land und der beträchtlichen Landaktivität von *Mirounga* zusammen (BRYDEN 1971). Die dorsale Rumpfmuskulatur mit dem *M. erector spinae* und den *Mm. transversospinales* sind wie bei allen *Phocidae* sehr gut entwickelt und als Wirbelsäulenstrecker in die Landlokomotion involviert. Durch einseitigen Einsatz dieser Muskelgruppe entstehen die lateralen Rumpfbewegungen während des Schwimmens (BRYDEN 1971). Obwohl sich das Tier während der terrestrischen Lokomotion auf die Palmarflächen der Vorderextremitäten stützt, ist die Extremitätenmuskulatur nicht besonders entwickelt (BRYDEN & FELTS 1974). Die Muskulatur von Unterarm und *Digiti* entspricht der der *Phocinae* (BRYDEN 1971). Dagegen ähneln besonders die *Mm. supraspinatus et triceps* im Oberarm und Schultergürtelmuskeln wie *Mm. brachiocephalicus, rhomboideus et trapezius thoracis* denen der *Otariidae* (BRYDEN 1971). Im Vergleich zu den *Phocinae* kleinere Ansatzflächen der *Mm. triceps brachii, brachialis et teres major* ermöglichen *Mirounga* eine größere Flexibilität bei Armbewegungen. Weitere Beweglichkeit erlauben die kräftigeren *Mm. brachioradialis et anconeus medialis* sowie der doppelte Ansatz des *M. biceps brachii*, welcher an der Supination beteiligt ist (BRYDEN 1971). Die Hand- und Fingerflexoren sind groß, um den Boden mit den Fingern zu packen, wenn das Gewicht auf den Manus lastet. Gleiches gilt für die Hand- und Fingerextensoren, da die Extremität zur Verdrängung von Wasser insbesondere während des Wassertretens wie bei den *Phocinae* eingesetzt wird (BRYDEN 1971, BRYDEN & FELTS 1974).

Im Zusammenhang mit dem Vorderextremitäteneinsatz während der Landlokomotion hat eine Vielzahl der Oberflächen- und Tiefenmuskulatur von *Mirounga* Ähnlichkeit mit den Muskeln der *Otariidae*. Der *M. sternocephalicus* hat einen großflächigeren Ursprung als bei

den Phocinae und Otariidae, setzt aber ähnlich wie bei den Otariidae an der Crista nuchae des Os occipitale an (HOWELL 1929, BRYDEN 1971). Er agiert als Seitwärts- und Niederzieher von Kopf und Hals und ist wahrscheinlich an den ausgleichenden Kopfbewegungen bei der Landlokomotion von *Mirounga* und den Otariidae beteiligt. Auch der M. splenius hat wie bei *Zalophus* seinen Ansatz an der gesamten Crista nuchae des Os occipitale, während er bei *Pusa* nur am Processus mastoideus des Os temporale ansetzt (HOWELL 1929, BRYDEN 1971). Bei *Mirounga* und *Zalophus* bewirkt der Muskel dorsale und laterale Kopfbewegungen, bei *Pusa* nur laterale Bewegungen (BRYDEN 1971). Bei *Mirounga* besteht der M. rhomboideus aus drei Teilen, den Mm. rhomboideus capitis, cervicis et thoracis. Neben dem M. rhomboideus thoracis weisen Otariidae nur einen M. rhomboideus capitis und die Phocinae nur einen M. rhomboideus cervicis auf (BRYDEN 1971). Der M. rhomboideus hebt Hals und Gliedmaße und führt die Schulter nach cranial. Neben diesen ventralen und dorsalen Halsmuskeln haben auch einige Muskeln der Vorderextremität Ansätze und Funktionen ähnlich der Otariidae. Der M. infraspinatus ist ähnlich dem der Otariidae stärker und massiger als bei den Phocinae (BRYDEN 1971). Er dient als Beuger, Strecker und Ersatz für das fehlende laterale Kollateralband, stabilisiert also die Vorderextremität auch unter Belastung im Schultergelenk. Der M. triceps brachii Caput longum, Ellenbogenstrecker und Schultergelenkbeuger, ist zweigeteilt und hat seinen Ursprung wie bei den Otariidae auf der Fossa infraspinata zwischen den Ansätzen der Mm. infraspinatus et teres major (HOWELL 1929, BRYDEN 1971). Auch der M. brachioradialis ähnelt mit seiner ausgedehnten, weiter cranial und direkt proximal des Ursprungs des M. brachialis liegenden Ursprungsfläche dem der Otariidae. Er ist Supinator des Arms und unterstützt möglicherweise die Bewegung der Vorderextremitäten nach cranial.

Die Knochen und Muskeln in der Lendenregion und Hinterextremität sind nur schwach entwickelt, das relative Gewicht der Hinterextremität besonders aufgrund der schwachen Flexorgruppe des Unterschenkels kleiner als das anderer Monachinae (*Ommatophoca*, *Hydrurga* und *Lobodon*) (BRYDEN & FELTS 1974). In Struktur und Funktion entspricht die Muskulatur der Hinterextremitäten weitestgehend der der Phocinae. Die Unterschiede sind sehr gering und ohne funktionelle Bedeutung. Wie bei den Phocinae wird die Hinterextremität beim Schwimmen, nicht aber während der Landlokomotion eingesetzt (BRYDEN 1971).

Jungtiere der Weddell-Robbe (*Leptonychotes*) bis zu einem Alter von 15 Tagen setzen ihre Vorderextremitäten entweder synchron oder alternierend ein, um sich vorwärts zu ziehen. Dies erfolgt durch schwache Flexion der distalen Phalangen und Erzeugung einer Reibungshaftung (O'GORMAN 1963). Adulte Tiere von *Leptonychotes* zeigen Dorsoventralundulation ohne Vorderextremitäteneinsatz, auch wenn PIÉRARD (1971)

aufgrund eines starken Lig. collaterale cubiti mediale eine Nutzung der Palmarfläche als Antriebsfläche vermutet. Aus dem Text ergibt sich allerdings kein Anhaltspunkt, dass die Tiere bei der Fortbewegung beobachtet wurden. Der fehlende Vorderextremitäteneinsatz hängt möglicherweise mit den großen, rundlichen Körpern und verhältnismäßig kurzen Vorderextremitäten von *Leptonychotes* zusammen (O'GORMAN 1963).

Bei *Leptonychotes* ist der M. spinalis besonders leistungsstark und der M. iliocostalis schwächer als bei den Phocinae, besonders im Vergleich zu den anderen Epaxialmuskeln (PIÉRARD 1971). Da der M. iliocostalis bei einseitiger Kontraktion an der Lateralundulation des Lenden-Becken-Bereichs beteiligt ist, schließt PIÉRARD (1971) auf einen häufigen aquatischen Antriebsmodus über Dorsoventraloszillation der horizontal gehaltenen Pedes ähnlich einer Walfluke. Es gibt allerdings keine Videoaufzeichnungen oder Beschreibungen, die diese Art der Fortbewegung bei *Leptonychotes* oder anderen Monachinae dokumentieren. *Leptonychotes*, das am weitesten südlich lebende Säugetier, hält mit Hilfe seiner Zähne Löcher im Packeis frei, die das Atmen und Verlassen des Wassers ermöglichen. Kräftige Dorsoventralbewegungen könnten eine Rolle spielen, um den Körper während der Abrasion des Eisrandes innerhalb des Loches zu positionieren und die Manövrierfähigkeit zum Erreichen der Löcher zu erhöhen. Außerdem kann über Dorsoventralbewegungen der nötige Schwung erzeugt werden, um den Körper durch Ventralflexion über die Kanten der Eislöcher zu wuchten, da die reduzierten Krallen der Manus nicht als Widerhaken eingesetzt werden können.

Bei *Leptonychotes* setzt der M. omotransversarius am Cranialrand der Scapula und nicht am Trochanter major wie bei den Phocinae an, der M. supraspinatus hat seinen alleinigen Ansatz am Trochanter major, seine Verbindung zum Trochanter minor fehlt und der M. infraspinatus hat seine Ursprungsfläche über die craniale Hälfte der Fossa infraspinata. Gemeinsam mit dem M. deltoideus Pars acromialis abduzieren diese Muskeln die Vorderextremität. Da auch der ventrale Teil des M. latissimus dorsi schwächer ist als bei den Phocinae, ist die Vorderextremität eher auf Abduktions- als auf Extensionsbewegungen ausgelegt (PIÉRARD 1971). Auch im Ellenbogen ist die Streckung schwächer als bei den Phocinae, eine Flexion wird dagegen erleichtert. Hinweise darauf geben der nur schwach entwickelte M. triceps brachii (besonders die Caput longum et laterale) sowie der an die Lateralseite der Crista deltoidea verlagerte Ursprung des M. brachioradialis bei *Leptonychotes*. Der M. biceps brachii ist über einen Lacertus fibrosus nach distal mit der cranialer Seite der Fascia antebrachii verbunden. Das erleichtert ebenfalls Flexionsbewegungen des Unterarms durch Zug auf das Unterhautgewebe des Radialrands der Extremität (PIÉRARD 1971). Selbst in der Hand sind die Flexoren stärker entwickelt als die Extensoren. Besonders stark ist der M. flexor digitorum superficialis mit Ursprüngen am Epicondylus medialis humeri und Olecranon. Der M. extensor digitorum lateralis ist dagegen

besonders schwach. Der dreieckige M. abductor pollicis longus von *Leptonychotes* ist besser entwickelt als bei *Phoca* und spannt durch seine Kontraktion die Flosse auf (PIÉRARD 1971). Abduktion der Schulter sowie Flexion im Ellenbogengelenk tritt in der Rückstellphase beim Unterwasserflug der Otariidae auf. Möglicherweise dient eine ähnliche Positionierung der Vorderflosse bei *Leptonychotes* zum Bremsen, Steuern und dem Erhalt der Balance. Die Hinterextremität zeigt eine Tendenz zur Verschmelzung der Oberschenkelmuskulatur und der Fußflexoren ähnlich wie bei *Phoca* (PIÉRARD 1971).

4.4 *Odobenus*

4.4.1 Grunddaten

Die folgenden anatomischen Grunddaten zu *Odobenus* wurden auf Basis der Beschreibungen von OWEN (1853), MURIE (1870b & 1871), KAISER (1972), BISAILLON & PIÉRARD (1981), PIÉRARD & BISAILLON (1983), KING (1983) und BERTA & SUMICH (1999) erstellt. Viele der Angaben wurden präzisiert und ergänzt.

Da in keiner der angegebenen Literaturstellen die Position des Tieres während der Beschreibung klar gestellt wird, dient als Richtlinie für Richtungsangaben im Text das folgende Foto des Moncton-Walrosses, wenn auch die Montage nicht den natürlichen Bedingungen entspricht (Abbildung 4-54):

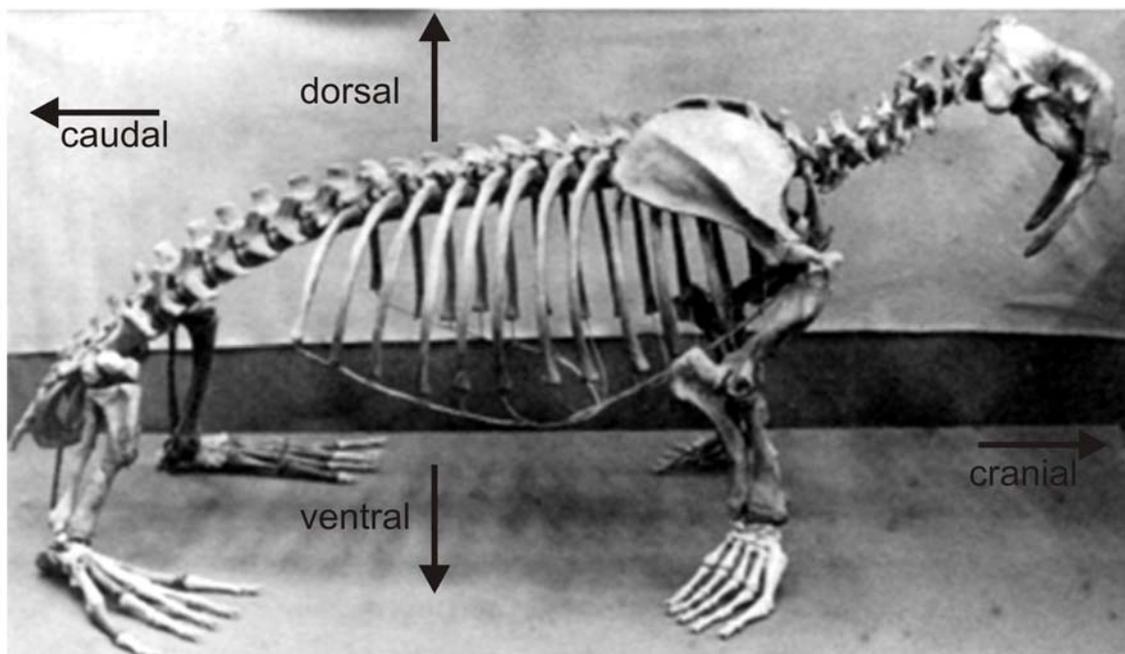


Abbildung 4-54: Skelett des Moncton-Walrosses (aus DYKE *et al.* 1999)

Achsenskelett

Die Wirbelformel von *Odobenus* lautet C7/Th14/L6/S3-4/Cd7 (KING 1983, PIÉRARD & BISAILLON 1983, FAY 1985, BERTA & SUMICH 1999, PIERCE *et al.* 2011). Die Cervicalwirbel (Abbildung 4-55) wie auch die ersten vier Thoracalwirbel (Abbildung 4-56) haben ventral einen Höcker (PIÉRARD & BISAILLON 1983). Die Processus spinosi der Cervicalwirbel entsprechen in etwa 80% der Wirbelkörperhöhe, die Processus transversi jeweils etwa 75% der Wirbelkörperbreite (eigene Messung). Die Processus spinosi der Th 2-4 sind etwa gleich hoch und die höchsten im Thorakalbereich, die von Th 1 etwas kürzer. Bei den Th 5 und 6 nehmen die Processus spinosi im Vergleich zu denen der drei cranial liegenden Wirbel wieder in ihrer Länge ab, bleiben ab Th 8 alle etwa gleich hoch (PIÉRARD & BISAILLON 1983). Sie sind nahezu doppelt so lang wie die Wirbelkörperhöhe und etwa 20° nach caudal geneigt (eigene Messung).

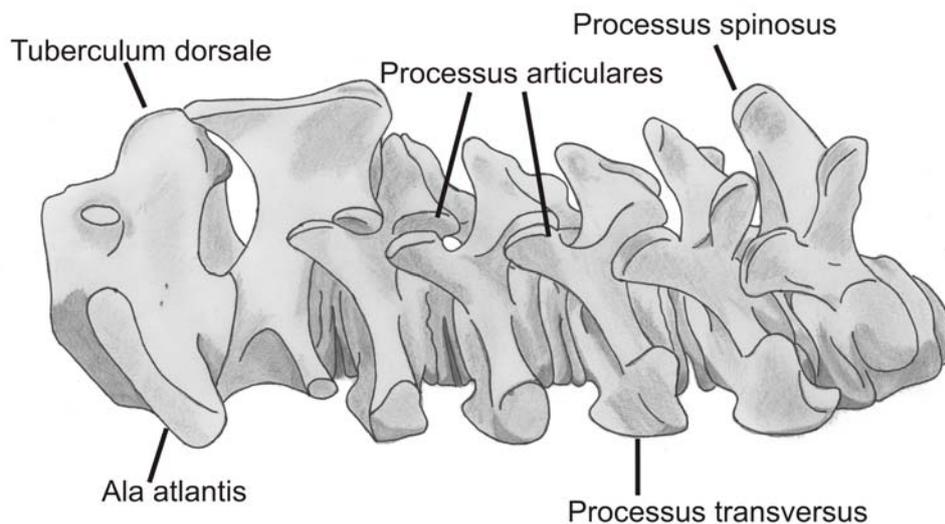


Abbildung 4-55: *Odobenus rosmarus* (ZMB 77255M). Cervicalwirbel C1- C7. Lateralansicht.

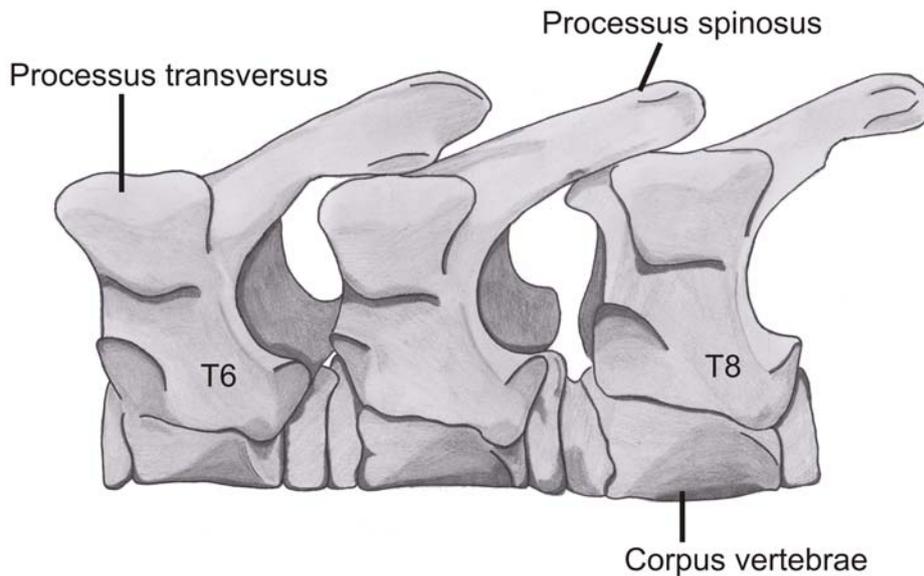


Abbildung 4-56: *Odobenus rosmarus* (ZMB 77255M). Thoracalwirbel T6- T8. Lateralansicht.

Die Länge der Processus spinosi der Lumbalwirbel (Abbildung 4-57) nimmt von cranial nach caudal kontinuierlich ab, wobei sie bei L1 etwa der Wirbelkörperhöhe entspricht. Die Processus transversi sind etwa gleich lang und entsprechen der 1,5-fachen Wirbelkörperhöhe. Sie sind zwei- bis dreimal so lang wie breit (FAY 1985, BERTA & SUMICH 1999). Alle Wirbelkörper des Lendenbereichs weisen eine Crista ventralis auf (PIÉRARD & BISAILLON 1983).

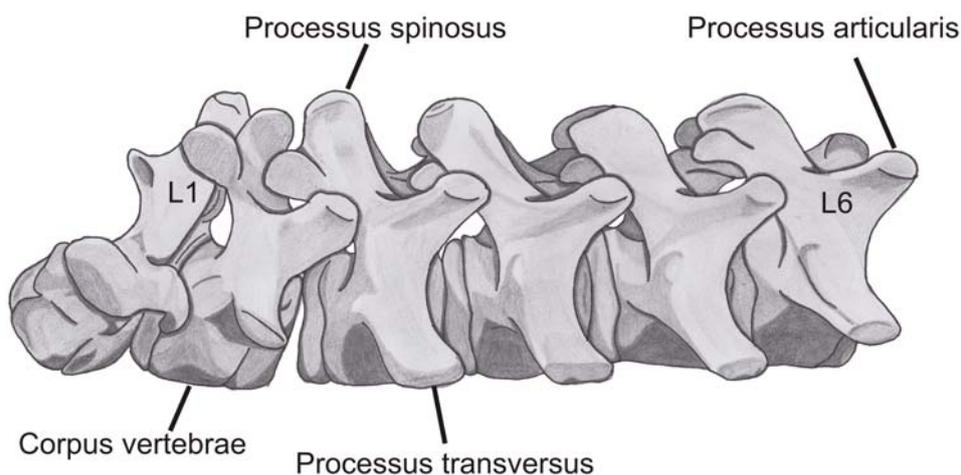


Abbildung 4-57: *Odobenus rosmarus* (ZMB 77255M). Lumbalwirbel L1- L6. Lateralansicht.

Die Cervikalwirbelsäule beträgt ~15%, der Thoracalbereich 42-47%, der Lumbalbereich 17-20%, die Sacralia ~10% (Abbildung 4-58) und die Caudalia ~12% der gesamten Wirbelsäulenlänge (PIÉRARD & BISAILLON 1983).

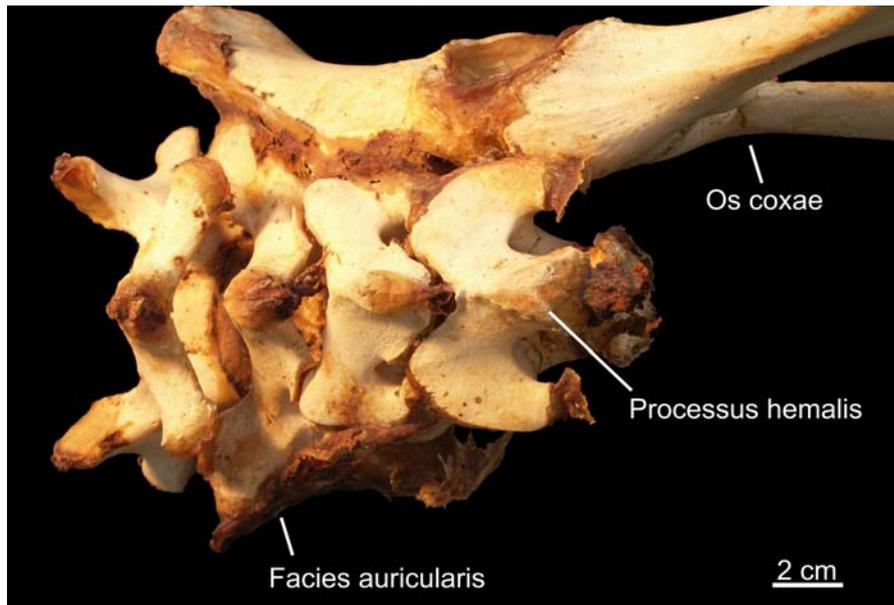


Abbildung 4-58: *Odobenus rosmarus* (ZMB 42098). Sacrum an rechtem Os coxae. Dorsolateralansicht.

Im Lendenbereich spiegeln die Charakteristika der Wirbelsäule von *Odobenus* die der Phocidae wieder (PIÉRCE *et al.* 2011). So sind unter anderem die Processus transversi der Lumbalwirbel 2-3 mal so lang wie breit, während sie bei den Otariidae etwa so lang wie breit sind (FAY 1985, BERTA & SUMICH 1999).

Entsprechend der Zahl der Thoracalwirbel hat *Odobenus* 14 Rippenpaare. Das Sternum besteht aus 8 Sternebrae (PIÉRARD & BISAILLON 1983, FAY 1985). Das Manubrium ist wie bei den Phocidae knorpelig verlängert (KING 1983, BERTA & SUMICH 1999).

Schultergliedmaße

Die Scapula (Abbildung 4-59, Anhang 21) von *Odobenus* hat einen sinusförmigen Margo cranialis. Der Margo dorsalis ist rau und gleichmäßig konvex. Der Margo caudalis ist gerade und bildet mit dem Margo dorsalis den Angulus caudalis in einem Winkel von etwa 80° (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die Fossa supraspinata ist etwa doppelt so groß wie die Fossa infraspinata (BISAILLON & PIÉRARD 1981), nach FAY (1985) nur etwas größer. Eigene Beobachtungen bestätigen die Beschreibung von BISAILLON & PIÉRARD (1981). Mit Ausnahme des ebenen proximalen Teils ist die Fossa supraspinata leicht konvex. Die Fossa infraspinata ist nahezu eben (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die Fossa subscapularis nimmt mit Ausnahme eines kleinen dorsocranialen Bereiches beinahe die gesamte Facies costalis ein. Die Fossa subscapularis ist konkav und in drei unterschiedlich große Flächen unterteilt (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die Größe der Scapula sowie die Lage der Spina scapulae ähnelt der der Otariidae, es gibt aber keine Spina scapulae accessoria (KING 1983).

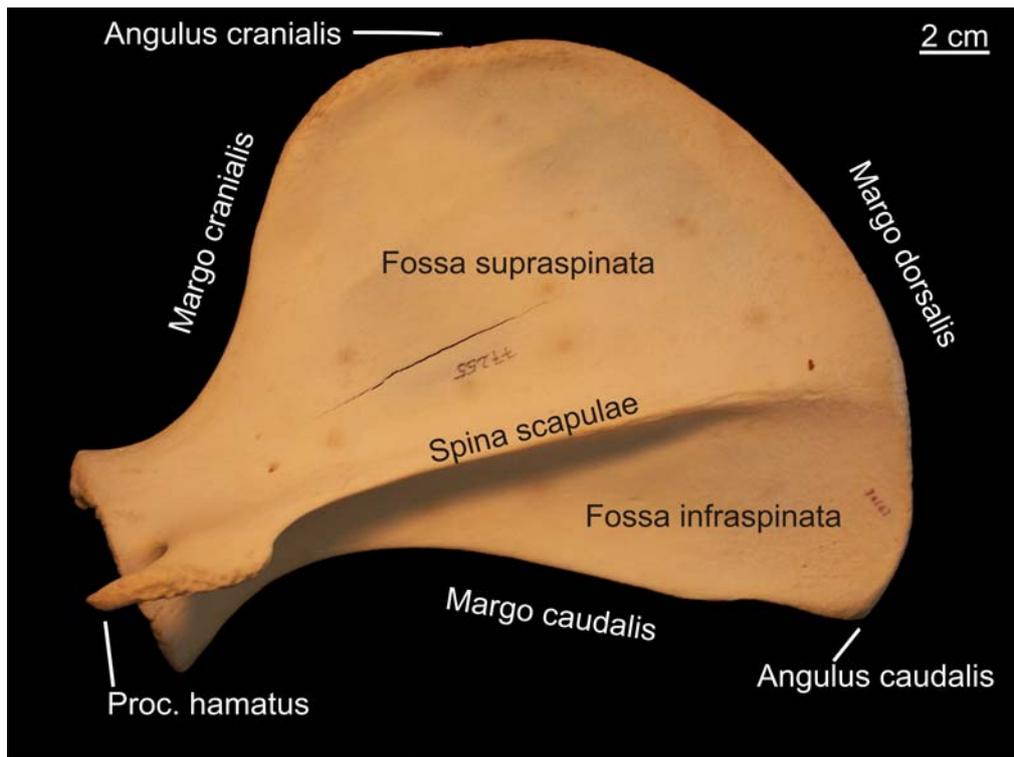


Abbildung 4-59: *Odobenus rosmarus* (ZMB 77255M). Scapula, links. Facies lateralis

Der Humerus (Abbildung 4-60, Anhang 21) wirkt in seiner Längsachse leicht verdreht (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Anders als bei den übrigen Pinnipedia ist er bei *Odobenus* so lang wie die Ulna (KING 1983, FAY 1985). Das spiegelt die Relation vieler terrestrischer Carnivora wieder (GEBBO & ROSE 1993, HUNT 2009). Das Caput humeri ist transversal erweitert und deutlich vom Collum abgegrenzt (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Das konisch geformte Tuberculum majus überragt das Caput proximal und weist an seiner lateralen Seite zwei Verdickungen auf (BISAILLON & PIÉRARD 1981), möglicherweise als Ansatzstellen der Mm. infra- et supraspinatus. Durch das erhabene Tuberculum ist der Hebelarm der Rotatorenmanschette aus den Mm. deltoideus, infraspinatus, subscapularis und supraspinatus für Protraktions- und Rotationsbewegungen des Humerus im Vergleich zu terrestrischen Mammalia größer (BERTA & SUMICH 1999). Das Tuberculum minus ist etwas kleiner als das Tuberculum majus und an der medialen Fläche eingedellt. Es endet auf Höhe des distalen Caputbereichs (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die Crista tuberculi majoris reicht über die Nahtstelle vom mittleren zum distalen Schaftdrittel hinaus. Distal verbindet sie sich mit der Tuberositas deltoidea (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Eine Crista deltopectoralis wie die anderen Pinnipedia hat *Odobenus* nicht (GORDON 1983). Dies widerspricht den Angaben von BERTA & SUMICH (1999), nachdem *Odobenus* wie die Otariidae und Monachinae eine nach distal ausgedehnte Crista deltopectoralis aufweist, welche im Zusammenhang mit einer vergrößerten Ansatzstelle der Mm. deltoideus et pectoralis sowie des pectoralen Teils des M. latissimus dorsi steht (BERTA & SUMICH 1999, S. 70). Eventuell liegt hierbei eine

Verwechslung mit der Crista tuberculi majoris vor. An der Lateralseite zwischen proximalem und mittlerem Schaftdrittel hat der M. brachioradialis seinen Ursprung an einer Tuberosität (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die Tuberositas teres major bildet eine raue Leiste am mittleren Drittel der medialen Schaftfläche (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Der Epicondylus medialis ist etwa 3-4x so groß wie der Epicondylus lateralis und hebt sich deutlich vom Schaft ab. Nach proximal ist er als Grat bis auf Höhe des mittleren Schaftdrittels ausgedehnt. Vom Epicondylus lateralis zieht ein Grat nach proximal bis zur Schaftmitte (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Der Humerus hat wie bei den Otariidae und im Gegensatz zu den Phocinae kein Foramen supracondylare (BISAILLON & PIÉRARD 1981, BERTA & SUMICH 1999). Der Humerus von *Odobenus* zeigt in seiner Gesamtheit überwiegend Merkmale der Otariidae (BISAILLON & PIÉRARD 1981).

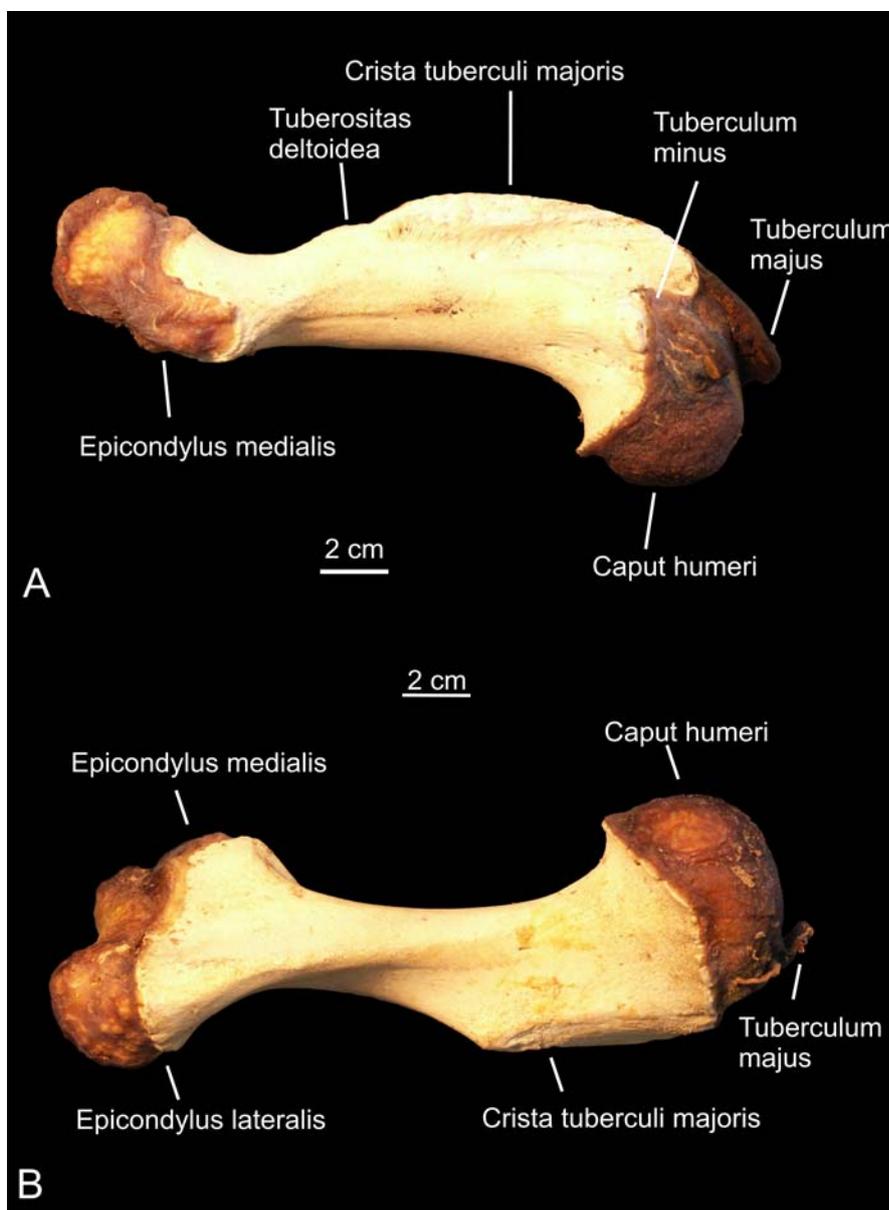


Abbildung 4-60: *Odobenus rosmarus* (ZMB 42098). Humerus, rechts. A) Medialansicht, B) Laterocaudalansicht.

Der Radius (Abbildung 4-61) ist im proximalen Drittel gleichmäßig zylindrisch und in seinen beiden distalen Dritteln mediolateral abgeflacht. Von lateral betrachtet ist der Knochen schwach S-förmig und an seinem distalen Ende craniocaudal verbreitert (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die Circumferentia articularis ist transversal ausgedehnt. Wie bei den Phocidae befindet sich bei *Odobenus* eine Tuberosität in der Mitte der cranialen Radiusseite, an welcher der M. brachioradialis ansetzt. Bei den Otariidae liegt der Ansatz dieses Muskels dagegen im proximalen Drittel (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Der Processus styloideus hat an der lateralen Seite drei Einkerbungen (BISAILLON & PIÉRARD 1981), wahrscheinlich für die Sehnen der Mm. extensor digitorum communis, extensor carpi radialis et abductor pollicis longus. Diese Extensoren auf der Lateralseite sind deutlicher entwickelt als bei den Otariidae, aber schlechter als bei den Phocidae. Medial befindet sich wie bei den Phocinae und anders als bei den Otariidae keine Sehnenrinne (HOWELL 1929, BISAILLON & PIÉRARD 1981).

Die Ulna (Abbildung 4-61) ist sichelförmig und lateromedial besonders in ihrer proximalen Hälfte abgeflacht. Die distale Hälfte ist im Querschnitt zylindrisch (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Das Olecranon befindet sich proximocaudal an der Ulna und ist proximodistal gestreckt. Im cranialen Bereich ist das Olecranon dick, nach caudal verjüngt es sich. An seinen Flächen sind mehrere deutliche Muskelansatzstellen (BISAILLON & PIÉRARD 1981) vermutlich für den Ansatz des M. triceps brachii und die Ursprünge der Mm. flexor carpi ulnaris et anconeus. Die Incisura trochlearis ist proximal größer als distal, flach und transversal konvex. Nur ein Processus coronoideus medialis ist vorhanden (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Das Caput ulnae hat zwei ovale Gelenkflächen, proximocranial die Circumferentia articularis und distocaudal die Facies articularis carpea (BISAILLON & PIÉRARD 1981).

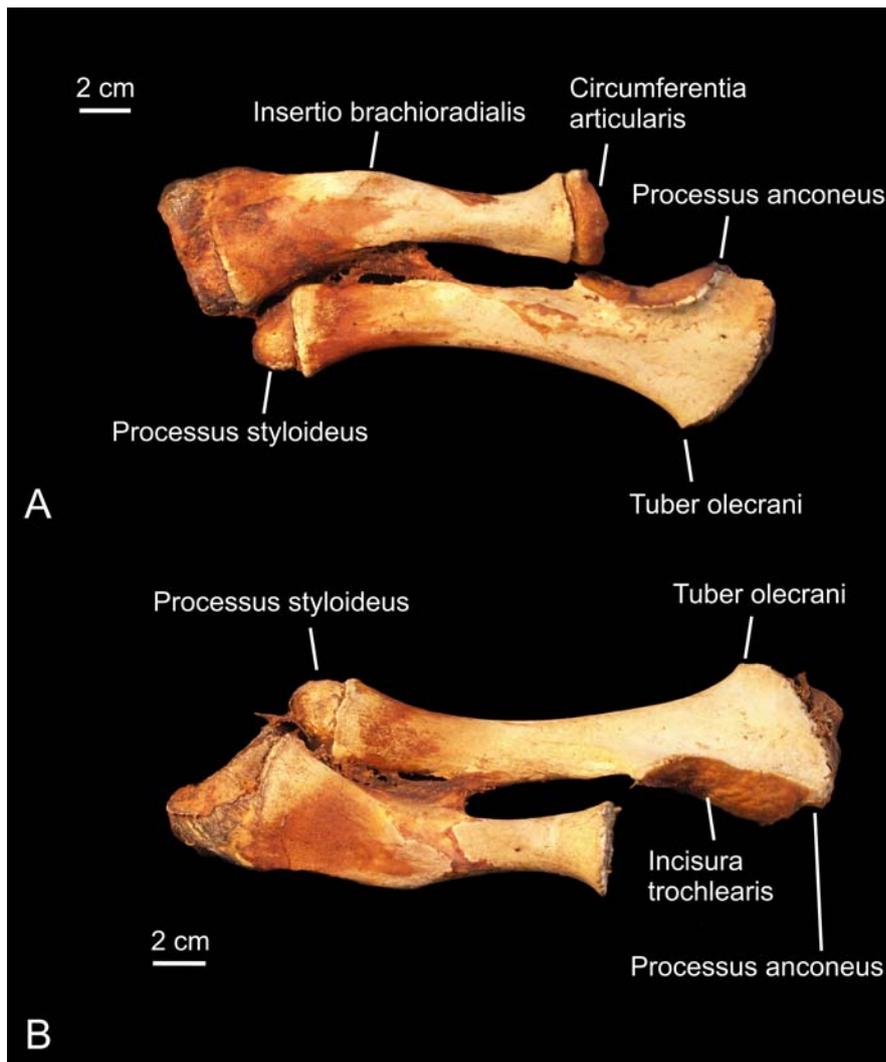


Abbildung 4-61: *Odobenus rosmarus* (ZMB 42098). Radius und Ulna, links. A) Medialansicht, B) Lateralansicht

Das Skeletton manus umfasst wie bei allen pinnipeden Familien die für Carnivora typischen sieben Handwurzelknochen. Das Os carpi accessorium artikuliert mit dem Os carpi ulnare (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die Metacarpalia nehmen in der Reihenfolge I, II, V, III und IV in ihren Dicken ab. Die Basis des Metacarpale I ist transversal verbreitert. Die Basen der anderen vier Metacarpalia sind transversal komprimiert. Die Corpora der Metacarpalia II und III sind transversal abgeflacht und werden nach distal zylindrisch. Die Corpora der Metacarpalia IV und V sind über ihre ganze Länge zylindrisch. Die proximalen Facies articulares der Metacarpalia II bis V sind konvex, die des Metacarpale I transversal konkav (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die transversale Breite der Phalanges proximales nimmt wie auch die Dicke der Metacarpalia in der Folge I, II, V, III, IV ab. Alle proximalen und medialen Phalangen sind dorsopalmar abgeflacht und mit Ausnahme des Phalanx media Digitus V kubisch. Auch die Phalanges distales sind dorsopalmar abgeflacht, erweitern sich distal aber transversal (BISAILLON & PIÉRARD 1981). An ihrem terminalen Ende befinden sich

spatelförmige, knorpelige Verlängerungen (MURIE 1871, KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Alle Digiti sind etwa gleich lang, wodurch eine quadratische Handform entsteht (MURIE 1871, BISAILLON & PIÉRARD 1981, KING 1983). Die Manus ähnelt mehr der der Otariidae als der der Phocidae. Der Unterschied zwischen den Längen der medialen und lateralen Finger ist aufgrund der vergleichsweise längeren Metacarpalia III, IV und V weniger ausgeprägt als bei den Otariidae (BISAILLON & PIÉRARD 1981).

Beckengliedmaße

Der präacetabulare Bereich des Pelvis (Abbildung 4-62, Anhang 22) entspricht etwa einem Drittel der Gesamtlänge des Os coxae (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Eigene Messungen anhand von Fotos des Pelvis betragen sogar 44-45%. Hier kann es aber durch Verlust der Tiefendarstellung zu Abweichungen kommen. Die Symphysis pelvina ist sehr kurz und nicht verknöchert. Der Winkel zwischen Sacrum und der Längsachse des Beckens beträgt etwa 17°. Die Inclinatio pelvis entspricht etwa 70° (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Das Os ilium ist massiv mit schlecht voneinander trennbarer Ala und Corpus. Die Crista iliaca ist konvex. Cranial ist das Os ilium in einem Winkel von 28° zur craniocaudalen Achse nach lateral gekrümmt (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die Facies auricularis, die Gelenkfläche für das Iliosacralgelenk, ist großflächig und wird unvollständig von der Tuberositas iliaca in zwei Bereiche unterteilt (für das Ligamentum sacroiliaca interossea, welches zur Tuberositas sacralis zieht). Das Os ischium verjüngt sich von cranial nach caudal, so dass die Tabula ossis ischii und der Ramus ossis ischii transversal sehr dünn sind (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die Spina ischiadica bildet die am weitesten dorsal liegende Erhebung des Beckens (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Das Os pubis ist dorsoventral schmal und besonders im caudalen Bereich dünnwandig. Die Eminentia iliopubica hebt sich vom Os pubis nach ventral ab (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Das Foramen obturatum ist oval und sein Durchmesser beträgt craniocaudal 35% und dorsoventral 15% der Beckenlänge. Der Durchmesser des runden Acetabuli entspricht 15% der Beckenlänge (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die ganze Morphologie des Beckens kommt eher dem der Otariidae gleich als dem der Phocidae (BISAILLON & PIÉRARD 1981).

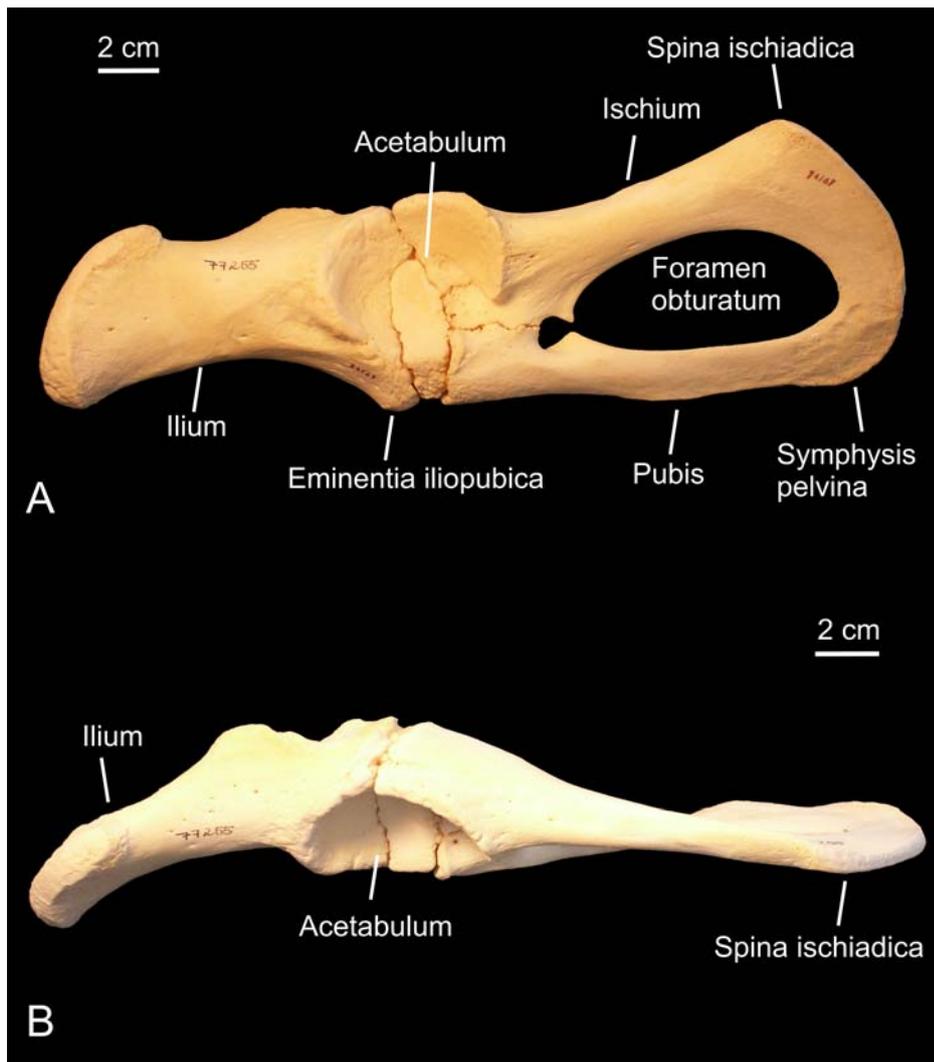


Abbildung 4-62: *Odobenus rosmarus* (ZMB 77255M). Pelvis, links. A) Lateralansicht, B) Dorsalansicht.

Das Femur (Abbildung 4-63, Anhang 22) ist über seine gesamte Länge deutlich craniocaudal abgeflacht. Der Corpus ossis femoris ist fast doppelt so breit wie in craniocaudaler Richtung (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Der rudimentäre Trochanter minor entspricht einer leicht erhöhten Rauigkeit am mittleren Drittel des Medialrandes (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Bei den Otariidae ist der Trochanter minor gut entwickelt und bei den Phocidae nicht vorhanden (BISAILLON & PIÉRARD 1981, BERTA & SUMICH 1999). Der Trochanter major ist craniocaudal abgeflacht und endet knapp unterhalb des Caput femoris. Von proximolateral betrachtet ist der Trochanter major rautenförmig (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Der Condylus lateralis ist wie bei den Phocidae größer als der Condylus medialis. Der Condylus medialis endet weiter distal als der Condylus lateralis, so dass zwischen der Knochenlängsachse und dem distalen Condylenrand ein Winkel von 16° entsteht. Cranial verschmilzt der Condylus medialis mit der Trochlea ossis femoris (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Am Femur von *Odobenus* ist wie bei den Otariidae und im Gegensatz zu den Phocidae keine Fossa trochanterica vorhanden. Das

deutet auf eine schwächere Entwicklung der Mm. obturatorius internus, externus et gemelli hin (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Wie alle Pinnipedia hat auch *Odobenus* keine Fovea capitis am Femur (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Das Caput femoris proximal und die Condylen distal sind jeweils Teile von Scharniergelenken, deren Bewegungsebenen um 90° zueinander versetzt sind (KAISER 1972).

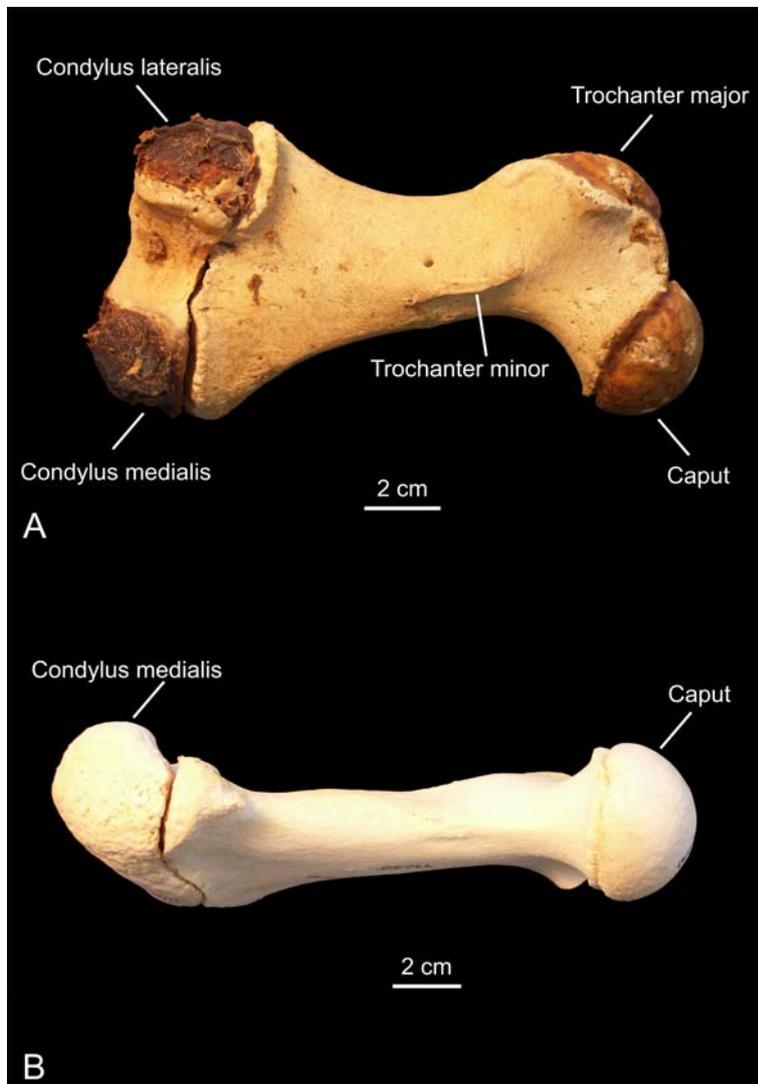


Abbildung 4-63: *Odobenus rosmarus*. Femur, links. A) Caudalansicht (ZMB 42098), B) Medialansicht (ZMB 77255M)

Verglichen mit dem Humerus ist der Femur um etwa 25 % kürzer. Auch die Muskelansätze und Gelenkköpfe am Humerus, d.h. die Tubercula majus et minus sowie das Caput und die Trochlea sind viel stärker ausgebildet als das Caput femoris und die beiden Trochanter. Beides hängt mit der Stützfunktion der Vorderextremität an Land und dem zu stemmenden Gewicht des im rostralen Bereich pachyostotischen Schädels zusammen. Die Hinterextremitäten tragen an Land ein wesentlich geringeres Gewicht durch geringere Kompaktaanteile der Skelettknochen, und während des Schwimmens ist der Einfluss der Schwerkraft auf den Körper kleiner (KAISER 1972).

Die Tibia (Abbildung 4-64, Anhang 22) ist von lateral betrachtet in ihrer proximalen Hälfte leicht gekrümmt und in ihrer distalen Hälfte in etwa geradlinig. Der Margo lateralis ist dadurch proximal konkav und distal leicht konvex (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Der Margo medialis ist über seine gesamte Länge in etwa gerade und hat am Übergang vom proximalen zum mittleren Drittel eine schwache Insertionsstelle (BISAILLON & PIÉRARD 1981), vermutlich für das Lig. collaterale mediale oder den M. flexor digitorum medialis. Im proximalen Bereich verbreitert sich der Knochen transversal und neigt sich leicht nach distolateral. Der Winkel zwischen der Längsachse des Knochens und seinem proximalen Rand beträgt dadurch etwa 15° (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die Condyli medialis et lateralis sind rund und durch große Areae intercondylaris cranialis, centralis et caudalis voneinander getrennt. Der Condylus lateralis ist etwa 1,5mal so groß wie der Condylus medialis (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Der distale Bereich der Tibia ist im Querschnitt viereckig. Die Rückseite des Malleolus medialis wird in proximocranialer Richtung vom Sulcus malleolaris durchzogen, der den Durchlass für die Sehne des M. tibialis caudalis bildet. Caudal verläuft durch eine zweite, engere Rinne die Sehne des M. flexor digitorum medialis (BISAILLON & PIÉRARD 1981).

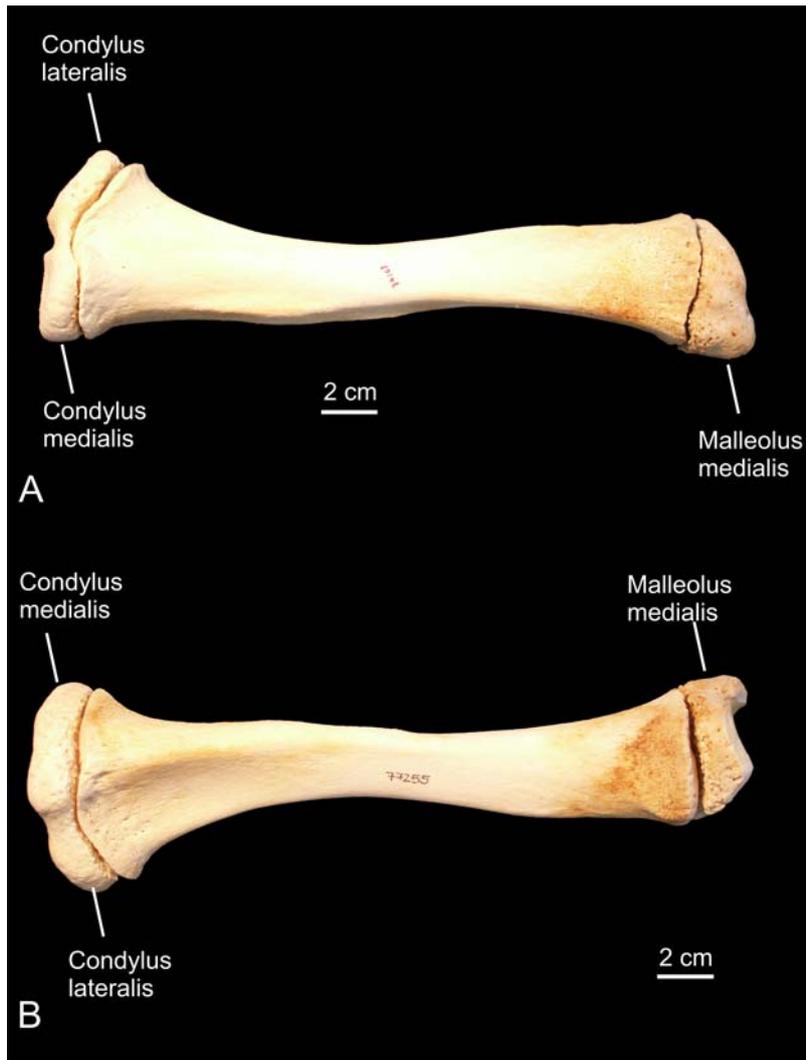


Abbildung 4-64: *Odobenus rosmarus* (ZMB 77255M). Tibia, links. A) Lateralansicht, B) Medialansicht.

Die Fibula (Abbildung 4-65, Anhang 22) ist beinahe so lang wie die Tibia (BISAILLON & PIÉRARD 1981). In ihrer Gesamtheit ist die Fibula leicht nach medial gebogen. Im Querschnitt weist sie einen dreieckigen proximalen Teil, einen runden mittleren Teil und einen craniocaudal abgeflachten distalen Teil auf. Der distale Bereich ist zudem nach distal ausgedehnt. Das Caput fibulae endet etwas weiter distal auf Höhe der Facies articularis proximalis der Tibia (BISAILLON & PIÉRARD 1981).

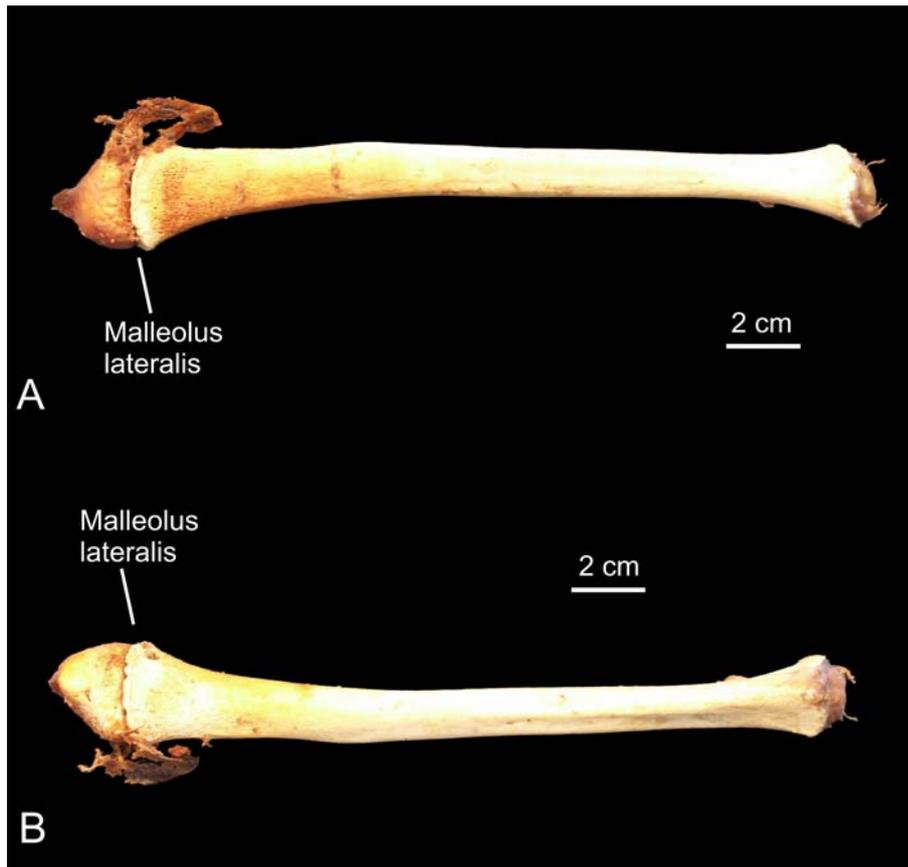


Abbildung 4-65: *Odobenus rosmarus* (ZMB 42098). Fibula, links. A) Caudolateralansicht, B) Medialansicht

Die proximalen Bereiche von Tibia und Fibula sind nicht verwachsen (BISAILLON & PIÉRARD 1981, KING 1983, FAY 1985) (Abbildung 4-66). Es handelt sich hier um eine mobile Fibula sensu BARNETT & NAPIER (1953). Darin unterscheidet sich *Odobenus* von den restlichen Pinnipedia (BARNETT & NAPIER 1953, BISAILLON & PIÉRARD 1981). Der Malleolus lateralis zieht wie bei den Phocidae weiter nach distal als der Malleolus medialis und hat zwei Gelenkflächen. Eine davon ist halbmondförmig und ergänzt die distale Gelenkfläche der Tibia, indem sie etwa 30% der proximalen Articulatio tarsocruralis bildet. Damit ist sie wie bei den Otariidae relativ wenig an der Articulatio tarsocruralis beteiligt (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die zweite Gelenkfläche liegt proximomedial der ersten und artikuliert mit der Incisura fibularis der Tibia. Am Lateralrand des Malleolus lateralis befindet sich bei dem untersuchten Männchen eine Rauigkeit, welche zwei Sehnenrinnen voneinander trennt. Die caudale Rinne ist der Sulcus tendinis m. peronei longi, die craniale entspricht dem Sulcus tendinum mm. extensoris digitalis lateralis et peronei brevis. Beim untersuchten Weibchen sind diese Sulci undeutlicher (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die zwei Sehnenrinnen am Malleolus lateralis finden sich auch bei den Phocidae. Sie deuten auf eine häufigere Nutzung der Mm. peroneus longus, peroneus brevis et extensor digitorum lateralis bei *Odobenus* und den Phocidae als bei den Otariidae hin (BISAILLON & PIÉRARD 1981).

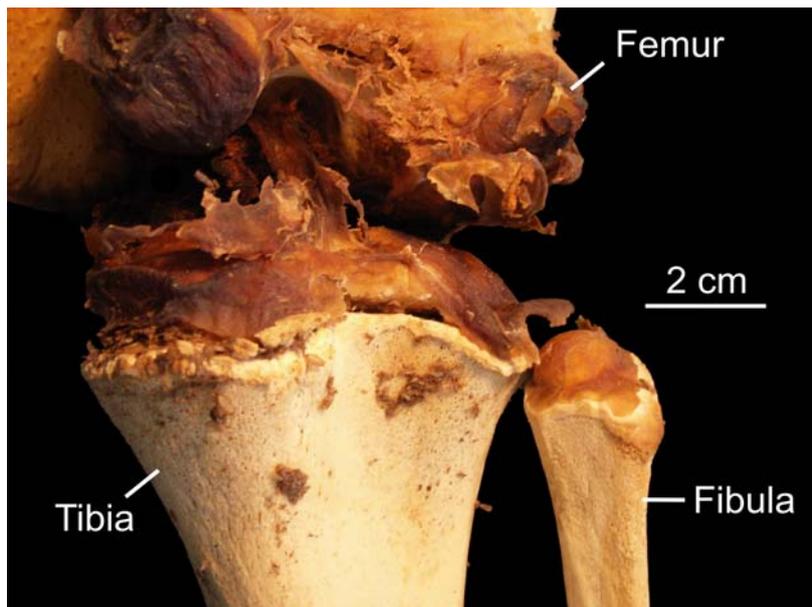


Abbildung 4-66: *Odobenus rosmarus* (ZMB 42098). Proximale Enden von rechter Tibia und Fibula in Artikulation mit dem Femur. Lateralansicht. Im Gegensatz zu den anderen Pinnipeden Gruppen ist die Fibula mobil.

Der Tarsus (Abbildung 4-67) besteht wie bei allen Pinnipedia aus acht Elementen. Der Talus besteht aus einem Corpus tali, welches proximal nicht über die Trochlea tali herausreicht. Die Trochlea tali verläuft schräg in distolateraler Richtung. Die laterale Gelenkfläche der Trochlea artikuliert mit der Gelenkfläche des Malleolus medialis und entspricht etwa 30% der Articulatio tarsocruralis (vgl. Fibula, BISAILLON & PIÉRARD 1981). Das Caput tali steht zum Corpus tali in einem Winkel von etwa 150°. Das Caput tali ist aus dorsoplantarer Sicht abgeflacht und hat eine konvexe Facies articularis navicularis (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Der Calcaneus von *Odobenus* ist dorsoplantar abgeflacht. Er ähnelt dem der Otariidae, ist in seiner Mitte aber weniger eingeschnürt. Bei den Phocidae weist der Calcaneus keine Einschnürung auf (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Das Sustentaculum tali hebt sich kaum vom Knochen ab. Bei den Otariidae ist es besser entwickelt als bei *Odobenus*, bei den Phocidae gar nicht vorhanden (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Das Tuber calcanei überragt den Talus proximal. Distal am Lateralrand des Calcaneus befindet sich ein Fortsatz, der von zwei Sehnenrinnen durchsetzt ist. Die erste tiefe und enge Rinne am lateroplantaren Rand gibt Durchlass für die Sehne des M. peroneus longus, eine weiter dorsal liegende Rinne für die Sehne der Mm. peroneus brevis et extensor digitorum lateralis (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Os tarsale III ist distal von Os tarsale IV durch einen Canalis tarsi getrennt (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die Ossa metatarsalia nehmen in der Reihenfolge V, I, IV, III, II an Größe ab. Corpus und Basis des Metatarsus I ist dorsoplantar abgeflacht. Bei den restlichen vier Metatarsalia ist der Corpus zylindrisch und die Basen transversal komprimiert. Die Facies articularis tarsea der drei lateralen Metatarsalia sind konvex, die der beiden medialen konkav

(BISAILLON & PIÉRARD 1981). Die Dicke und Länge der Phalanges proximales nimmt in der Reihenfolge V, I, IV, II, III ab, die der Phalanges mediae in der Reihenfolge V, IV, II, III. Alle Phalangen sind dorsoplantar abgeflacht und werden nach distal graduell schmaler. Die Phalanges distales I und V sind größer als die der mittleren Zehen, welche in etwa die gleiche Größe haben (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Digitus V ist am längsten, gefolgt von Digitus I (MURIE 1871). Wie in der Manus haben auch die Digiti pedes distal knorpelige Verlängerungen, die 1/5 der Flossenlänge entsprechen (KING 1983, FAY 1985, Abbildung 4-68).

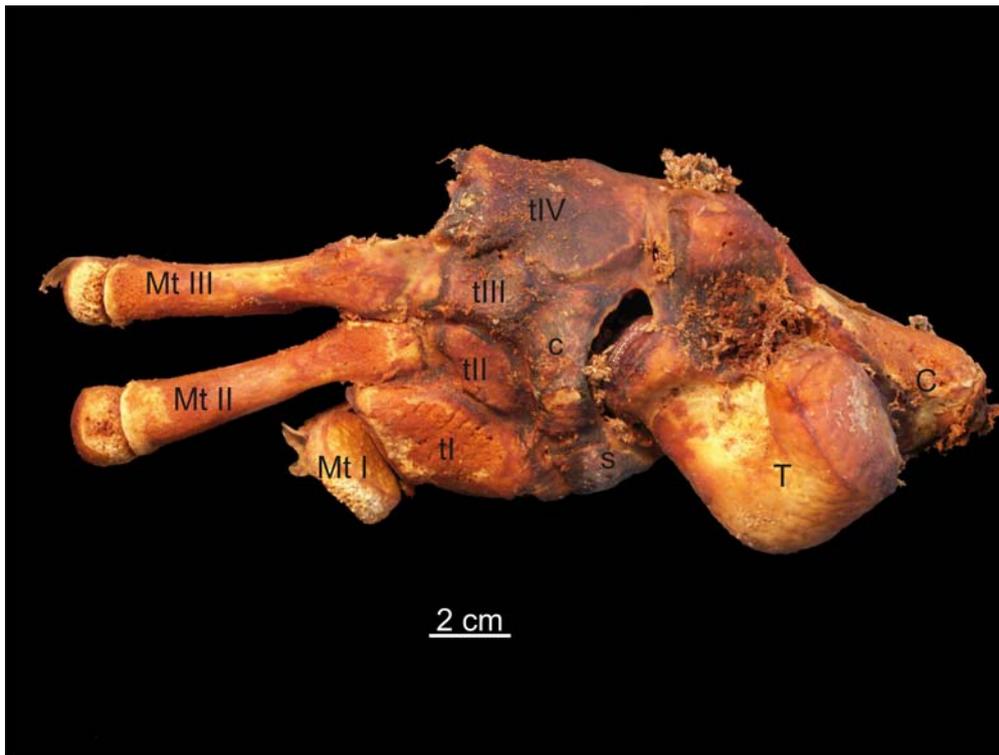


Abbildung 4-67: *Odobenus rosmarus* (ZMB 42098). Tarsus und Metatarsalia, rechts. Dorsalansicht. T Talus, C Calcaneus, c Centrale, tI-tIV Tarsale I-IV, s Os sesemoideum, Mt Metatarsus; Mt I nur proximale Epiphyse



Abbildung 4-68: *Odobenus rosmarus* (ZMB 77255M). Phalanges distales. Dorsalansicht. An der Phalanx distalis rechts im Bild befindet sich noch der Fußnagel.

Die Knochenstruktur von *Odobenus* variiert von einer weitmaschig spongiösen Struktur mit minimaler Kompaktabeteiligung im Skelett des Stützapparates über ausgeprägte Kompaktaanteile in einigen Röhrenknochen wie Femur oder Ulna zu einer pachyostotischen Knochenstruktur im rostralen Schädelbereich. Dies ist ein Charakteristikum der Gattung und einmalig unter den Mammalia (KAISER 1972). „Die Knochenstruktur unterscheidet sich von der zarten Struktur der Phocidae und der massiven der Otariidae“ (KAISER 1972, S. 464; OWEN 1853).

4.4.2 Bezug zu den Bewegungskategorien

Die Wirbelsäule von *Odobenus* ähnelt in ihrem Aufbau der der Phocidae, zeigt jedoch auch einige Merkmale der Otariidae (PIERCE *et al.* 2011). So sind die Laminae wie bei den Phocidae viel breiter als bei den Otariidae, was einen größeren Widerstand gegen Hyperflexion vermuten lässt (PIERCE *et al.* 2011). Die Länge der Centra nimmt von anterior nach posterior graduell, aber nur schwach zu, so dass *Odobenus* im Vergleich mit den anderen Pinnipedia hinsichtlich der gesamten Thoracolumbarregion die kürzesten Centra aufweist. Dies führt zu steifen und stabilen Intervertebralgelenken (PIERCE *et al.* 2011). Gleichzeitig sind jedoch die Zwischenwirbelabstände (I-ZL Inter-zygapophysyal length, sic, PIERCE *et al.* 2011, S. 504) von anterior nach posterior im Vergleich zu den anderen Pinnipedia größer, was wiederum auf eine hohe Beweglichkeit der Zwischenwirbelgelenke (Articulationes zygapophysiales) in der Thoracolumbarregion hindeutet. Trotz steifer Intervertebralgelenke nutzt *Odobenus* im Wasser überwiegend einen Antrieb via Oszillationsbewegungen der Hinterextremitäten. Nach PIERCE *et al.* (2011) sollen die langen, überlappenden Processus articulares den nötigen Bewegungsumfang für diesen Antriebsmodus liefern. Die durch die kurzen Centra passiv steife Wirbelsäule kann helfen,

während der Nahrungssuche am Meeresboden eine nahezu vertikale Position des Tieres in der Wassersäule über längere Zeit aufrechtzuerhalten (PIERCE *et al.* 2011).

Besonders am lumbosacralen Übergang ermöglicht der weite Abstand zwischen den Processus articulares caudales von L6 und den Processus articulares craniales des Sacrum einen hohen Rotationsspielraum der Wirbelsäule. Noch stärker ausgeprägt ist dieses Merkmal am letzten Lumbalwirbel und Sacrum der Otariidae, deutlich weniger bei den Phocidae (PIÉRARD & BISAILLON 1983). Da die Hinterextremitäten wie bei den anderen Pinnipedia bis zu den Fußknöcheln in die Körperkontur eingeschlossen sind (KING 1983), hängt diese große Beweglichkeit am lumbosacralen Übergangsbereich möglicherweise mit der Stützfunktion der Hinterextremitäten während der Landlokomotion von *Odobenus* wie auch der Otariidae zusammen. Durch eine Rotationsbewegung zwischen dem letzten Lendenwirbel und dem Sacrum kann die Schrittlänge der Hinterextremitäten erhöht werden, obwohl der Abstand zwischen den Fußknöcheln durch das Integument begrenzt ist.

Odobenus hat wie die Phocidae beide entlang der Thoracolumbarregion signifikant längere Hebelarme der Processus transversi als die Otariidae. Möglicherweise weist dies auf eine steifere Wirbelsäule bei *Odobenus* und den Phocidae bei gleichzeitiger Erzeugung einer größeren Hebelkraft für horizontale Bewegungen hin (PIERCE *et al.* 2011). Die Processus transversi dienen wie die Processus spinosi als knöcherne Hebel für die Epaxialmuskulatur und zwar für Bewegungen in dorsolateraler (Bsp. M. iliocostalis) und ventrolateraler (Bsp. M. quadratus lumborum) Richtung. Je länger der Hebelarm der Processus transversi, desto größer die Hebelwirkung der Muskeln. Gleichzeitig wird die Wirbelsäule aber in der Horizontalebene steifer. Diese passive Versteifung ist wiederum die Folge einer größeren Muskelmasse, welche das Flächenträgheitsmoment des Wirbelkörpers (PIERCE *et al.* 2011) und damit auch die Biegesteifigkeit der Wirbelsäule erhöht. Für die Processus spinosi ähneln die Hebelarmlängen in der anterioren Thoracalregion denen der Otariidae, während sie im posterioren Wirbelsäulenbereich die der Phocidae widerspiegeln. Die Ähnlichkeit des Lendenbereichs von *Odobenus* und den Phocidae deutet auf einen vergleichbaren Grad an sagittaler Bewegung hin (PIERCE *et al.* 2011). Die Analogie im anterioren Thoracalabschnitt mit den Otariidae und die damit zusammenhängende Hebelwirkung der ansetzenden Muskeln hängt vermutlich zum einen mit dem zwar seltener eingesetzten Vorderextremitätenantrieb im Wasser, zum anderen mit der Landlokomotion zusammen, bei welcher den Vorderextremitäten wie bei den Otariidae eine Stützfunktion zukommt. Dorsal erfolgt die Aufhängung der Schulterextremität bei den Theria insbesondere über den M. rhomboideus. Auch der M. trapezius, welcher den Margo dorsalis der Scapula fixiert, verbindet die Vorderextremität mit der anterioren Wirbelsäule und ist zudem an der

Protraktion und Abduktion der Gliedmaße beteiligt (FISCHER *et al.* 2010). Ebenfalls im Zusammenhang mit der Landlokomotion und wie bei den Otariidae wird durch die Höhe der Processus spinosi die Ansatzfläche der Epaxialmuskulatur, i.e. Mm. multifidi, interspinales, rotatores, spinalis et semispinalis, M. splenius und M. longissimus thoracis vergrößert. Diese Muskeln sind für die Kopf- und Halsbewegungen bei der Landlokomotion während des Cranialwärtssetzen der Extremitäten und insbesondere während des Vorwärtswerfen des Körpers („forward lunge“) bei adulten schweren Tieren ohne Stemmgang notwendig.

Der Schwanz ist bei *Odobenus* im Vergleich zu den anderen pinnipeden Gruppen nicht frei, sondern in Haut eingeschlossen, welche sich zwischen den beiden Fersen aufspannt und dem Uropatagium der Chiroptera vergleichbar ist (MURIE 1871, KING 1983, FAY 1985).

In der Vorderextremität befindet sich die Achselhöhle bei *Odobenus* wie bei den Otariidae etwa auf Mitte des Unterarms (KING 1983, BERTA & SUMICH 1999). Nach MURIE (1871) liegt sie weiter proximal auf Höhe des Ellenbogens. Eigene Beobachtungen zeigen, dass sich in Seiten-oder Rückenlage die Achselhöhle in etwa auf Höhe des Ellenbogens befindet, in Bauchlage oder im Stand jedoch in Richtung Unterarmmitte verlagert. Dies hängt vermutlich mit der dicken Haut und der darunterliegenden Blubberschicht zusammen, welche je nach Position durch die Gravitation beeinflusst wird. Fakt ist jedoch, dass wie bei den Otariidae auch ein deutlich größerer Bereich der Vorderextremität als bei den Phocidae frei und damit beweglich ist, was den Einsatz zum einen als Stützorgan bei der Landlokomotion, zum anderen als effizientes Antriebsorgan im Wasser begünstigt.

Die Fossa subscapularis, welche nahezu die gesamte Facies costalis der Scapula okkupiert, deutet auf einen starken M. subscapularis hin. Nach MURIE (1871) hat *Odobenus* wie auch die Otariidae einen M. episcapularis. Aufgrund seines Verlaufes bewirkt dieser Muskel wie der M. deltoideus Pars clavicularis eine Anteversion und Abduktion sowie Innenrotation im Schultergelenk. Auf der Facies lateralis weist die ausgeprägte Fossa supraspinata auf einen gut entwickelten M. supraspinatus hin, welcher an Extensionsbewegungen (DAVIS 1949) des Armes beteiligt ist (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Außerdem fixiert er gemeinsam mit den Mm. infraspinatus et subscapularis den Schultergürtel. Da die Vorderextremität bei *Odobenus* an Land eine tragende Funktion besitzt, lastet auf dem Schultergelenk eine große Gewichtskraft (bei einem Körpergewicht von bis zu 1700 kg, FAY 1985). Starke Mm. supraspinatus et subscapularis sowie die Ausbildung eines M. episcapularis halten den Oberarmkopf fest in der Gelenkpfanne.

Der Margo dorsalis, an welchem sich neben dem Ansatz des M. serratus auch die Ursprünge der Mm. teres major, infraspinatus, subscapularis et deltoideus befinden, ist kürzer als bei

den Otariidae. Dadurch hat im Vergleich zu letzteren der M. deltoideus bei *Odobenus* einen größeren Wirklinienwinkel, was weniger die Abduktion beeinflusst, jedoch zu einer schwächeren lateralen Rotation des Humerus führt (GORDON 1983). Auch der Wirklinienwinkel des M. teres major ist bei *Odobenus* größer als bei *Zalophus*, was die nutzbare Muskelkraft bei der einleitenden Retraktion des Humerus verringert (GORDON 1983). Desweiteren verlängert sich der Hebelarm für die posteriore Rotation der Scapula (gegen den Uhrzeigersinn für die rechte Scapula aus lateraler Sicht) für den M. serratus ventralis je länger der Margo dorsalis ist und demnach ist er bei *Odobenus* kürzer als bei den Otariidae (GORDON 1983). Ein kurzer Hebel ermöglicht eine hohe Muskelkraft. Da der M. serratus an der Rumpfaufhängung beteiligt ist, ist ein kurzer Hebelarm und die damit zusammenhängende hohe Muskelkraft notwendig, um dem großen Hebelarm der Körpergewichtskraft bei der Landlokomotion entgegenzuwirken.

Im Gegensatz zu den anderen pinnipeden Gruppen fehlt bei *Odobenus* die Crista deltopectoralis (GORDON 1983). Der M. deltoideus setzt zum einen proximal an der Lateralseite des Humerusschaftes an, außerdem an der hervorspringenden lateralen Tuberositas deltoidea sowie in Fasern des M. brachioradialis. Der M. pectoralis setzt an der Crista tuberculi majoris an (GORDON 1983). Der M. pectoralis ist Hauptmuskel für die Humerusadduktion und der M. deltoideus für die Abduktion des Humerus. Da die Ansatzstellen dieser Muskeln bei den Pinnipedia anterior der Humeruslängsachse liegen, bewirken ihre Hebelarme auch mediale und laterale Rotationen (GORDON 1983). Die bei *Odobenus* im Vergleich zu den Otariidae abweichenden Muskelansätze am Humerus verkürzen jedoch die Hebelarme für laterale und mediale Rotationen. Je kleiner die Hebelarme für mediale und laterale Rotationen sind, desto schwächer sind sie mit den Ad- und Abduktionsbewegungen gekoppelt. Diese Entkopplung bei *Odobenus* erhöht das Bewegungsrepertoire der Vorderextremitäten und vereinfacht Unterwassermanöver bei geringer Vortriebsleistung (GORDON 1983).

Das Tuberculum majus humeri überragt proximal das Caput und das Tuberculum minus (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Wie bei den Otariidae auch erweitert dies die Ansatzfläche für die Rotatorenmanschette oder Muskel-Sehnen-Kappe aus den Mm. deltoideus, infraspinatus, subscapularis et supraspinatus, welche das Schultergelenk umschließt. Außerdem vergrößert die nach proximal erhabene Lage des Tuberculum über dem Caput die Hebelarme dieser Muskeln für Protraktion und Humerusrotation im Vergleich zu anderen Tieren (ENGLISH 1974, BERTA & SUMICH 1999). Im Gegensatz zum Epicondylus lateralis ist der Epicondylus medialis stark entwickelt (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Das verlängert die Hebelarme der Mm. pronator teres, flexor carpi radialis, triceps brachii Caput mediale et flexor digitorum superficialis (HOWELL 1929, ENGLISH 1977), was den Kraftaufwand für die

nach caudal gerichteten Antriebsstöße der Vorderflossen während des Schwimmens reduziert. Denkbar ist auch ein Einfluss auf die Schubbewegung während des „forward-lunge“ bei der Landlokomotion.

Obwohl *Odobenus* zum Schwimmen überwiegend die Hinterextremitäten einsetzt, ist der Hebelarm für die Humerusadduktion relativ groß (GORDON 1983, Table 1). Die Adduktion ist notwendig in der "push-up"-Phase (Liegestütz) während der terrestrischen Lokomotion adulter Walrosse, die so ihren Körper nach cranial wuchten („forward lunge“) (GORDON 1981, GORDON 1983).

Die im Vergleich zu terrestrischen Carnivora weiter distal liegenden Muskelansatzstellen der Mm. pronator teres et brachioradialis am Radius von *Odobenus*, erlauben stärkere Pronations- und Supinationsbewegungen dieser Muskeln (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Der M. brachioradialis begünstigt zudem aufgrund seines Ansatzes an einer Tuberosität am Humerus kraftvolle Flexionsbewegungen des Unterarms (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Beim aquatischen Antrieb über die Vorderextremitäten bringen diese Bewegungen die Extremität in die jeweils günstigste Position während des Antriebs- und Rückstellschlags. Bei ersterem ist dadurch eine große Antriebsfläche durch Stellung der Manus senkrecht zur Bewegung möglich, bei letzterer wird die Fläche maximal reduziert, indem die Radialseite der Manus in Richtung der Bewegung gebracht wird. Die vergrößerte Antriebsfläche der quadratischen Handform von *Odobenus* erlaubt kräftige Antriebsbewegungen während des langsamen Schwimmens. Allerdings führt diese Form auch zu einer hohen Turbulenzbildung, welche Widerstände erzeugen, die für schnelles Schwimmen unvorteilhaft sind (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Außerdem könnten diese Turbulenzen den Auftrieb reduzieren. Gleichzeitig erhöhen die quadratische Form der Manus und der im Vergleich zu den Otariidae kurze Tragflügel die Manövrierfähigkeit von *Odobenus*. Insbesondere im Zusammenhang mit der Kopfüberposition während des Fressens können die Vorderflossen durch Ab- und Adduktionsbewegungen das Körperende vorwärts- und rückwärts bewegen und das Tier so um eine mediolaterale Achse durch seinen Körperschwerpunkt drehen (GORDON 1983). Die Bewegung nur einer Flosse ermöglichen auch Rotationsbewegungen des Körpers um die Längsachse (GORDON 1983).

Die Vorderextremität ermöglicht Pronationen und Supinationen zwischen Humerus und Antebrachium ist ein spitzer Winkel möglich und auch die Digiti können im spitzen Winkel nach dorsal flexiert werden (MURIE 1871). Starke Supinations- und Pronationsbewegungen helfen das große Gewicht des Körpers bei der terrestrischen Landlokomotion zu tragen und vorwärtszuziehen. Ein spitzer Winkel zwischen Humerus und Antebrachium entsteht unter

anderem beim Abliegen an Land mit eng am Körper angelegten Vorderextremitäten und Manus in Stützhaltung (Abbildung 4-69), ist insbesondere aber beim Schwimmen mit Hinterextremitätenantrieb von Vorteil, wenn durch das Anziehen der Vorderflossen an den Körper die Stromlinienform verbessert wird.

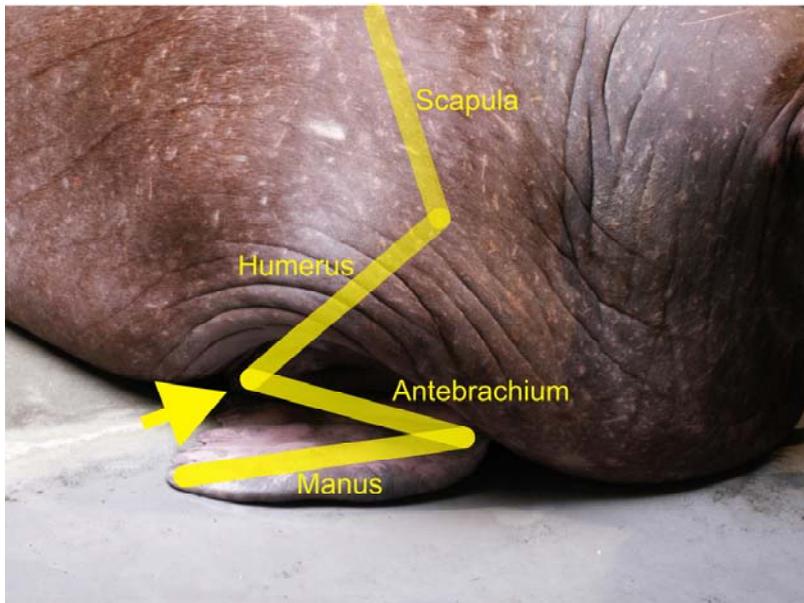


Abbildung 4-69: Spitzer Winkel der Ellenbeuge (Pfeil) bei *Odobenus rosmarus* (OV).

Die Hinterextremitäten ähneln in ihrer Anatomie, insbesondere in ihren Muskelansätzen denen der Otariidae (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Sie ermöglichen Rotations-, Pronations- und Supinationsbewegungen, sowie eine Ausrichtung nach caudal in Verlängerung der Körperlängsachse, können zur Landlokomotion aber auch mit der Plantarfläche auf dem Untergrund aufgesetzt werden (MURIE 1871).

Der Trochanter minor befindet sich bei *Odobenus* am Medialrand des Femurschaftes (BISAILLON & PIÉRARD 1981, GORDON 1983). An ihm setzen die Mm. iliopsoas et adductor brevis an, welche eine Flexion und Lateralrotation (M. iliopsoas) sowie die Adduktion des Femur (M. adductor brevis) bewirken. Im Vergleich zu den Otariidae ist der Hebelarm für die Femurflexion bei *Odobenus* 20% größer (GORDON 1983, Table 1). Der M. gracilis zeigt bei *Odobenus* einen breiteren Ansatz über die gesamte Tibialänge und auch die Ansätze der Mm. semimembranosus et semitendinosus sowie des M. sartorius sind breiter (MURIE 1871). Die bei adulten Tieren verschmolzenen Mm. semimembranosus et semitendinosus sowie die Mm. gracilis et biceps femoris bewirken eine Flexion des Crus. Bedeckt der Flexoransatz die Tibia über ihre volle Länge, entspricht der Hebelarm 100% der Tibialänge. Das ist bei *Odobenus* nicht nur für die Mm. semimembranosus et semitendinosus der Fall, sondern auch für den M. biceps femoris (GORDON 1983, Table 1). BISAILLON & PIÉRARD (1981) folgern aufgrund der mobilen Fibula bei *Odobenus* auf eine geringere Rolle der ischiocruralen

Muskulatur und dem M. biceps femoris bei der Beinrotation im Vergleich zu den Phocidae und Otariidae. Der M. sartorius mit seinem fleischigem Ursprung an der Spina iliaca ventralis cranialis bedeckt die gesamte Leiste und die Cranialfläche des Femur und setzt sowohl an der Patella als auch über eine Aponeurose (fascia, sic, S. 453) an der Medialseite der Articulatio genus an (MURIE 1871).

Die Sehnenrinnen am Malleolus medialis der Tibia für die M. tibialis caudalis et flexor digitorum medialis sind bei *Odobenus* und den Phocidae besser entwickelt als bei den Otariidae (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Diese Muskeln bewirken eine Plantarflexion und Supination des Fußes, wodurch dieser in die typische vertikale Antriebsposition zum Schwimmen gestellt wird (Abbildung 4-70). Die Sehnenrinnen verhindern ein Verrutschen der Muskelsehne und stabilisieren den dorsoplantaren Bewegungsablauf des Fußes während des Antriebs- und Rückstellschlags. Bei den Otariidae werden die Pedes im Wasser zum Steuern eingesetzt, was auch laterale Bewegungen erlaubt. Auch die Sehnenrinnen am Malleolus lateralis für die Mm. peroneus longus et brevis stehen im Zusammenhang mit dem Antriebsschlag der Hinterextremitäten. Diese Muskeln pronieren den Fuß und helfen bei der Plantarflexion.



Abbildung 4-70: Position der Pedes während des aquatischen Antriebs, *Odobenus rosmarus* (DH)

Der Antriebsschlag der Hinterextremitäten besteht beim Walross aus einer Extension im Hüftgelenk, einer Kniegelenksflexion sowie einer Extension im Fußgelenk. Im Vergleich zu den Otariidae sind die Hebelarme für Femurflexion und Unterschenkelflexion bei *Odobenus* größer (GORDON 1983).

Um während der Nahrungsaufnahme das anteriore Körperende durch Rotation um den Körperschwerpunkt am Meeresgrund zu bewegen, werden neben den Steuerbewegungen der Vorder- auch die der Hinterflossen eingesetzt. Die Hinterflossen arbeiten effizient als Ruder, um das Tier um eine gedachte Dorsoventralachse durch den Körperschwerpunkt nach rechts oder links zu drehen, können gleichzeitig aber auch Vortrieb erzeugen (GORDON 1983).

Am Pes beschränkt die Gestaltung der Trochlea tali bei *Odobenus* die Bewegungen der Articulatio tarsocruralis wie bei den Otariidae auf eine Ebene (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Der M. abductor hallucis bei *Odobenus* ermöglicht eine Greif- und Stützfunktion des Fußes (MURIE 1871).

Die Palmar- und Plantarflächen sind unbehaart, die Haut rau mit vielen Furchen (MURIE 1871) (Abbildung 4-71). Das verbessert möglicherweise die Ablösung der Manus und Pedes bei der Lokomotion auf glatten Untergründen aufgrund verringerter Reibungshaftung. Gleichzeitig erleichtert es das Klettern auf felsigem Untergrund, weil hierbei die Kontaktfläche zwischen Haut und rauher Gesteinsoberfläche erhöht wird. Bezüglich der Notwendigkeit über und zwischen den rauen, unebenen Flächen der Eisberge und -schollen zu klettern sind nach OWEN (1853) die Knochen und Muskeln der Vorder- und Hinterextremitäten bei *Odobenus* stärker entwickelt als bei den Phocidae.

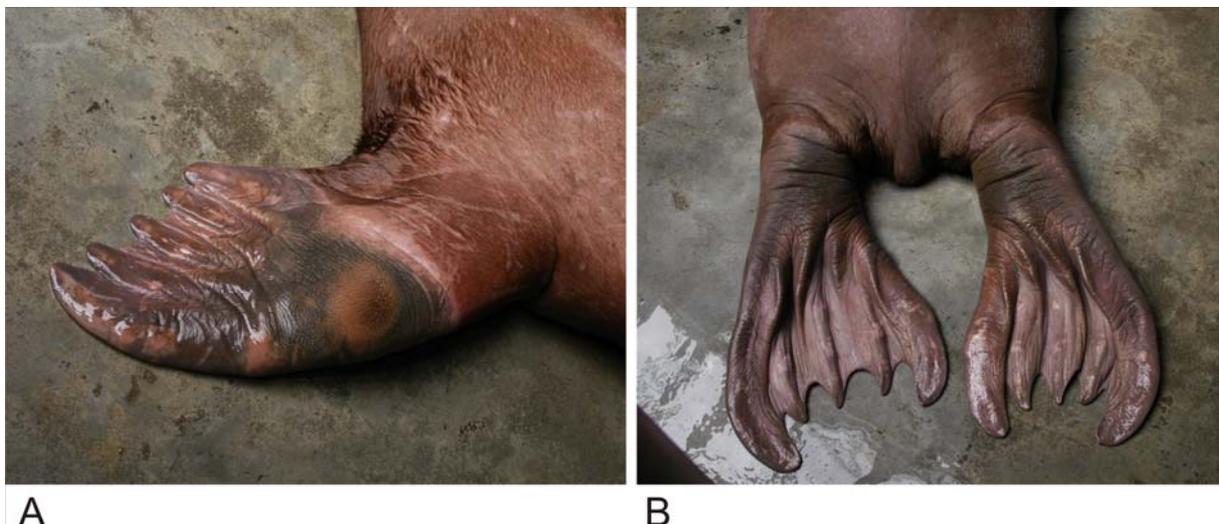


Abbildung 4-71: *Odobenus rosmarus* (OV). Volarflächen. A) Palmarfläche der linken Manus bei Rückenlage des Tieres. B) Plantarflächen der Pedes. Beim Ruhen in Bauchlage sind die Plantarflächen im Gegensatz zu denen der Otariidae nach dorsal gerichtet.

Ergebnisse

5. Rekonstruktion der Vorkonstruktion(en)

5.1. Anatomische Anforderungen an die Vorläuferkonstruktion(en)

Um die anatomischen Anforderungen an eine oder mehrere Vorläuferkonstruktionen der Pinnipedia zu stellen, müssen zunächst grundlegende Betrachtungen zur Lage des Körperschwerpunktes, den anatomischen Gegebenheiten der terrestrischen im Vergleich zu den aquatischen Mammalia und die Möglichkeiten ihrer Antriebserzeugung im Wasser erfolgen.

Bei der Mehrheit der terrestrischen Mammalia befindet sich der Körperschwerpunkt in Ruhe und auch bei der Fortbewegung unabhängig von der Extremitätenlänge etwas cranial der Mitte der Körperlängsachse (Abbildung 5-1). An Land bewegen sich diese Mammalia bei langsamen und mittleren Geschwindigkeiten in symmetrischen Gangarten vorwärts, bei denen auf die Bewegung einer Vorderextremität immer die einer der Hinterextremitäten folgt und bei denen Symmetrie der beiden Hälften des Schrittzklus vorliegt (GAMBARYAN 1974). Gehen ist eine symmetrische Gangart mit Zwei- und Dreibein-Stützen. Die stabilste Gangart ist der langsame Schritt, da sich der Körperschwerpunkt immer innerhalb des durch die Dreibeinstütze aufgezogenen Stützdreiecks („triangle of support“, SLIJPER 1946, S.20) befindet. Beschleunigung dieser Gangart führt zum Verschwinden der Dreibein-Stützphasen während des Schrittzklus und zum Übergang zum schnellen Gehen und Traben (GAMBARYAN 1974). Dabei ist Stabilität nur dann gewährleistet, wenn sich die Fußabfolge nach dem diagonalen Muster (RV, LH, LV, RH...) richtet. Als schnellste Gangart zeigen alle Carnivora wie viele andere Mammalia (Insectivora, Rodentia, Suidae, Tragulidae, Marsupialia) einen Sprunggalopp (Abbildung 5-2). Es handelt sich hierbei um eine asymmetrische Gangart, bei welcher sich die Wirbelsäule abwechselnd maximal streckt und beugt, was eine große Beweglichkeit insbesondere im mittleren Bereich der Thoracalwirbelsäule und eine gut entwickelte Spinalmuskulatur voraussetzt (SLIJPER 1946). Bei allen Gangarten an Land wird Hauptvortrieb über die Hinterextremitäten erzeugt. Diese geben einen Impuls auf die Wirbelsäule, welche über Muskeln und Ligamente auf die eine Vorderextremität verschoben wird, während die andere Vorderextremität zeitgleich cranialwärts bewegt wird (SLIJPER 1946).

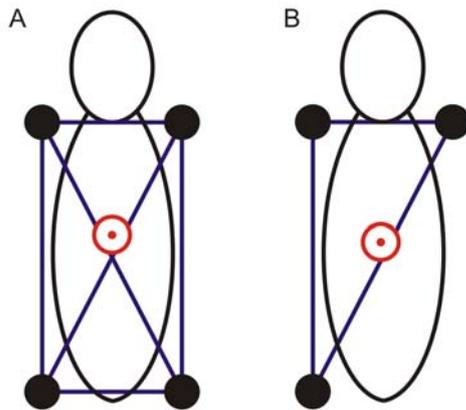


Abbildung 5-1: Körperschwerpunkt terrestrischer Mammalia bei A) Vierbeinstütze und B) Dreibeinstütze

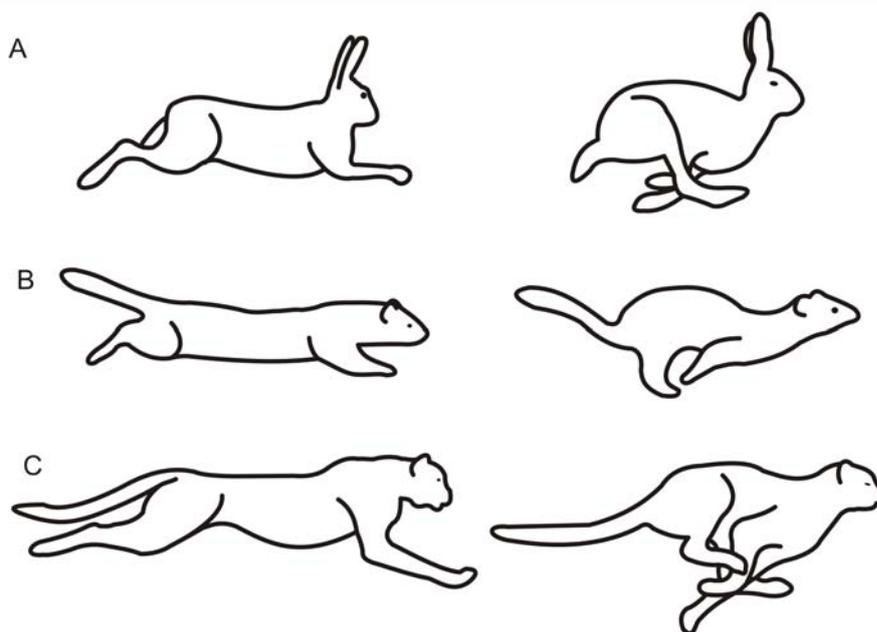


Abbildung 5-2: Sprunggalopp bei A) Feldhase, B) Hermelin und C) Gepard mit jeweiliger Streck- und Flexionsphase.

Schwimmen erfolgt bei den meisten terrestrischen Mammalia durch Gehbewegungen mit allen vier Extremitäten („walking-swimming“, SLIJPER 1946, S. 70). Arbeiten von DOUTT (1954) und MCMANUS (1970) beschreiben beispielsweise die Schwimmbewegung des Opossums *Didelphis* als Pass und schrittähnliche Bewegung mit Einsatz aller vier Extremitäten. Bei beiden Schwimmweisen sind die Finger bzw. Zehen der Vorder- und Hinterextremität während des Antriebsschlags weit gespreizt und nach „unten“ gerichtet („downward“, MCMANUS 1970, S. 148). Während des Rückstellschlags sind die Finger bzw. Zehen gebeugt (MCMANUS 1970). Nach FISH (1993a) ist der an Land durch ausgedehnten Fußkontakt und Phasen mit Dreibeinstütze sehr stabile Schritt für die aquatische

Vortriebserzeugung aber zu langsam. Da der Auftrieb die Stabilität eines Tieres im Wasser beeinflusst (FISH & STEIN 1991), darf beim Schwimmen die Antriebsphase kürzer sein als die Rückstellphase ohne dabei Stabilität einzubüßen. Bei einer kurzen Antriebs- und langen Rückstellphase werden große Schubkräfte erzeugt und die Wasserwiderstandskräfte reduziert, wodurch die Effizienz des Vortriebs verbessert wird (FISH 1984, *Ondatra*). *Didelphis* schwimmt deshalb mit einem quadrupeden Paddelschlag ähnlich dem langsamen bis schnellen Trab an Land (FISH 1996a), was die notwendige Geschwindigkeit für ein wirkungsvolles Paddeln bereitstellt (FISH 1993a). Auch DAGG & WINDSOR (1972) beschreiben den quadrupeden Paddelantrieb als synchrone Bewegung zweier diagonal liegender Extremitäten wie beim Trab. Einen quadrupeden, alternierenden Paddelantrieb findet man bei großen Mammalia (Katzen, Skunks usw.) und solchen mit kurzem Schwanz. Semiaquatische Mammalia oder Mammalia, die sich an Land hüpfend fortbewegen wie Kaninchen oder Chinchillas nutzen im Wasser einen synchronen Antriebsmodus (DAGG & WINDSOR 1972). Wie auch an Land entsteht der Hauptvortrieb beim quadrupeden Paddeln aufgrund der Schwerpunktlage über die Hinterextremitäten, die den Körper im Wasser vorwärts schieben. Die Vorderextremitäten produzieren beim quadrupeden Paddeln neben dem Vorwärtzug auch Auftrieb, wodurch die Nasenöffnung für eine kontinuierliche Atmung über Wasser gehalten wird (FISH 1996b).

Semiaquatische Mammalia kann man aufgrund ihrer anatomischen Modifikationen in drei verschiedene Konstruktionstypen unterteilen (vgl. Kapitel 2.2).

I. Beckenüberbaute Konstruktion:

Dieser Konstruktionstyp entspricht dem Großteil der semiaquatischen, aber auch dem Bautyp einiger terrestrischer Mammalia. Hier sind die Hinterextremitäten länger und stärker entwickelt als die Vorderextremitäten. Viele semiaquatische Rodentia wie *Castor*, *Ondatra* (MIZELLE 1935) oder *Hydromys* (FISH & BAUDINETTE 1999), einige Insectivora, aber auch der Schwimmbeutler *Chironectes* (FISH 1993a) zeigen diesen Körperbau. Die im Vergleich zu den Vorderextremitäten längeren, stärker entwickelten und oftmals auch durch Schwimmhäute oder Haare versehenen Zehen der Hinterextremitäten verdrängen deutlich mehr Wasser als die Vorderextremitäten, die beim Schwimmen häufig passiv an den Körper angelegt werden. Beim Schwimmen wird Vortrieb in dieser Konstruktion also automatisch über die Hinterextremitäten erzeugt. Ein wasserabweisendes Fell, Eigenschaft vieler semiaquatischer Mammalia, erzeugt zudem ausreichend Auftrieb, um die Nasenöffnungen oberhalb der Wasseroberfläche zu halten ohne zusätzliche Kräfte

aufbringen zu müssen. Außerdem werden Störungen zwischen Vorder- und Hinterextremitäten während des Schlagzyklus verhindert, was die Schwimmleistung steigert (FISH 1993a, *Chironectes*). Steuern erfolgt bei beckenüberbauten Formen normalerweise mithilfe des Schwanzes. Nach DAGG & WINDSOR (1972) nutzen viele kleine Mammalia mit langem Schwanz (Mäuse, Ratten, Springmäuse) einen alternierenden Paddelantrieb mit den Hinterextremitäten.

II. Schulterüberbaute Konstruktion:

Dieser Konstruktionstyp ist wesentlich seltener als die beckenüberbaute Konstruktion. Hier sind die Vorderextremitäten größer und stärker entwickelt als die Hinterextremitäten. Als Beispiel ist der Eisbär *Ursus maritimus* aufzuführen. Im Wasser wird Vortrieb durch Zug über die Vorderextremitäten erzeugt. Gesteuert wird mit den Hinterextremitäten, die ansonsten passiv nachgezogen werden. Zeitweise werden auch alle vier Extremitäten zur Antriebserzeugung eingesetzt, wie es während des Schwimmens bei den restlichen Ursidae der Fall ist. Die Hauptvortriebsleistenden Extremitäten bleiben aber die des Schultergürtels. Auch die Fledermäuse (Chiroptera) setzen beim Schwimmen ihre Vorderextremitäten ein, allerdings über einen synchronen Ruderschlag (DAGG & WINDSOR 1972). Aufgrund der Flugmuskulatur und Vorderextremitäten mit stark verlängerten Digiti, zwischen denen sich Flugmembranen aufspannen, kann man diese Tiere ebenfalls als schulterüberbaut bezeichnen. Flugmembranen zwischen Hand- und Fußgelenken vergrößern die Auflagefläche des Tieres und halten es beinahe selbsttätig auf der Wasseroberfläche. Im Gegensatz zum Eisbären tauchen Fledermäuse jedoch nicht. Ein Paddelantrieb mit den Vorderextremitäten ist sonst nur noch von Mammalia aus der Gruppe der rumpfflexiblen Konstruktionen dokumentiert, nämlich den Ottern (*Lutra*), dem Iltis (*Mustela putorius*) und Frettchen (*Mustela putorius furo*; FISH & BAUDINETTE 2006).

Das Schnabeltier *Ornithorhynchus* erzeugt auch Vortrieb über Ruderbewegungen der Vorderextremitäten, allerdings alternierend (HOWELL 1937). Da aber die Hinterextremitäten etwa doppelt so lang sind wie die Vorderextremitäten, die dagegen kräftiger gebaut sind (HOME 1802), kann man hier nicht von einer schulterüberbauten Konstruktion sprechen. Außerdem enthält der Schultergürtel der Monotremata wie der einiger fossiler Gruppen der Mammalia im Gegensatz zu dem der Theria Knochen wie die Interclavicula und das Coracoid, die sich ansonsten nur bei Reptilien und Vögeln finden. Die Monotremata behalten dadurch bei der Landlokomotion eine Spreizstellung der Extremitäten wie bei den Reptilien bei und

der Humerus überträgt sowohl einen medialen als auch einen vertikalen Kraftvektor auf den Schultergürtel (POLLY 2007). Dies wird auch beim Ruderantrieb während des Schwimmens beibehalten.

Energetisch betrachtet ist ein Vorderextremitätenantrieb günstiger als quadrupedes Paddeln, da weniger Muskeln eingesetzt werden. Im Vergleich zum Hinterextremitätenantrieb wird jedoch mehr Energie aufgewandt, da die Wasserströmung entlang des caudalen Rumpfabschnitts durch die von der Antriebsbewegung der Vorderextremitäten erzeugte Wirbelschleppe abgerissen wird (FISH & BAUDINETTE 2006).

III. Rumpfflexible Konstruktion

Beim quadrupeden Paddeln kann die gesamte Antriebswirkung aufgrund physikalischer Störungen zwischen Vorder- und Hinterextremitäten reduziert sein (FISH 1993a). Durch eine Verkürzung der Extremitäten relativ zur Körperlänge oder einer Verlängerung des Körpers respektive lassen sich solche Störungen vermeiden. Rumpfflexible Konstruktionen zeigen diese morphologischen Charakteristika, d.h. einen langgestreckten, flexiblen Rumpf und kurze Extremitäten. Mammalia, die einen solchen Bautyp aufweisen gehören zu den Mustelidae, Herpestidae und Viverridae. Zu den Schwimmweisen der Herpestidae (*Atilax paludinosus*) und Viverridae (*Cynogale*, *Diplogale*, *Osbornictis*) existieren leider keine Berichte. Die rumpfflexiblen Mustelidae nutzen neben dem bereits erwähnten Paddeln über die Vorderextremitäten auch quadrupedes Paddeln (*Lutra canadensis*, FISH 1994; *Mustela vison*, WILLIAMS 1983a), alternierendes oder synchrones Paddeln über die Hinterextremitäten sowie dorsoventrale Undulation von Rumpf und Schwanz (*Lutra canadensis*; FISH 1994). Gesteuert wird über Rumpfbewegungen im Zusammenspiel mit den Extremitäten (FISH 1994) oder bei der Vortriebserzeugung durch die Hinterextremitäten mithilfe der Vorderextremitäten (TARASOFF *et al.* 1972).

Der Seeotter, *Enhydra lutris* (Mustelidae), steht in Körperbau und Schwimmstil zwischen rumpfflexibler und beckenüberbauter Konstruktion. Allein seine Pedes sind etwa so lang wie Manus und Antebrachium zusammen (HOWARD 1975) und mit Schwimmhäuten versehen. Er nutzt in Verbindung mit synchronen Schlägen der vergrößerten Pedes eine dorsoventrale Undulation zum Antrieb (TARASOFF 1972, WILLIAMS 1989). Auch alternierende Schläge der Hinterextremitäten wurden erfasst (WILLIAMS 1989, eigene Beobachtungen). Vorderextremitäten und Schwanz leisten keinerlei Beitrag zum Vortrieb.

Semiaquatische schulter- und beckenüberbaute Mammalia nutzen zur Vortriebserzeugung einen bipeden Paddelantrieb. Beim bipeden Paddeln wird der vierbeinige Gang entweder auf die Hinter- oder Vorderextremitäten verlagert, wodurch wie bereits bei den semiaquatischen Konstruktionstypen erwähnt, mechanische und hydrodynamische Störungen zwischen den ipsilateralen Extremitäten reduziert werden (FISH 1993a). Außerdem wird ein Extremitätenpaar zur Stabilisierung der Fortbewegung, Verbesserung der Wendigkeit, für die taktile Reizaufnahme sowie Nahrungserwerb und -verarbeitung frei. Im Zusammenhang mit dem bipeden Paddeln kommt es zu Spezialisierungen der Extremitäten, um den Vortrieb und die Stabilität im Wasser zu erhöhen. Dazu zählen die Entwicklung eines kurzen und robusten Stylopodiums, Verlängerung der Digiti, Erhöhung der antreibenden Autopodienfläche durch Schwimmhäute oder Haarsäume und erhöhte Knochendichte zur Auftriebskontrolle (FISH 1996b).

Auch im Aufbau des Haarkleides sind Unterschiede zwischen semiaquatischen und terrestrischen Formen zu verzeichnen. So beträgt die Haardichte bei der Ratte (*Rattus*) etwa 8.000 Haare/cm², bei besonders wärmegeämmten terrestrischen Mammalia wie der Wildkatze (*Felis silvestris*) bis zu 30.000 (KUHN *et al.* 2010) oder dem Polarfuchs (*Alopex lagopus*) bis 40.000 Haare/cm² (KUHN *et al.* 2010), dagegen die der semiaquatischen Mammalia wie der Bisam (*Ondatra zibethicus*) 11.000-49.000 Haare/cm² (KUHN *et al.* 2010), dem Eisbären (*Ursus maritimus*) bis 40.000 Haare/cm² (FRISCH *et al.* 1974), dem Europäischen Biber (*Castor fiber*) 30.000-38.000 Haare/cm² (KUHN *et al.* 2010), dem Eurasischen Otter (*Lutra lutra*) 70.000 Haare/cm² (KUHN *et al.* 2010) oder dem Seeotter (*Enhydra lutris*) gar 120.000-140.000 Haare/cm² (KUHN *et al.* 2010). Die Haare semiaquatischer Mammalia sind nicht nur dichter sondern auch deutlich feiner als die terrestrischer Arten. Desweiteren besteht der Hauptteil des Fells semiaquatischer Mammalia aus Sekundärhaaren (Wollhaaren), der Anteil der Primärhaare (Deckhaare) beträgt bei *Lutra* 1,26%, bei *Enhydra* sogar weniger als 1%, liegt bei den terrestrischen Mammalia (z.B. Fuchs, *Vulpes*) dagegen bei mindestens 5% (KUHN *et al.* 2010). Die Sekundärhaare (Unterfell) semiaquatischer Mammalia zeichnen sich zudem durch eine Vielzahl an Knicken und einer ineinandergreifenden Schuppenschicht benachbarter Haare aus (WILLIAMS *et al.* 1992, FISH *et al.* 2002, Abbildung 5-3). Dadurch schließt das Fell eine isolierende Luftschicht ein, welche das Tier einerseits vor kalten Temperaturen an Land und im Wasser schützt (TARASOFF 1972, FRISCH *et al.* 1974, OHATA *et al.* 1977), ihm andererseits positiven Auftrieb liefert und den Energieaufwand beim Schwimmen reduziert (FISH *et al.* 2002). Der Haaraufbau des Unterfells wirkt mechanisch als Feder und verhindert ein Enweichen der Luftschicht im Flachwasserbereich (SOKOLOV 1962, WILLIAMS *et al.* 1988, FISH *et al.* 2002).

Zudem trägt zur isolierenden Funktion des Fells und damit der Aufrechterhaltung des Lufteinschlusses auch das Vorhandensein einer gut entwickelten Medulla und Schuppen am Haarschaft der Deckhaare bei (TARASOFF 1972). Einem Eindringen von Wasser und damit Störung der eingeschlossenen Luftmenge wird auch durch das Zusammenspiel der hohen Haardichte und Wasseroberflächenspannung vorgebeugt (SOKOLOV 1962, 1982, WILLIAMS *et al.* 1992). Ist das Fell zusätzlich hydrophob, hat es sowohl an Land als auch im Wasser gute Isolierfähigkeit (FISH 2000). Im Vergleich zum Aufenthalt an der Luft verringert sich die Isolierfähigkeit des Fells jedoch im Wasser. Mit zunehmender Wassertiefe steigt der hydrostatische Druck, presst die Luftmenge im Fell zusammen und sorgt so für eine weitere Reduktion der Isolierfähigkeit (OHATA *et al.* 1977). Sehr schwimmfähige Mammalia mit großen Luftmengen im Pelz, sind zwar besser isoliert gegen die Kälte und das wärmeleitfähige Medium Wasser, benötigen jedoch mehr Energie, um tief zu tauchen und untergetaucht zu bleiben (FISH 2002). Wird das Fell beim Tauchen vollständig durchnässt (z.B. *Ursus maritimus*) muss der Reduktion der Fellisolierung durch periphere Gefäßverengung entgegengesteuert werden (FRISCH *et al.* 1974).

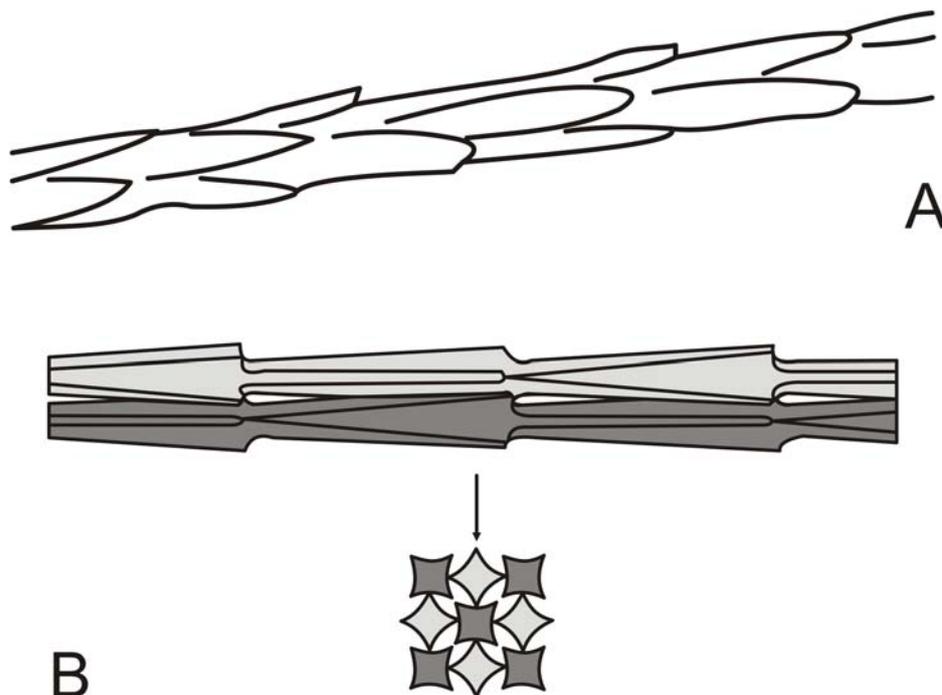


Abbildung 5-3: A) Haarstruktur von *Arctocephalus gazella* nach LIWANAG *et al.* (2012a). Die regelmäßig, längliche Schuppenstruktur findet man auch bei anderen Mammalia (z. B. Otter), bei denen das Fell zur Isolierung im Wasser dient. B) Funktion der Unterwolle von *Lontra canadensis* nach KUHN (2009) Die feinen Schuppen auf der Haaroberfläche ermöglichen ein Ineinandergreifen der einzelnen Haare und somit einen Lufteinschluss im Fell.

Unterhautfett ist im Vergleich zu Fell ein schwerer und schlechter Isolator und spielt bei der Isolierung terrestrischer Säuger keine Rolle, auch nicht in kalten Gebieten (SCHOLANDER *et al.* 1950). Beim Übergang zu einem voll aquatischen Lebensstil reduziert sich die Fellschicht oder geht sogar vollständig verloren und wird durch eine dicke Blubberschicht ersetzt. Mit Blubber verschwinden die hohen Energiekosten der Fellpflege. Er kann nicht verschmutzen, hat eine hohe Isolierwirkung in kaltem Wasser und kann als Energiequelle bei schlechtem Futterangebot genutzt werden. Außerdem ist Blubber auch mit steigender Wassertiefe inkompressibel, wodurch er eine stabile Auftriebsquelle ist (FISH 2000, IVERSON 2002).

Bei einem Einsatz der Extremitäten zum Antrieb im Wasser nutzen alle terrestrischen und semiaquatischen Mammalia diese entweder in parasagittaler (Paddeln, s. Kapitel 1.3) oder horizontaler Ebene (Rudern, s. Kapitel 1.3) und entweder alternierend oder synchron. In beiden Fällen wird durch die Extremitätenbewegung Vortrieb in Form von Zug oder Schub erzeugt („drag-based propulsion“, FISH 1996b, 2001). Die Bewegung besteht aus einem Antriebs- und einem Rückstellschlag, welche beide in der gleichen Ebene erfolgen. Beim Antriebsschlag sind die häufig mit Schwimmhäuten oder Haarsäumen versehenen Zehen maximal gespreizt, um eine möglichst große Verdrängungsfläche zu erzeugen und werden nach caudal geführt. Wasser wird so nach caudal beschleunigt und das Tier in die entgegengesetzte Richtung, d.h. nach cranial, bewegt. Während des Rückstellschlags wird der Fuß wieder zurück nach cranial geführt. Dabei fällt eine Zugkraft an, die keinen Beitrag zur Vortriebserzeugung leistet. Um den Vortrieb nicht zunichte zu machen, wird die Fläche des Fußes möglichst klein gehalten, indem die Zehen eng aneinandergelegt werden. Die Antriebswirkung, d. h. das Verhältnis von Nutzen zu Aufwand, der „drag-based propulsion“ liegt bei 33% (FISH 1996b).

Beim Übergang zu den aquatischen Mammalia verändert sich die Art des Vortriebs. Zug bzw. Schub wird nur noch als Nebenprodukt gebildet. Hauptverantwortlich für den Vortrieb ist eine Auftriebskraft, welche durch die als Tragflügel arbeitenden Flossen oder Fluken generiert wird. Der Auftrieb entsteht durch das Auf- und Abschlagen der Flosse in einem bestimmten Anstellwinkel, wodurch der auf den Tragflügel treffende Wasserstrom eine Impulsänderung verursacht, die wiederum eine Auftriebskraft in die entgegengesetzte Richtung bewirkt. Die Auftriebskraft (F_A) steht senkrecht zur vom Tragflügel zurückgelegten Bahn und kann in eine nach cranial gerichtete Schubkraft (V) aufgelöst werden (Abbildung 5-4). Um ausreichend Vortrieb zu erzeugen, muss der Anstellwinkel möglichst klein sein, da es ansonsten zu einem Strömungsabriss kommt (FISH 1996b, 2001). Bei dieser auftriebsbasierten Antriebsform („lift-based propulsion“, FISH 1996b, 2001) durch Oszillation wird während des gesamten Schlagzyklus des Tragflügels Vortrieb erzeugt. Diese Form der

Antriebszeugung findet man bei den Cetacea und Sirenia (Caudaloszillation, FISH 1996b, 2001), aber auch bei den drei rezenten pinnipeden Gruppen, den Otariidae (Pectoraloszillation, FISH 1996b, 2001), Phocidae (Pelvisoszillation, FISH 1996b, 2001) und *Odobenus*. Im Vergleich zum Rudern und Paddeln liegt die Antriebswirkung des auftriebsbasierten Antriebs bei über 80% (FISH 1996b) und es werden dabei bis zu fünfmal größere Kräfte erzeugt als bei der „drag-based propulsion“ (FISH 2001).

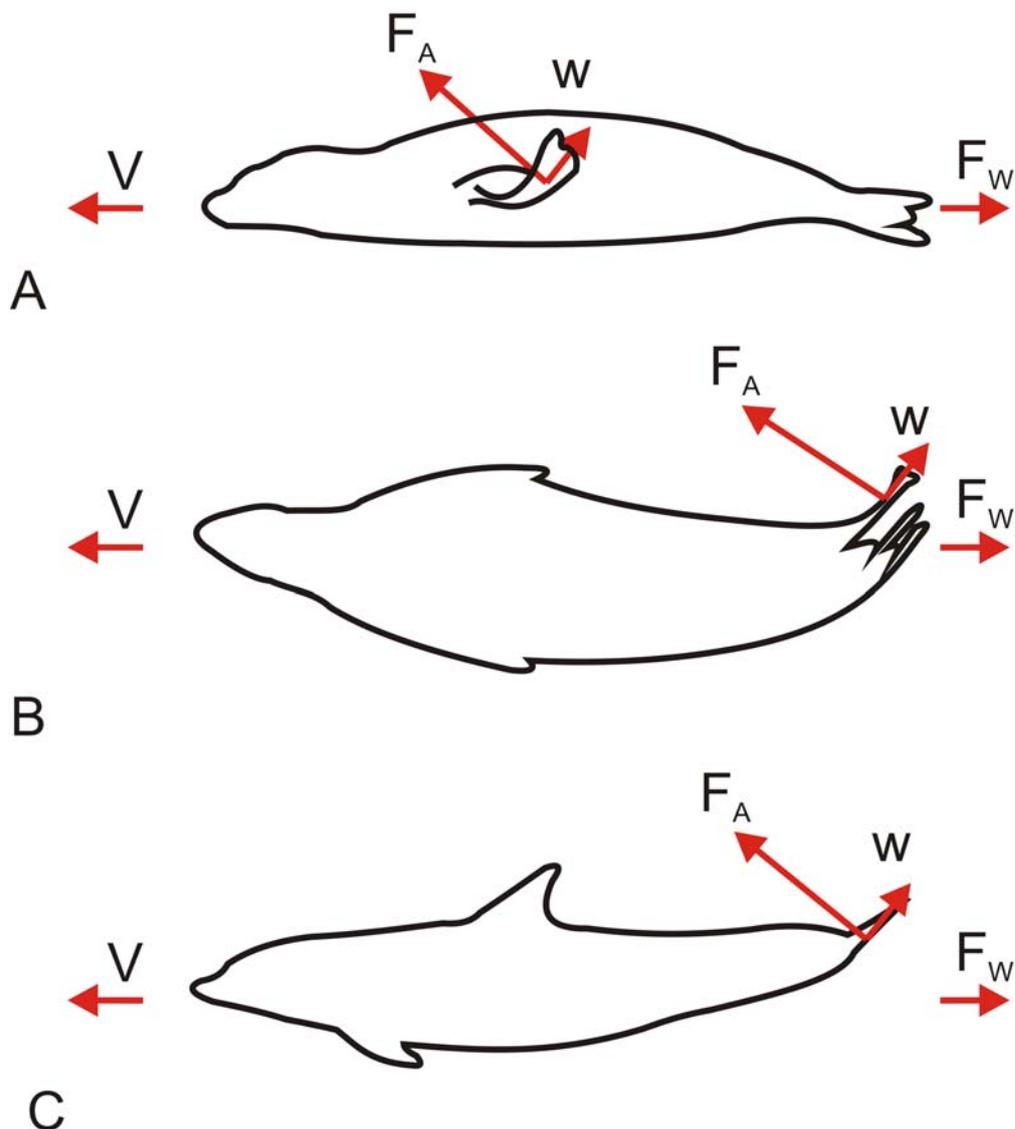


Abbildung 5-4: Am auftriebsbasierten Antrieb beteiligte Kräfte nach FISH (1996b). Die Auftriebskraft (F_A), die durch die Bewegung der Tragflächen entsteht, trägt zur Vortriebskraft (V) bei. Der mit dem Tragflügel verbundene Widerstand (w) entsteht aus Reibungs- und induziertem Widerstand und ist im Vergleich zur Auftriebskraft klein. F_w ist die Wasserwiderstandskraft, welche für die Fortbewegung überwunden werden muss. A) Otariidae von lateral. Die Vorderflosse agiert als Tragfläche. B)

Phocidae von dorsal. Die Hinterextremitäten haben Tragflächenfunktion. C) Cetacea von lateral. Die Tragfläche entspricht der Schwanzfloske.

Die Undulation von Rumpf oder Schwanz, lateral oder dorsoventral der semiaquatischen, rumpfflexiblen Mammalia, aber auch einiger Insectivora (*Potamogale*, *Limnogale*, *Desmana*, SLIJPER 1946) und Rodentia (*Ondatra*, SLIJPER 1946) liegt in seiner Effizienz zwischen den beiden beschriebenen Antriebsformen (FISH 1996b).

Im Folgenden werden denkbare Entstehungswege der unterschiedlichen oszillatorischen Antriebsmodi und die möglichen Zwischenstadien in der Evolution von einer verdrängungsbasierten zu einer auftriebsbasierten Antriebsform gezeigt. FISH (1996b, 2001) entwickelte ein Funktionsmodell als Rahmenbedingung für diese evolutionären Übergänge (Abbildung 5-5). Bei diesem Modell nimmt FISH (1996b) an, dass der terrestrische Vorläufer sich im Wasser zunächst über quadrupedes Paddeln durch alternierende Schläge wie die meisten terrestrischen Mammalia fortbewegte. Beim Übergang zu einer semiaquatischen Lebensweise kam es zu einer Verlagerung des quadrupeden Antriebs zu einem bipeden, alternierenden Paddelantrieb, entweder über die Vorder- oder die Hinterextremitäten.

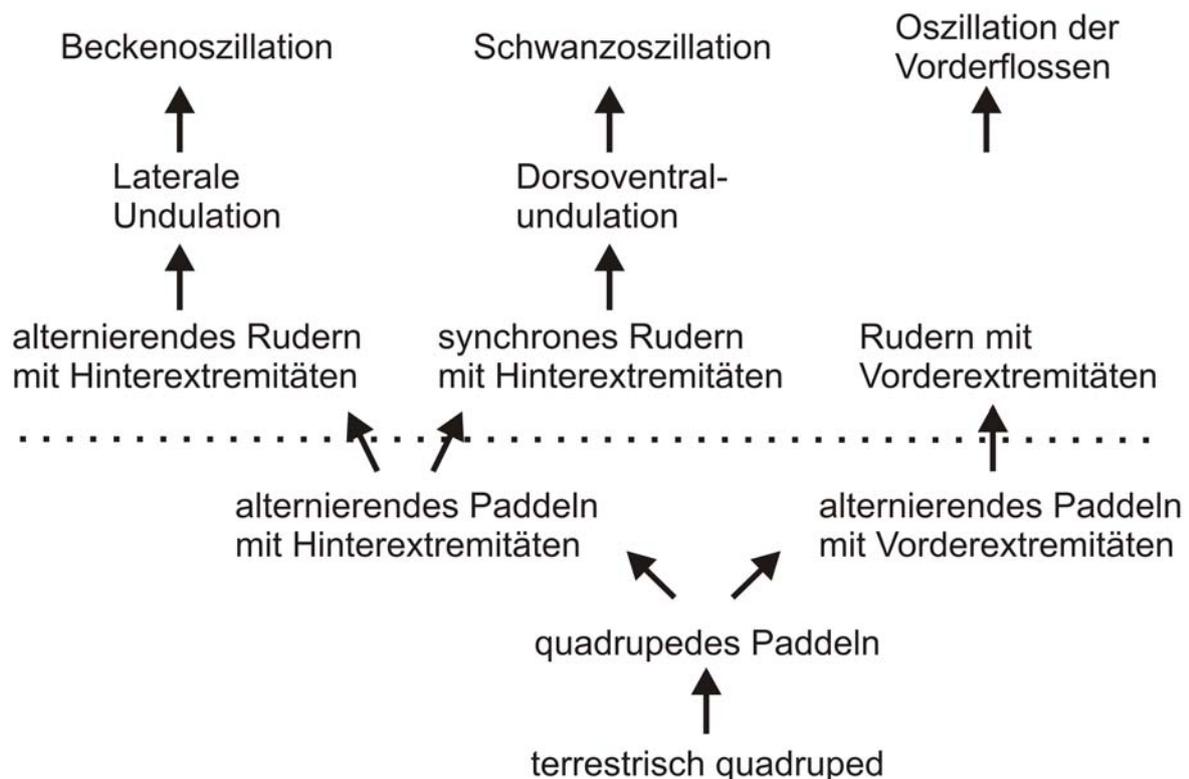


Abbildung 5-5: Entwicklung der verschiedenen aquatischen Antriebsmodi nach FISH (1996b). Bei den Antriebsmodi oberhalb der gestrichelten Linie ist das Tier untergetaucht, unterhalb der Linie an der Wasseroberfläche. Aus einem verdrängungsbasierten, quadrupeden Paddeln entstehen bipede Paddelmodi mit denen die Tiere an der Oberfläche schwimmen. Zum Abtauchen werden laterale

Komponenten benötigt, was zu ebenfalls verdrängungsbasierten Ruderantrieben führt, aus denen letztendlich auftriebsbasierte Antriebsformen entstehen.

Es wird angenommen, dass sich aus einem alternierenden Paddeln der Schulterextremität wie bei *Ursus maritimus* in einigen Evolutionslinien ein Ruderantrieb entwickelte, ähnlich dem von *Ornithorhynchus anatinus*. Dieser Antriebsmodus erfordert eine Neuorientierung der Extremitäten aus der vertikalen in die horizontale Ebene. Diese Neuorientierung der Antriebsorgane ist Voraussetzung für einen auftriebsbasierten Antriebsmodus über synchrone Schläge der Vorderextremitäten in Verbindung mit tragflächenähnlichen Strukturen sowie einer Änderung des Bewegungsablaufs. Der Übergang vom Rudern zur pectoralen Oszillation wie bei den Otariidae erfordert also noch eine Verlängerung der Extremität, mit welcher der Antriebsschlag nach caudoventral erfolgt (FISH 2001). Der Antriebsschlag von *Zalophus* hat nach FELDKAMP (1987) zwischen dem Antriebs- und Rückstellschlag eine klare Paddelphase. Da sich diese aber in der Horizontalebene abspielt, handelt es sich aber um eine Ruderphase (vgl. Kapitel 1.3).

Wie die pectorale Oszillation könnte sich auch die auftriebsbasierte Oszillation der Beckenextremität der Phocidae aus einer Ruderbewegung herleiten (FISH 1996b, 2001). Sowohl die Oszillation als auch der Ruderantrieb beinhalten ähnliche alternierende Bewegungen der Beckenextremität, mit Antriebs- und Rückstellphasen in der Horizontalebene. Die Bisamratte (*Ondatra zibethicus*) nutzt beim Tauchen alternierende Ruderbewegungen der Hinterextremitäten. FISH's Methode (1996b, 2001) geht von einer hypothetischen Zwischenform aus, welche neben dem Ruderantrieb der Hinterextremitäten auch laterale Rumpfundulation einsetzt. Allerdings gibt es für diesen Schwimmmodus keine rezenten Analoga. Der Antrieb der Phocidae mit den Hinterextremitäten als funktionelle Einheit analog zur Schwanzflosse der Fische ist bei genauer Betrachtung kein echter Axialantrieb. Während nämlich die eine Extremität einen Antriebsschlag durchführt, erfolgt mit der anderen zeitgleich ein Rückstellschlag. Es handelt sich damit um einen pseudoaxialen Antrieb (vgl. Kapitel 6.2).

Die Caudaloszillation der Cetacea und Sirenia entstand nach FISH (1996b, 2001) aus einem synchronen Paddeln der Hinterextremitäten und einer Rumpf- und Schwanzundulation als nächste Zwischenstufe. Dabei unterstützt und verstärkt eine starke Rückenmuskulatur die Antriebsschläge der Extremitäten. Eine solche Zwischenstufe wird durch die rezenten Otter (Lutrinae) repräsentiert, welche eine entsprechende Unterwasserlokomotion zeigen. Auch Fossilien früher Wale weisen auf eine Kombination aus Paddelbewegungen der Hinterextremitäten mit einer spinalen Undulation hin (THEWISSEN *et al.* 1994, THEWISSEN & FISH 1997). Der fossile Wal *Ambulocetus* zeigt, dass die Spinalundulation noch vor der

Entwicklung einer Fluke entstand (THEWISSEN *et al.* 1994). Caudalfluken erhöhen die Leistung der Undulationsbewegung in der letzten Übergangsform zum auftriebsbasierten Antrieb. Das Vorhandensein eines langen, kräftigen Schwanzes ist Voraussetzung für die Entwicklung dieses Schwimmmodus.

Aus asymmetrischen, terrestrischen Gangarten (FISH 2001), wie sie sowohl *Enhydra* als auch *Lutra* bei schneller Lokomotion an Land zeigen, können direkt auftriebsbasierte Oszillationsantriebe entstehen (Abbildung 5-6). Der Sprunggalopp der Lutrinae initiiert das Undulationsschwimmen durch starke synchrone Schläge der Vorder- und Hinterextremitäten, welche durch spinale Flexion verstärkt werden. Nach dieser anfänglichen Beschleunigung, nutzen die Otter nur die Hinterextremitäten zum Antrieb. *Enhydra* nutzt eine Spinalundulation in Verbindung mit synchronen Schlägen der vergrößerten Hinterextremitäten (FISH 2001).

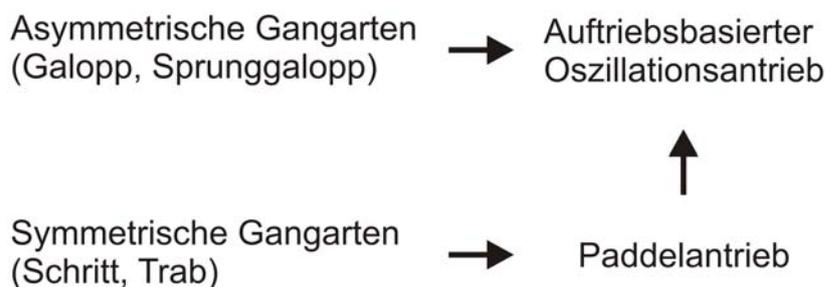


Abbildung 5-6: Direkter und indirekter Entstehungsweg zur Entwicklung auftriebsbasierter Oszillationsantriebe nach FISH (1996).

In Anlehnung an FISH's Modell kann sich eine beckenüberbaute Konstruktion mit Paddelantrieb auf dem Weg zu einer aquatischen Lebensweise über einen Ruderantrieb zu einer Konstruktion mit Beckenoszillation wie den Phocidae und eine schulterüberbaute Konstruktion mit Paddelantrieb über einen Ruderantrieb zu einer Konstruktion mit Vorderextremitätenoszillation wie den Otariidae weiterentwickeln. Eine rumpfflexible Konstruktion kann als evolutive Ausgangsform für beide Antriebsmodi dienen. Damit bietet die rumpfflexible Konstruktion von den drei beschriebenen semiaquatischen Konstruktionstypen die vielfältigste Umgestaltungsmöglichkeit. Aus einer rumpfflexiblen Konstruktion kann sich also ebenfalls ausgehend von einer paddelnden über eine rudernde Fortbewegung eine Vorderextremitätenoszillation oder Beckenoszillation entwickeln, wobei *Odobenus* beide Antriebsarten zeigt.

Aufgrund umfangreicher Fossilberichte und gut erhaltener Fossilien sind die Evolutionsabläufe der Cetacea (GINGERICH 2003) und Sirenia heute weitestgehend dokumentiert. So gibt es zahlreiche basale Walformen mit gut entwickelten, behuften

Extremitäten (z.B. *Ambulocetus*, BERTA & SUMICH 1999) und morphologischen Charakteristika landlebender Mammalia im Allgemeinen und der Artiodactyla im Besonderen (z.B. *Rodhocetus*, GINGERICH 2004). Diese Wale waren noch zur Landlokomotion fähig. Die Reduktion der Hinterextremitäten lässt sich anhand der Fossilien ebenfalls dokumentieren. Darüber hinaus stehen die Hippopotamidae als Schwestergruppe der Cetacea innerhalb der Artiodactyla fest (BERTA & SUMICH 1999, UHEN 2007, GINGERICH 2004). Ähnlich ist es bei den Sirenia. Auch hier finden sich tetrapode fossile Formen, denen eine Landlokomotion noch möglich war (z.B. *Pezosiren*, DOMNING 2001). Die Schwestergruppe der Sirenia sind die Proboscidae (BERTA & SUMICH 1999, UHEN 2007).

Im Gegensatz zu den gerade genannten marinen Gruppen ist der Fossilbericht der Pinnipedia mager und viele fossile Arten basieren auf der Beschreibung einzelner Schädelfragmente. *Enaliarctos*, der bis 2009 älteste bekannte Pinnipedimorpha, hat bereits robbenartige Merkmale wie Flossen, einen kurzen Schwanz und einen stromlinienförmigen Körper, der Schädel dagegen zeigt eher bärenartige Merkmale (BERTA & RAY 1990). Das 2009 beschriebene Fossil *Puijila* (RYBCZYNSKI *et al.* 2009) weist dagegen nur im Schädel robbenartige Merkmale auf, während der Körper und die Extremitäten denen terrestrischer Carnivora ähnlich sind. Sehr wahrscheinlich handelt es sich hierbei aber auch nicht um einen direkten Vorläufer der Pinnipedia (WERNER 2012). Wie bereits in Kapitel 1.1.1 (Systematik) diskutiert, ist auch die Schwestergruppe der Pinnipedia bis heute unklar. Nachfolgend werden die Voraussetzungen an einen pinnipedimorphen, terrestrischen Vorläufer erarbeitet.

Alle rezenten Gruppen der Pinnipedia haben langgestreckte Körper mit 20 Thoracolumbarwirbeln (bei *Odobenus* 60-65% der Wirbelsäulenlänge nach PIERARD & BISAILLON 1983) und einen kurzen Schwanz, der etwa 5-12 % (MURIE 1972, PIERARD & BISAILLON 1983) der Rumpflänge entspricht. Der relative Anteil der Cervikalwirbelsäule zur Thoracolumbarwirbelsäule beträgt 24.6% bei *Odobenus*, 27.8% bei den Phocidae und 34.3% bei den Otariidae (BISAILLON *et al.* 1976, BERTA & RAY 1990). Sowohl die Ursidae als auch die Mustelidae, welche beide als mögliche Schwestergruppe der Pinnipedia diskutiert werden (vgl. Kap. 1.1.1), passen in diesen pinnipedinen Bereich (DAVIS 1964, BERTA & RAY 1990)

Vorder- und Hinterextremitäten weisen jeweils fünf Digiti auf und sind im Vergleich zu den terrestrischen Carnivora durch verlängerte Metapodalia, Phalangenknochen und bei den Otariidae und *Odobenus* distal ansetzende knorpelige Verlängerungen sehr groß. Bei den Otariidae und *Odobenus* haben Plantar- und Palmarflächen während der Fortbewegung

vollständigen Kontakt zum Untergrund. Sie sind damit plantigrad. Die Extremitäten der Phocidae haben an Land keine tragende Funktion.

Untersuchungen zu den Verwandtschaftsverhältnissen der Pinnipedia deuten auf eine Verbindung zu den Arctoidea hin (z. B. BERTA & SUMICH 1999, BININDA-EMONDS & GITTLEMAN 2000, DAVIS *et al.* 2004, ARNASON *et al.* 2006, SATO *et al.* 2006, FULTON & STROBECK 2006, ARNASON *et al.* 2007, EIZIRIK *et al.* 2010; Kapitel 1.1.1). Alle Arctoidea weisen eine für die Carnivora typische Summe der Thoracolumbarwirbel von 20 auf, wobei das Verhältnis Thoracal- zu Lumbalwirbel etwa 3:1 beträgt (NARITA & KURATANI 2005). Damit lässt sich auch für die terrestrische(n) Ausgangskonstruktion(en) eine Summe von 20 Thoracolumbarwirbeln annehmen, was bereits durch KELLOGG (1922) vermutet wurde.

Der ursprüngliche carnivore Fuß war plantigrad mit großen bindegewebigen Sohlenpolstern und nackten Fußflächen. Dieses ursprüngliche Muster wird in allen ambulatorischen Carnivora beibehalten, die sich meist langsam im quadrupeden Gang fortbewegen und klettern können (MELDRUM 1993), aber auch bei kletternden oder bipeden Mammalia (POLLY 2007). Die Carpalia und Tarsalia stehen bei plantigraden Mammalia im Vergleich zu denen digitigrader oder unguligrader Mammalia in Kontakt mit dem Untergrund, so dass die Füße mehr Vortrieb erzeugen (POLLY 2007). Da auch die rezenten Otariidae und *Odobenus* eine Plantigradie zeigen, war diese sehr wahrscheinlich auch bei der Ausgangskonstruktion zu finden. Für die Phocidae gilt, dass bei der Ausgangskonstruktion keiner der Digiti reduziert sein darf. Plantigrade Tiere haben meist ein fünfstrahliges Gliedmaßenende, digitigrade Läufer Reduktionserscheinungen am ersten Strahl und häufig eine reduzierte Anzahl an Digiti (KRÜGER 1958, POLLY 2007). Dies weist auch für die Phocidae auf eine Plantigradie in der Ausgangskonstruktion hin. Plantigradie ist die Voraussetzung zu allen Zielkonstruktionen.

Folgende rezenten Carnivora und insbesondere Arctoidea zeigen eine Plantigradie und kommen daher als Vergleichsmodelle in Frage: Viele Viverridae (Bsp. *Paradoxus*, *Arctictis*, *Hemigalus*), einige Herpestidae, *Prionodon*, die Fossa (*Cryptoprocta*) und bei den Arctoidea alle Arten der Ursidae, *Gulo*, die Melinae (nach POLLY & MCLEOD 2008 ist *Meles* semidigitigrad) und Lutrinae, die Mephitidae, *Procyon*, *Nasua*, *Potos*, *Bassaricyon*, *Bassariscus* und *Ailurus*.

Unabhängig davon, ob in der folgenden Diskussion einige Gruppen als Vergleichsmodelle gestrichen werden, werden sie trotzdem bezüglich der Extremitätenproportionen

berücksichtigt und ihre Daten zur Darstellung allgemeiner anatomischer Merkmale plantigrader Formen verwendet.

Die Hinterextremitäten der Carnivora sind mit Ausnahme der Hyänen normalerweise um etwa 10% länger als die Vorderextremitäten. Kurzbeinige Carnivora haben Vorderextremitäten mit einer Länge von $\leq 40\%$ und Hinterextremitäten $\leq 50\%$ der Wirbelsäulenlänge (Lutrinae, *Mustela*...). Als langbeinig werden Carnivora mit einer Vorderextremitätenlänge von $\geq 70\%$ und einer Hinterextremitätenlänge von $\geq 80\%$ der Wirbelsäulenlänge definiert (einige felide und canide Arten; SAVAGE 1977, vgl. auch Kapitel 1.3).

Die Ursidae (besonders *Ursus arctos*) zeigen eine leicht schulterüberbaute Konstruktion mit stärker gebauten Vorder- als Hinterextremitäten. Wie oben beschrieben wird bei einer solchen Konstruktion während der Wasserlokomotion mehr Vortrieb über die Vorderextremitäten als über die Hinterextremitäten erzeugt. Eine den Ursidae ähnliche Vorläuferkonstruktion würde die Entstehung eines Vorderextremitätenantriebs begünstigen, wie ihn die Otariidae zeigen. Für die Phocidae, welche im Wasser einen Hinterextremitätenantrieb nutzen, ist eine stärkere Vorderextremität unvorteilhaft und widersinnig. Auch als Vorläufer von *Odobenus*, der im Wasser gleichermaßen Vorder- und Hinterextremitätenantrieb zeigt, kommt diese Konstruktion nicht in Frage.

Bassariscus und *Bassaricyon* sind dagegen stärker beckenüberbaut als andere Carnivora. Eine derartige Vorläuferkonstruktion ist für die Otariidae mit ihrem Vorderextremitätenantrieb und auch für *Odobenus* unwahrscheinlich. Die Entstehung eines reinen Hinterextremitätenantriebs wie bei den Phocidae aus dieser leicht beckenüberbauten Form ist dagegen möglich. Sowohl *Bassariscus* als auch *Bassaricyon* haben einen langen Schwanz (*Bassariscus* Schwanzlänge \sim Kopf-Rumpflänge, POGLAYEN-NEUWALL & TAWELL 1988; *Bassaricyon* Schwanzlänge 51–56% der Kopf-Rumpflänge, PRANGE & PRANGE 2009), den sie als Gleichgewichtsorgan beim Klettern einsetzen. In Verbindung mit den längeren Hinterextremitäten kommt dem langen Schwanz möglicherweise auch eine Ausgleichs- und Fallschirmfunktion bei Sprüngen zu, welche ein wesentlicher Bestandteil des Fortbewegungsmusters von sich schnell bewegenden arborealen Mammalia sind (GEFFEN 2004). Leider finden sich keine Quellen, ob oder wie *Bassariscus* und *Bassaricyon* schwimmen.

Bei den übrigen Formen sind Vorder- und Hinterextremitäten etwa gleich lang, was eine Evolution zu einem Antrieb über Vorder- oder Hinterextremitäten gleichermaßen ermöglicht. Allerdings lässt sich *Potos*, eine kletternde plantigrade Form mit langem Greifschwanz (FORD & HOFFMANN 1988), als Vergleichsmodell für die pinnipede Ausgangskonstruktion streichen.

Nach YOULATOS (2003) zeigen Gattungen der Carnivora mit Greifschwanz in der Caudalregion bestimmte Merkmale, die sich bei denen ohne Greifschwanz nicht finden lassen. Dazu gehören ein dem Lendenbereich ähnlicher Artikulationstyp sowie eine größere Anzahl gelenkbildender Wirbel im proximalen Caudalbereich, welche die Beweglichkeit dieser Region erhöhen (SLIJPER 1946, YOULATOS 2003) und kürzere und damit robustere Wirbel im distalen Caudalbereich, die dem Schwanz das Stützen und Halten der Tiere während des Fressens und Kletterns ermöglicht. Eine solche Spezialisierung in einem Körperteil entspricht einer strukturell irreversiblen Veränderung oder konstruktiven Rückveränderungssperre innerhalb einer kontinuierlichen Transformationsreihe (HERKNER 1999), deren Zielkonstruktion (in diesem Fall *Potos*) eine arboreale Form, nicht aber eine aquatische darstellt.

Alle rezenten pinnipeden Formen zeigen einen reduzierten Schwanz. Das bedeutet aber nicht zwangsläufig, dass Konstruktionen mit langem Schwanz wie *Bassaricyon* und *Bassariscus*, viele Lutrinae, die Mephitidae und Procyonidae, *Ailurus* und *Nasua* als Vergleichsformen für eine Vorkonstruktion gestrichen werden müssen? *Ambulocetus*, ein fossiler Wal, hatte einen langen Schwanz ohne Fluke (THEWISSEN *et al.* 1994) und die rezenten Cetacea erzeugen im Wasser Antrieb über dorsoventrale Bewegungen von Rumpf und Fluke. Anstelle der Fluke dienten bei *Ambulocetus* vermutlich die großen Fußflächen zum Antrieb. Da sich an Femur und proximaler Tibia von *Ambulocetus* Hinweise auf eine schwache intrinsische Muskulatur der Hinterextremität finden (THEWISSEN *et al.* 1994), erfolgte der Antrieb wahrscheinlich indirekt über dorsoventrale Rumpfbewegungen, d.h. synchrones Paddeln der Hinterextremitäten in Kombination mit einer Spinalundulation (DOMNING 2001). Ein schlagkräftiger Schwanz weist lange und robuste Caudalia (BAJPAI & THEWISSEN 2000) sowie breite Processus transversi (DOMNING 2001) auf, an denen die Schwanzmuskulatur ansetzen kann. In Verbindung mit schwachen Hinterextremitäten ist hier die Entstehung eines Caudalantriebs plausibel.

Betrachtet man die Geschwindigkeit der Körperwelle beim Undulationsschwimmen rumpfflexibler Konstruktionen und die daraus resultierende Vorwärtsgeschwindigkeit, lässt sich die Möglichkeit für eine alleinige Vortriebserzeugung durch Caudalundulation nahelegen. Bei *Lutra* verjüngt sich der Schwanz zu seinem distalen Ende hin, wodurch der möglicherweise durch Oszillation erzeugte Vorschub von proximal nach distal kontinuierlich abnimmt. Es ist sogar möglich, dass die caudalen Schwanzsegmente den Widerstand durch instationäre hydrodynamische Effekte erhöhen (FISH 1994, 2001). Die Antriebsleistung über die Rumpf- und Caudalundulation ist damit bei *Lutra* begrenzt. Beim Riesenotter (*Pteroneura*

brasiliensis) ist der Schwanz dagegen wie beim Biber (*Castor*) breit und dorsoventral abgeflacht. Dorsoventral abgeflachte Schwänze beschleunigen während der Dorsoventralundulation große Wassermengen, welche wiederum unabhängig von den Paddelbewegungen der Pedes große Schubkräfte erzeugen können. Konstruktionen, welche mithilfe ihrer dorsoventral abgeflachten Schwänze undulieren, können zu den Konstruktionstypen der Cetacea und Sirenia sowie deren Antriebsmodi führen (FISH 2001).

Der evolutionäre Ablauf hin zu oszillierenden Antrieben über das Axialskelett wie bei den Cetacea und Sirenia oder die Extremitäten wie bei den Pinnipedia hängt womöglich einfach mit der Schwanzform der Stammform der jeweiligen Tiergruppe zusammen. Ist der Schwanz lang und gegebenenfalls auch noch dorsoventral abgeflacht, besteht die Möglichkeit, diesen in Verbindung mit einer Rumpfbeugung wie beim Sprunggalopp über große Epaxial- und Hypaxialmuskeln als oszillierende Tragfläche zu nutzen. Fehlt ein langer Schwanz, kann dieser nicht als oszillierende Tragfläche dienen und ein auftriebsbasierter Antrieb ist abhängig von der Oszillation der Extremitäten (FISH 2001). Wie zuvor beschrieben, findet man alleine bei den Lutrinae verschiedene Schwimmweisen. So zeigt der Riesenotter (*Pteronura*) eine Vertikalundulation mit seinem langen, dorsoventral abgeflachten Schwanz gemeinsam mit synchronen Schlägen der Hinterextremitäten. *Enhydra*, welcher im Vergleich dazu einen kurzen Schwanz aufweist, nutzt seine vergrößerten Hinterextremitäten zum Antrieb beim Schwimmen (FISH 2001).

Eine Erklärung für die Schwanzlänge könnte im Zusammenhang mit der Thermoregulation in verschiedenen Klimata stehen. Aufgrund ihrer hohen Oberflächen-Volumen-Verhältnisse und Gefäßversorgung können die Schwänze der Mammalia die Körpertemperatur durch regionale Heterothermie regulieren (FISH 1979, HICKMAN 1979). In warmen Klimazonen kann ein langer Schwanz also einer Überhitzung durch Abgabe überschüssiger metabolischer Wärme an die Umgebung entgegensteuern. In kalten Klimazonen limitiert ein kurzer Schwanz einen lebensgefährlichen Wärmeverlust. Diese Hypothese zur Thermoregulation über die Schwänze wird durch paläoklimatische Daten und die Fossilverteilung gestützt. Die langschwänzigen Vorläufer der Cetacea wie *Ambulocetus* oder *Rodhocetus* und der Sirenia wurden in einstmaligen tropischen und subtropischen Klimazonen gefunden (BARNES *et al.* 1985, GINGERICH *et al.* 1994, THEWISSEN *et al.* 1994, FISH 2001). Für die Pinnipedia wird dagegen ein Ursprung in gemäßigten oder subarktischen Regionen angenommen (REPENNING 1976, BARNES *et al.* 1985, FISH 2001).

Obwohl also alle rezenten pinnipeden Arten einen kurzen Schwanz haben, lässt sich nicht ausschließen, dass die Vorläuferkonstruktion einen langen Schwanz hatte. Dieser war eher

schwach entwickelt und verjüngte sich wie bei *Lutra* zu seinem distalen Ende, so dass sich im Laufe der Evolution ein Antrieb durch die stärker bemuskelten Extremitäten durchgesetzt hat. Pinnipedimorpha wie *Puijila* (RYBCZYNSKI *et al.* 2009) oder auch *Semantor* (ORLOV 1931, 1933) zeigen, dass die Möglichkeit einer Vorläuferkonstruktion mit langem Schwanz durchaus besteht. Bei den rezenten Pinnipedia ist die Zahl der Caudalia auf acht bis fünfzehn reduziert (allgemein 9 – 15, HOWELL 1929; *Odobenus* 9, *Phoca* 8, NARITA & KURATANI 2005). Bezüglich des thermoregulatorischen Aspektes und einem weitestgehend gesicherten Ursprungs der Pinnipedia in gemäßigten oder (sub)polaren Regionen (REPENNING 1976, BARNES *et al.* 1985, FISH 2001) werden Arctoidea mit sehr langen Schwänzen ($\geq 1/2$ Gesamtlänge des Tieres) wie *Bassariscus*, *Bassaricyon* und *Nasua* sowie die Mepitidae *Conepatus*, *Mephitis* und *Spilogale* als mögliche Representanten einer pinnipeden Ausgangskonstruktionen ebenfalls ausgeschlossen. Bei den Lutrinae fallen Formen mit langen, dorsoventral abgeflachten Schwänzen wie *Pteronura* ebenfalls als Vergleichsmodelle heraus. Auch die Vielzahl der Viverridae und die Fossa, bei denen die Schwänze etwa so lang sind wie der Rumpf (MACDONALD 2003) fallen damit aus der weiteren Betrachtung heraus.

Extremitätenproportionen werden unter anderem durch den Brachialindex (= Länge Radius /Länge Humerus x 100) und den Cruralindex (= Länge Tibia /Länge Femur x 100) ausgedrückt (Anhang 23). Hier wurden sowohl der Mittelwert als auch der Median für die einzelnen terrestrischen arctoiden Gruppen (Ursidae, Mustelidae, Mephitidae, Procyonidae Amphicyonidae und *Potamotherium*) sowie für die Summe aller terrestrischen Arten berechnet (Tabelle 1). Für die folgende Diskussion wird der Median herangezogen, da bei diesem Extremwerte z.B. durch eine Überbauung von Schulter oder Becken keinen Einfluss haben. Der Median des Brachialindexes aller terrestrischen und semiaquatischen Arctoidea, ob rezent oder fossil, beträgt 81, der Median des Cruralindexes liegt bei 82,7. Die Indizes der Vorder- und Hinterextremitäten sind sich damit sehr ähnlich, die Proportionen also vergleichbar. Bei den Pinnipedia steigt, mit Ausnahme von *Odobenus* (BISAILLON & PIERARD 1981), der Brachialindex im Schnitt auf 101,7 bei den Phocidae und 111 bei den Otariidae, der Cruralindex auf 200 bei den Otariidae und 246,2 bei den Phocidae. *Odobenus* zeigt in der Vorderextremität einen Brachialindex ähnlich der terrestrischen Arctoidea mit einem Median von 79,9 und liegt mit seinem Cruralindex von 152,8 zwischen den terrestrischen Formen und den Otariidae und Phocidae. Trotz ihres leicht beckenüberbauten Charakters weichen weder *Bassariscus* noch *Bassaricyon* in ihren Brachial- und Cruralindizes von den restlichen terrestrischen und semiaquatischen Formen ab. Bei den Ursidae liegt der

Brachialindex im Median (84,4) über dem der übrigen terrestrischen und semiaquatischen Formen, der Cruralindex liegt mit einem Median von 73,9 deutlich unterhalb dem der anderen Gruppen. Für eine ursiden-ähnliche Vorläuferkonstruktion der Otariidae würde dies eine Verdreifachung des Cruralindex bedeuten, die über eine Reduktion des Femur und Verlängerung des Crus erreicht werden kann. Für eine omnipotente Vorläuferkonstruktion, aus der sowohl ein Vorder- als auch ein Hinterextremitätenantrieb entstehen kann, sind Brachial- und Cruralindizes wie bei der Mehrzahl der terrestrischen Arctoidea zu erwarten.

	Brachialindex		Cruralindex	
	Median	Mittelwert	Median	Mittelwert
Terrestrisch				
Ursidae	84,4	84,4	73,9	73,9
Mustelidae	75,5	75,4	93,5	93,2
Mephitidae	81	79,3	97	97,3
Procyonidae	79	83	98	97,6
Amphicyonidae	86	81	88	89,8
Potamotherium	73	73	127,5	127,5
GESAMT	81	80,4	82,7	86,3
Aquatisch				
Phocidae	101,7	103	246,2	241,8
Otariidae	111	118	200	200
Odobenus	79,9	79,9	152,8	152,8
GESAMT	100	102,9	229,2	221,6

Tabelle 1: Mediane und Mittelwerte der Brachial- und Cruralindizes verschiedener arctoider Gruppen.

Abhängig von ihrer Lokomotionsweise zeigen Mammalia bestimmte osteologische Eigenschaften in ihren Extremitäten (POLLY 2007). So weisen ambulatorische, quadrupede Mammalia eine schmale, eher horizontal orientierte Scapula und grabende sowie schwimmende Mammalia normalerweise eine dreieckige Scapula mit einem großen, robusten Processus teres auf. Dieser Processus liefert dem M. teres major einen effizienten Hebel für starke Adduktionen der Vorderextremität. Bei den rezenten Pinnipedia besteht eine unterschiedlich starke Tendenz zur Dreiecksform von einer sichelförmigen Scapula der Phocinae und meisten Monachinae, über die Form bei *Odobenus* und *Mirounga* bis hin zur Fächerform der Otariidae. Bei einigen grabenden und schwimmenden Tieren existiert neben der Spina scapulae ein zweiter, flacher Grat, welcher die Fossae infraspinata und teres teilt.

Diese ist bei den Phocidae und Otariidae, nicht aber bei *Odobenus* vorhanden. Die Otariidae haben außerdem auf der Fossa supraspinata eine stark ausgeprägte Spina scapulae accessoria, welche bei *Odobenus* und *Ommatophoca* schwach angedeutet ist. Durch den Verlust bzw. die extreme Reduktion der Clavicula bei den Carnivora kann die Schulter parallel zum Thorax bewegt werden (POLLY 2007).

Da die pinnipede(n) Vorkonstruktion(en) definitiv eine Plantigradie zeigen, wird GINSBURG's Arbeit von 1961 bezüglich der osteologischen Eigenschaften in den Extremitäten plantigrader Carnivora im Vergleich zu denen digitigrader herangezogen.

Am Humerus der plantigraden Carnivora bildet die Tuberositas deltoidea eine glatte Fläche orthogonal zur Sagittalebene des Schaftes und ist besonders groß bei den Ursidae (bis ins distale Knochendrittel) und den Taxidae (bis zur Schaftmitte; Abbildung 5-7). Die Tuberositas deltoidea ist Ansatzpunkt des M. deltoideus (GINSBURG 1961). Bei plantigraden Mammalia handelt es sich meist um kletternde oder ambulatorische Formen, welche neben dem Gehen auch zum Rennen, Klettern und Objekte manipulieren in der Lage sind (POLLY 2007). Bei der Lokomotion wird bei diesen Formen der Humerus in schwach abduzierter Position gehalten (JENKINS 1971; Abbildung 5-8). Wichtige Muskeln für die Abduktion des Humerus sind der M. deltoideus, der an der gleichnamigen Tuberositas inseriert und deren Ausprägung erklärt und der M. supraspinatus, der bei den meisten fissipeden Carnivora (ENGLISH 1977, *Gulo*; DAVIS 1964, *Ailuropoda*) parallelfaserig ist. Die abduzierte Position der Vorderextremität unterstützt das Graben und Klettern. Die Tuberositates deltoidea et teres major am Humerus schwimmender Mammalia (*Lontra canadensis*), befinden sich etwa in der Schaftmitte und ermöglichen so eine proportional stärkere Flexion und Extension als bei Läufern, bei denen die Tuberositates weiter proximal liegen (POLLY 2007). Bei den rezenten Pinnipedia ist mit Ausnahme von *Odobenus* die Tuberositas deltoidea zu einer Crista erweitert, an der sowohl der M. deltoideus als auch der M. teres major ansetzen. Bei den Phocidae und Otariidae befindet sich an der Medialseite zudem der Ansatz des M. pectoralis, weshalb die Crista von einigen Autoren als Crista deltopectoralis bezeichnet wird. Eine solche Crista deltopectoralis findet sich auch bei den fossilen Amphicyoninae (SORKIN 2006). Neben den zuvor diskutierten Aspekten bestätigen auch die erweiterten Tuberositates deltoidea et teres major eine Plantigradie in der Vorläuferkonstruktion.

Am Humerus der pinnipeden Vorläuferkonstruktion(en) muss sich demnach eine stark ausgeprägte Tuberositas deltoidea befinden, die möglicherweise wie bei den Ursidae bis über die proximalen 2/3 des Humerus zieht oder gar wie bei den Amphicyoninae eine Crista bildet.

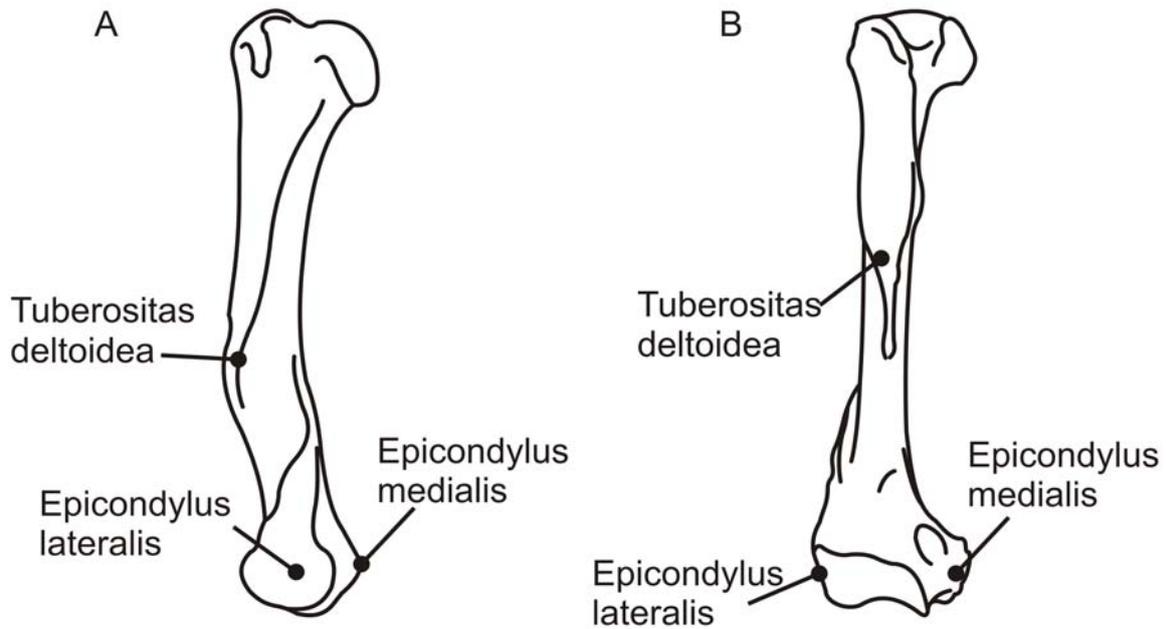


Abbildung 5-7: Humeri plantigrader Arctoidea mit Position der Tuberositas deltoidea. A) *Ursus*, LAMY (2001), B) *Gulo*, DÖPPES (2001).

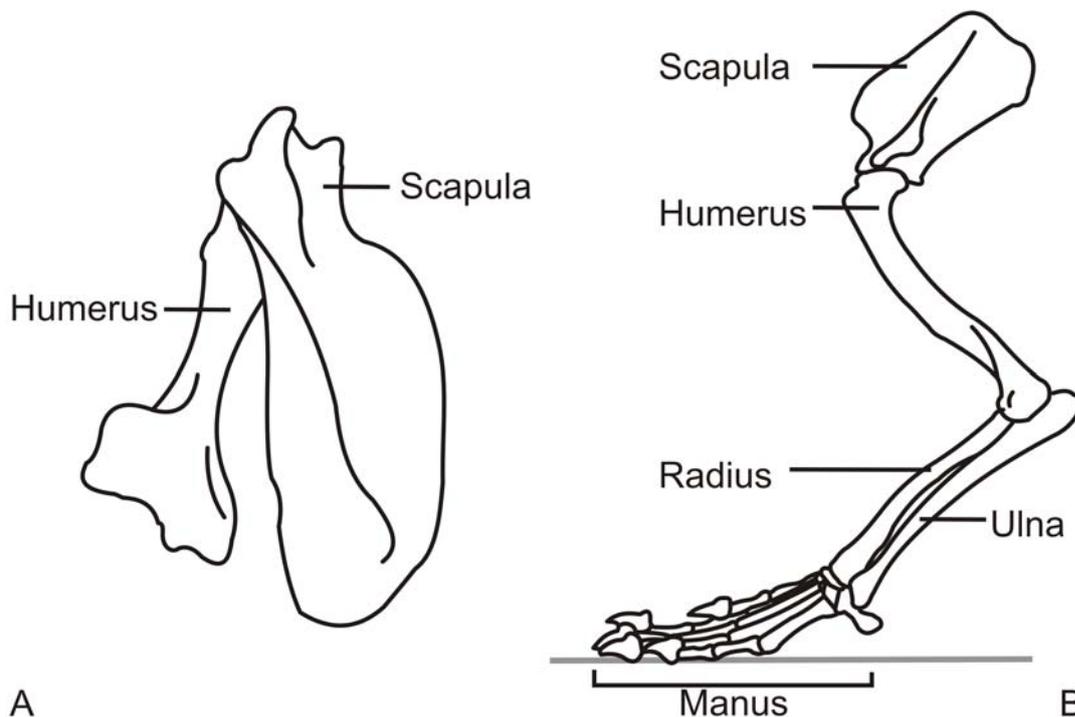


Abbildung 5-8: Position der Vorderextremität ambulatorischer Mammalia. A) Scapula mit abduziertem Humerus bei *Didelphis* von dorsal (nach JENKINS 1971). Der Grad der Abduktion variiert je nach Art leicht. B) Vorderextremität von *Gulo* von lateral (nach DÖPPES 2001). Bei anderen ambulatorischen Mammalia wird der Humerus je nach Art weiter horizontal gehalten (z. B. *Didelphis*, JENKINS 1971).

Am proximalen Ende des Humerus schließen bei plantigraden Carnivora wie *Ursus*, *Gulo* und *Ailurus*, *Potos* und *Nasua* die Tuberculi majus et minus proximal etwa auf Höhe des Caput humeri ab (DÖPPES 2001 und nach Zeichnungen und Fotos aus DAVIS 1949, GEBO & ROSE 1993, LAMY 2001, DIEDRICH 2009 und FISHER *et al.* 2009, Abbildung 5-7). Am distalen Schaftende ist der Epicondylus medialis im Vergleich zu dem der digitigraden Carnivora gut entwickelt und kräftig (*Meles*, *Mydaus*, *Gulo*) und entweder nach lateral (*Mydaus*, *Ailuropoda*) oder caudal (Ursidae) verlängert (GINSBURG 1961). Diese Crista supracondylaris humeri lateralis findet man bei grabenden Fissipedia und Bären (besonders den grabenden Bären; ENGLISH 1975, BERTA & RAY 1990). Die dadurch vergrößerte Muskulatur (z.B. digitale Flexoren) in diesem Bereich hilft, das Ellenbogengelenk zu stabilisieren (JENKINS 1973, BERTA & RAY 1990). Auch bei den Otariidae (HOWELL 1929) und *Odobenus* (BISAILLON & PIERARD 1981) ist der Epicondylus medialis größer als der Epicondylus lateralis. Bei *Odobenus* ist er nach proximal als Grat bis auf Höhe des mittleren Schaftdrittels ausgedehnt (BISAILLON & PIERARD 1981). Bei den Phocidae ist der Epicondylus lateralis dagegen stärker entwickelt als der Epicondylus medialis (HOWELL 1929, PIÉRARD & BISAILLON 1978). Allgemein liefern breite Epicondylen am Humerus und ein deutlicher Knochenvorsprung an der Ulna für den M. supinator lange Hebelarme für starke Pronations- und Supinationsbewegungen während des Schwimmens und der Futterbearbeitung. Dabei setzen die Pronatoren und Flexoren am Epicondylus medialis, die Supinatoren und Extensoren am Epicondylus lateralis an. Während Supinationsbewegungen rotiert bei den plantigraden Carnivora das Caput radii um ein weit abgerundetes Capitulum humeri (*Lontra canadensis*, POLLY 2007).

An der Ulna ist das Olecranon grabender und schwimmender Tiere im Vergleich zu den Lauftieren länger (POLLY 2007). Damit ist auch der Hebelarm für die Streckung im Ellenbogengelenk länger, was zwar zu einer langsameren, aber dafür kraftsparenderen Vorderextremitätenextension führt. Bei allen rezenten pinnipeden Arten ist das Olecranon proximal sehr breit, lateral abgeflacht und nach caudodistal spitz ausgezogen (eigene Beobachtungen).

Die Pelvisform der Mammalia hängt eng mit Körpermasse und Lokomotionsrepertoire zusammen. Normalerweise haben quadrupede Mammalia ein horizontal orientiertes, parallel zur Wirbelsäule liegendes Ilium. Je schwerer das Tier wird, desto weiter neigt sich das Pelvis in die Senkrechte. Dadurch kann ein größeres Gewicht unterstützt werden, ohne dass es zu einer Verlagerung des Iliosacralgelenks kommt oder die Wirbelsäule übermäßiger

Verdrehung ausgesetzt ist. Das Acetabulum ambulatorischen Mammalia ist flacher und weiter als das cursorischer Mammalia. Dies ermöglicht eine ausgeprägte Abduktion und Rotation der Femora, welche nicht nur zum Klettern sondern auch zum Überwinden unebener Untergründe notwendig sind. Während der Fortbewegung rotiert das Pelvis ambulatorischer Mammalia stärker um die Vertikalachse als das der cursorischen (JENKINS & CAMAZINE 1977, POLLY 2007, Abbildung 5-9). Das Ischium ambulatorischer Mammalia ist ventrolateral ausgerichtet, während das der cursorischen Mammalia eine eher horizontale Ausrichtung aufweist. Da die Hüftadduktoren und –extensoren dort ihren Ursprung haben, hängt dies ebenfalls mit dem Grad der Abduktion zusammen (JENKINS & CAMAZINE 1977). Am Becken macht das Ilium wie bei allen terrestrischen Arctoidea ~ 55% der gesamten Beckenlänge aus und steht zum Puboischium in einem Winkel von 15-25° (gemessen nach Zeichnungen von LUCAE 1876: *Meles*, *Enhydra*, *Lutra*; DAVIS 1964: *Ailuropoda*, *Ursus*; HOWARD 1975: *Enhydra*; JENKINS & CAMAZINE 1977: *Procyon*; HOLMES 1980: diverse Mustelidae; NICOLIER 2001: *Ursus*). Bei den Pinnipedia ist der Längenteil des Ilium verkürzt mit 45% bei *Odobenus*, 40% bei den Otariidae und 35% bei den Phocidae (eigene Messungen). Durch die proportionale Verkürzung des Ilium entsteht eine größere Ansatzfläche für die Adduktoren von Femur und Tibia am Puboischium und durch die Verschiebung des Acetabulum nach cranial ein längerer Hebelarm für die Femuradduktion (TARASOFF 1972). Der Winkel zum Puboischium ist bei den Otariidae mit 25-27° dem der terrestrischen Arctoidea ähnlich, bei *Odobenus* vergrößert sich dieser Winkel auf ~30°, bei den Monachinae auf 40-45° (eigene Messungen) und bei den Phocinae sogar auf bis zu 65° (TARASOFF 1972). Durch die Abwinkelung des Ilium vergrößern sich die Ansatzwinkel der Mm. iliocostalis lumborum an der Crista iliaca, die dadurch eine größere Kraft entwickeln können. Bei den Phocidae und zu einem geringeren Grade auch *Odobenus* spielen diese Muskeln durch alternierende Kontraktion gemeinsam mit dem Antriebsschlag der Hinterextremitäten beim Schwimmen eine Rolle.



Abbildung 5-9: Becken- und Hinterextremitätenposition von *Mephitis* während der Lokomotion zeigen die für ambulatorische Mammalia typische Pelvisrotation. Dargestellt ist ein Schritt mit dem rechten Hinterbein (nach VAN DEGRAAFF *et al.* 1982). Die graue Linie zeigt die Position der Körperlängsachse.

Bei ambulatorischen, quadrupeden Mammalia ist der Oberschenkel nach craniolateral abduziert (JENKINS 1971, JENKINS & CAMAZINE 1977, VAN DE GRAAFF *et al.* 1982), besonders wenn das Knie nicht über 90° gestreckt werden kann. Von dorsal betrachtet zeigt der Fuß in die gleiche Richtung wie das Femur (Abbildung 5-10). Auch HUNT (2009) schreibt, dass *Procyon lotor* und die rezenten Ursinae stark abduzierte Femora haben. Der Femurkopf ambulatorischer Mammalia mit abduzierten Femora ist breiter und weiter proximal gelegen als bei den cursorischen. Auch der Trochanter major ist kürzer und schwächer, wodurch sein Hebelarm für die Extension weniger effizient ist als bei den Läufern (POLLY 2007). Bei den Otariidae, *Odobenus* und den Phocidae wird die abduzierte Position des Femur beibehalten (eigene Beobachtungen). Der Trochanter major ist jedoch gut entwickelt und überragt bei den Phocidae sogar das Caput.

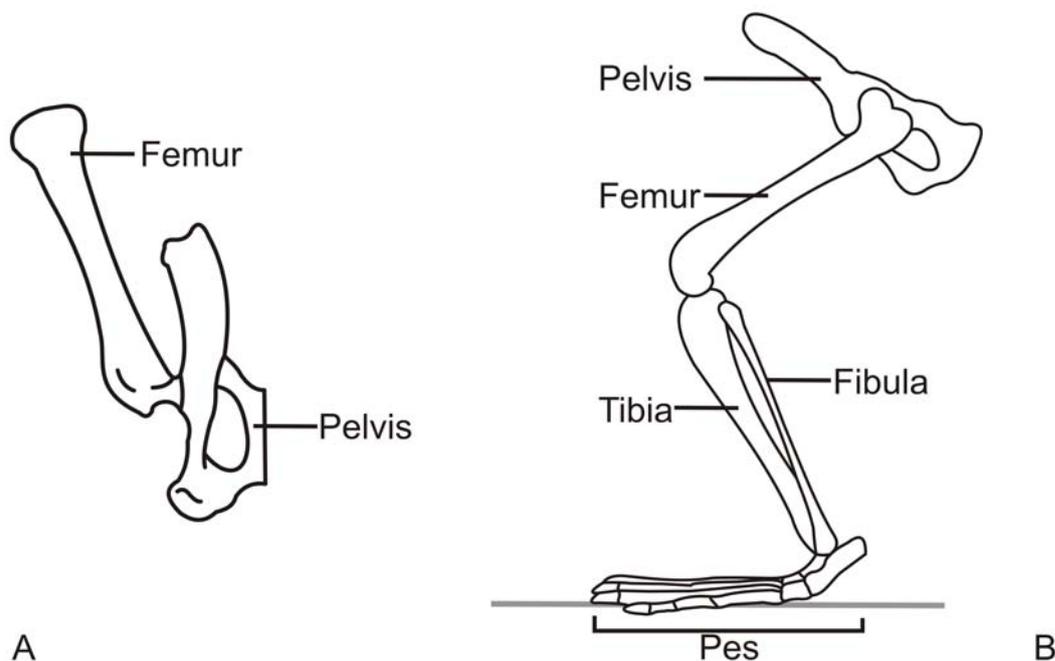


Abbildung 5-10: Position der Hinterextremität ambulatorischer Mammalia. A) Pelvis mit abduziertem Femur bei *Procyon lotor* von dorsal (nach JENKINS & CAMAZINE 1977). Der Grad der Abduktion variiert je nach Art leicht. B) Hinterextremität von *Prolimnocyon*, einem ambulatorischen Creodonten von lateral (nach GEBO & ROSE 1993). Bei anderen ambulatorischen Mammalia wird der Femur je nach Art weiter horizontal gehalten (z. B. *Didelphis*, JENKINS 1971).

Bei den Carnivora sind Tibia und Fibula in unterschiedlichem Maße miteinander verwachsen. Während die Otariidae und Phocidae eine immobile Fibula (BARNETT & NAPIER 1953, Abbildung 5-12) aufweisen, hat *Odobenus* wie auch *Lutra*, *Ailuropoda* und die Ursidae eine mobile Fibula (Abbildung 5-11), die Rotationsbewegungen der Fibula gegen die Tibia bei

Dorsalflexion des Fußes zulässt. Vermutlich weisen auch die Ausgangskonstruktion(en) mobile Fibulae auf. Für otariide und phocide Vorläufer käme auch eine intermediäre Fibula (Abbildung 5-11), mit einer Diarthrose an der Articulatio tibiofibularis proximalis und einer Syndesmose an der Articulatio tibiofibularis distalis (Bsp. *Meles*, BARNETT & NAPIER 1953) in Frage. Je nach Ausprägung der Syndesmose ist eine Rotationsbewegung der Fibula gegen die Tibia in diesem Fall möglich.

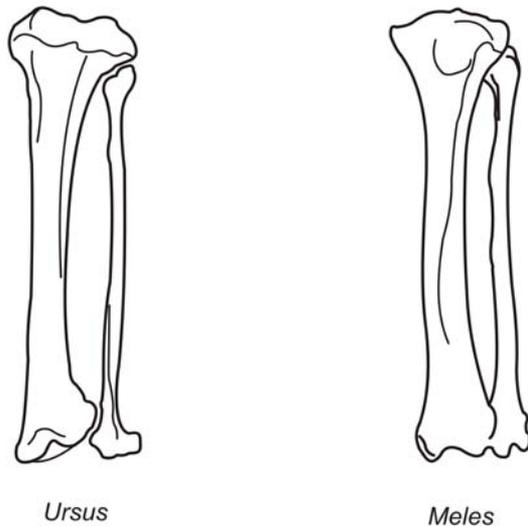


Abbildung 5-11: Mobile Fibula bei *Ursus* nach BARNETT & NAPIER (1953) und intermediäre Fibula bei *Meles* nach CARLETON (1941).

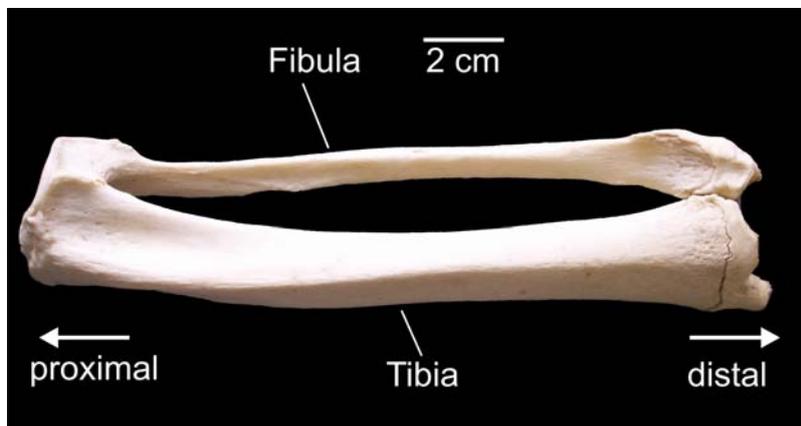


Abbildung 5-12: Immobile Fibula am Beispiel einer Otariidae, Stralsund, ohne Sammlungsnummer

In plantigraden Formen bilden die distalen Enden der Metapodalia in Manus und Pes im Allgemeinen einen mehr oder weniger fächerförmigen Bogen von Metapodalia I nach IV (Abbildung 5-13, Abbildung 5-14). Bei der Mehrheit der plantigraden Carnivora ist der Metacarpus V stärker gebaut als die übrigen Metacarpalia und zeigt eine laterale Erweiterung über die Gesamtlänge des Schaftes (GINSBURG 1961). Die Metapodalia I und II der plantigraden Carnivora sind etwas kürzer als III bis V, die etwa gleich lang und

fächerförmig ausgebreitet sind, um eine möglichst große Kontaktfläche zum Boden herzustellen (GINSBURG 1961). Auch die Carpalia und Tarsalia plantigrader Mammalia stehen im Kontakt mit dem Untergrund (POLLY 2007). Die Spreizfähigkeit der Metapodalia verbessert die Antriebsleistung bei einer möglichen Fortbewegung im Wasser. Bei den Pinnipedia nehmen die Metacarpalia in ihrer Länge von I nach V ab, im Fuß ist Metatarsus I bei den Phocidae und Otariidae am längsten und kräftigsten gebaut, bei *Odobenus* Metatarsus V. Bei den Phocidae nimmt die Länge von I nach V>II>IV>III ab, bei den Otariidae nach V>IV>II>III und bei *Odobenus* in der Reihenfolge V>IV>I>III>II.

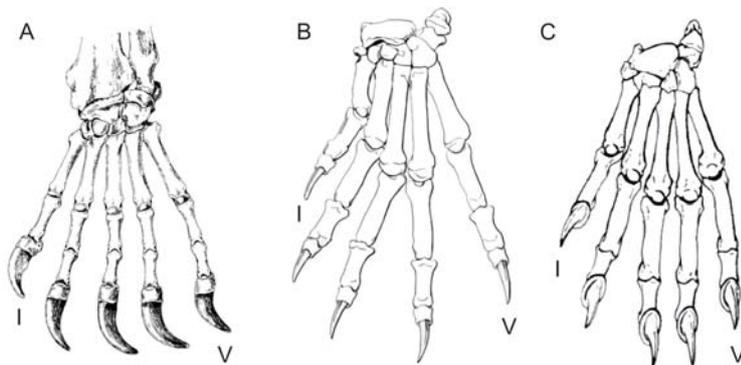


Abbildung 5-13: linke Manus plantigrader Arctoidea von dorsal, A) *Ursus*, LAMY (2001), B) *Ailurus*, FISHER *et al.* (2009), C) *Potos*, DAVIS (1964)

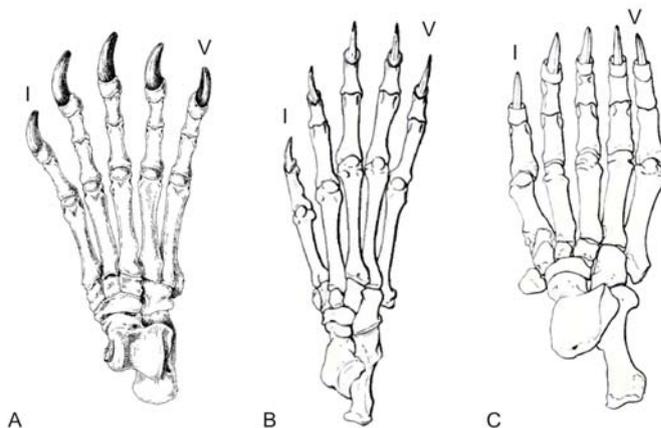


Abbildung 5-14: rechter Pes plantigrader Arctoidea von dorsal, A) *Ursus*, NICOLIER (2001), B) *Potos*, DAVIS (1964), C) *Ailuropoda*, DAVIS (1965)

Anhand von Zeichnungen und Bildern der Hand- und Fußskelette plantigrader Arctoidea ist der längste Finger im Handskelett Digitus III (Zeichnungen aus LAMY 2001: *Ursus*) bzw. III und IV (aus FISHER *et al.* 2009: *Ailurus*), im Fußskelett sind Digitus III und IV etwa gleich lang (DAVIS 1964: *Ursus*, *Potos*, TRAPP 1972: *Bassariscus*, NICOLIER 2001: *Ursus*). Bei *Lutra* ist der längste Digitus pedis Digitus IV, gefolgt von III (Savage 1957). Bei allen Pinnipedia ist

der längste Finger im Handskelett Digitus I. Hin zu Digitus V besteht eine kontinuierliche Längenabnahme. Im Fußskelett gibt es Unterschiede zwischen den Familien. Bei den Phocinae ist der längste Zeh Digitus I gefolgt von V>III>IV>II, bei den Monachinae I>V>II>IV>III, bei den Otariidae III>IV>II>I>V und *Odobenus* V>IV>III>II>I. Die Finger der Manus sind bei fissipeden Carnivora durch Pronation des Unterarms in der Längsebene ausgerichtet (ENGLISH 1976). „In aquatic adaptation there is a tendency to restrict rotation of the lower arm, the manus being held about mid-way between full pronation and full supination“ (SAVAGE 1957, S. 213). Der Unterarm der Otariidae und von *Odobenus* ist im Vergleich zu den fissipeden Carnivora an Land stärker supiniert, die Finger weisen nach laterocaudal. Bei den Phocidae haben die Vorderextremitäten keine Stützfunktion mehr, der Unterarm wird in Ruhe aber auch hier zwischen voller Pro- und Supination gehalten.

Die Autopodien der Vorder- und Hinterextremität weisen einen für terrestrische Mammalia typischen Digitalbogen auf (Abbildung 5-15), d.h. eine Ventralflexion des Mittelgelenks in Manus und Pes (KÜMMELL 2009). Dieser hat während der Landlokomotion Federwirkung und ermöglicht einen langen Substratkontakt. In diesem Zusammenhang wirken die Metapodalia in der Längsachse als Hebel zum Schub am Ende der Propulsionsphase und die Propulsionskraft wird von der proximalen Extremität auf den Boden übertragen, was einen Vorschub des Körpers bewirkt (KÜMMELL 2009). Bei den Phocidae bleibt der Digitalbogen in der Manus erhalten (Abbildung 5-16), im Pes geht er verloren. Obwohl die Vorderextremität den Körper nicht mehr stützt, findet die Manus gelegentlich Einsatz beim Vorwärtsziehen auf unebenem Grund oder über Hindernisse hinweg. Hier kann der Digitalbogen als Feder für eine effiziente Zugbewegung dienen (KÜMMELL 2009). Bei den Otariidae und *Odobenus* ging der Digitalbogen vermutlich im Zusammenhang mit der Verlängerung von Manus und Pes verloren. Diese haben im Gegensatz zu den Phocidae Stützfunktion und werden bei der Landlokomotion nach lateral ausgedreht.

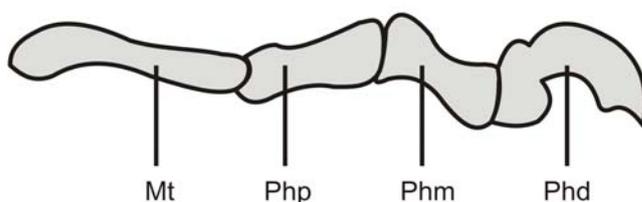


Abbildung 5-15: Digitalbogen der Vorläuferkonstruktion am Beispiel eines Digitus im Pes von *Ursus*

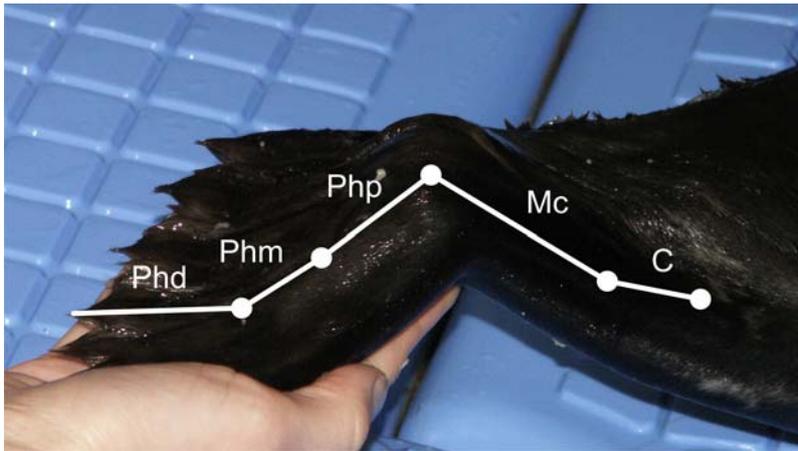


Abbildung 5-16: Digitalbogen der Phocinae am Beispiel von Digitus manus II basierend auf einem Foto, L'Oceanogràfic Valencia

Der Querschnitt der Langknochen bei den Vorläuferkonstruktion(en) ist sehr wahrscheinlich annähernd rund wie bei allen fissipeden Carnivora (CUBO & CASINOS 1998). Bei den Pinnipedia sind die Langknochen insbesondere der proximalen Extremitäten lateromedial abgeflacht. Dies erhöht einerseits die Verdrängungsfläche beim Antriebsschlag und reduziert gleichzeitig den Widerstand, den die Extremität beim Rückstellschlag überwinden muss. Durch entsprechende Positionierung der Extremität wird so effizient Vortrieb erzeugt und gleichzeitig eine Steuerung möglich.

Bei der Landlokomotion nutzen die Vorläuferkonstruktion(en) wahrscheinlich eine sagittale Pendelbewegungen der Extremitäten unter dem Körper meist durch langsames bis schnelles Gehen und eher selten asymmetrisch über einen (Sprung-)Galopp. Während des Schwimmens werden die Extremitäten auf dieselbe Weise wie während des schnellen Gehens oder Trabens über einen quadrapeden Paddelantrieb genutzt (siehe oben).

Die Isolation des Körpers der pinnipeden Vorläuferkonstruktion(en) erfolgt wahrscheinlich wie bei den terrestrischen Mammalia über das Fell. Die Anzahl und Dicke der Fettzellen innerhalb der Subcutis ist gering und leistet keinen Beitrag zur Körperisolation und dem Erhalt der Körperform. Möglicherweise hat das Fell des/der pinnipeden Vorläufer auch noch keine hydrophobe Eigenschaft. Erst im Laufe der Evolution kommt es dann zu einer Veränderung im Fellaufbau mit erhöhter Haardichte (insbesondere Otariidae), zur Reduktion des Fells (Phocidae und Odobenidae) sowie zum Aufbau eines Blubber.

Otariidae	Phocidae	Odobenus
20 Thoracolumbarwirbel; Verhältnis etwa 3:1		
tendenziell kurzer, muskulär schwacher Schwanz, < ½ Rumpflänge des Tieres		
Keine Clavicula		
schulterüberbaut, rumpfflexibel oder gedrunge mit kurzen Beinen (Dachs- oder Vielfraß-ähnlich)	beckenüberbaut, rumpfflexibel oder gedrunge mit kurzen Beinen (Dachs- oder Vielfraß-ähnlich)	rumpfflexibel oder gedrunge mit kurzen Beinen (Dachs- oder Vielfraß-ähnlich)
schmale, horizontal orientierte Scapula		
Humerus abduziert		
Tuberositas deltoidea groß, evtl. bis über ½-2/3 des Humerusschaftes		
Tuberositas major et minor proximal etwa auf Höhe des Caput humeri		
Epicondylus medialis gut entwickelt	?	Epicondylus medialis gut entwickelt
Olecranon lang		
Brachialindex 81-84,5	Brachialindex 81	
Cruralindex 83-74	Cruralindex ~83	
Pelvis mit flachem und weitem Acetabulum		
Ilium ~ 55% der Pelvislänge		
Winkel Ilium zu Puboischium 15-25°		
Femur abduziert, breiter weit proximal liegender Femurkopf		
Trochanter major am Femur kurz		
Mobile oder intermediäre Fibula		Mobile Fibula
Langknochen im Querschnitt annähernd rund		
plantigrad oder semiplantigrad		
fünf Digiti in Manus und Pes		
Metacarpus V am kräftigsten		
Metapodalia distal fächerförmig → große Kontaktfläche		
Digiti manus III (+IV) am längsten		
Digiti pedis III+IV am längsten		
Digitalbogen vorhanden		
Quadrupeder Paddelantrieb oder Vorderextremitätenantrieb; „drag-based propulsion“	Quadrupeder Paddelantrieb oder Hinterextremitätenantrieb; „drag-based propulsion“	Quadrupeder Paddelantrieb; „drag-based propulsion“
Isolation über Haarkleid, bis max. 40.000 Haare/cm ² , wenig Unterhautfett		

Tabelle 2: Übersicht aller Merkmale der möglichen pinnipeden Ausgangskonstruktion(en)

5.2. Anatomie ausgewählter fossiler Pinnipedimorpha

Nachfolgend werden einige Fossilien diskutiert, die im Rahmen der Evolution der Pinnipedia als Vorläufer oder Übergangsformen betrachtet wurden. Aufgrund ihres jüngeren geologischen Alters im Vergleich zu anderen, eindeutig pinnipedten Formen wurden diese Fossilien in nachfolgenden Arbeiten als Vorläufer und evolutive Zwischenformen ausgeschlossen. „Ob [aber] eine Konstruktion in eine andere transformierbar ist, hängt ... nicht von dem zeitlichen Auftreten ihrer fossilen Reste ab“ (HERKNER 1999, S.32). Der Konstruktionstyp kann bereits vorher existiert haben (HERKNER 1999) und somit im Rahmen der zuvor diskutierten Anforderungen als möglicher Vorläufer der Pinnipedia in Frage kommen.

5.2.1. *Semantor*

1931 beschrieb ORLOV die fossilen Reste von *Semantor*, welche sowohl Merkmale der Lutrinae als auch der Pinnipedia, insbesondere der Phocinae aufweisen. Er stellte den Fund in eine eigene Familie, den Semantoridae und ordnete diese den Pinnipedia zu. Der Fund bestand aus zwei Lumbalwirbeln, dem Beckengürtel, der Beckenextremität und einigen Caudalia. Während das Axialskelett dem der Lutrinae ähnelt, haben Pelvis, Femur und Tibia viele pinnipede Eigenschaften (ORLOV 1933). THENIUS verglich 1949 nochmals die Skelettelemente und fand eine Übereinstimmung von 55,5% mit den Lutrinae, 38,5% intermediäre Merkmale und nur 6,0% Ähnlichkeit mit den Phocidae. Während ORLOV (1931, 1933) das Becken anhand seines längsovalen Foramen obturatum für typisch pinniped erachtete, erwähnte THENIUS (1949), dass auch das Pelvis von *Enhydra* ein derart geformtes Foramen obturatum aufweist. Zudem konnte THENIUS (1949) im Gegensatz zu ORLOV (1931, 1933) keinerlei Ähnlichkeiten im Femur von *Semantor* mit dem der Pinnipedia erkennen. Er ordnete *Semantor* daher systematisch zu den Lutrinae und betrachtet die intermediären Merkmale zwischen Lutrinae und Pinnipedia als Konvergenz. SHANNON (1987) gruppierte *Semantor* gemeinsam mit *Potamotherium* in die Familie Semantoridae. Da aufgrund der fehlenden cranialen Skelettelemente die genaue phylogenetische Beziehung zu den Mustelidae, Ursidae, Phocidae und Enaliarctidae unklar bleibt, werden die Semantoridae als *incertae sedis* innerhalb der Carnivora betrachtet.

Im Gegensatz zu den rezenten und den meisten bekannten fossilen Pinnipedia hatte *Semantor* einen in Relation zur Körpergröße langen Schwanz (ORLOV 1931). Im Vergleich zu *Lutra*, die 25-26 Caudalia hat, war der Schwanz von *Semantor* jedoch kürzer und schwächer mit einer Anzahl von vermutlich 16-18 Caudalia. Anhand der Neuralbögen, die sich bei

Semantor nur an den Caudalia I und II finden, geht ORLOV (1933) davon aus, dass der Schwanz in Reduktion begriffen ist. Bei den Pinnipedia (*Callorhinus*, *Phoca*) finden sich Neuralbögen an den Caudalia 1-3, bei einigen Mustelidae bis zu Caudalia 8 (ORLOV 1933). Trotzdem geht ORLOV (1931) davon aus, dass dem Schwanz von *Semantor* wie bei *Lutra* eine Rolle beim Schwimmen zukomme. Bei *Enhydra* spielt der Schwanz trotz einer Anzahl von 20-21 Caudalia (ESTES 1980) keine Rolle bei der Antriebserzeugung (FISH 2001).

Aufgrund seines zeitlichen Auftretens im Pliozän kommt *Semantor* selbst als pinnipeder oder auch nur phocider Vorläufer nicht in Frage. Die von ihm repräsentierte, vermutlich rumpfflexible da Lutrinae-ähnliche Konstruktion spiegelt aber möglicherweise den Konstruktionstyp eines pinnipeden Vorläufers wieder und könnte, insbesondere was den Umbau von Beckengürtel und -extremität anbelangt, von Interesse sein.

5.2.2. *Potamotherium*

Potamotherium wurde als frühester fossiler Lutrinae beschrieben, welcher in seinem Skelettbau pinnipede Merkmale aufweist (HELBING 1921, SAVAGE 1957). Dieses Fossil hatte etwa die Größe von *Lutra* und mit der Wirbelformel C7, Th14, L6, S3, Cd18 die für Lutrinae typische Anzahl an Thoracolumbarwirbel (SAVAGE 1957). Da jedoch die Extremitäten im Vergleich zu *Lutra* kürzer sind, war vermutlich eine deutliche Ventralflexion der Wirbelsäule notwendig, um den Rumpf bei der Landlokomotion vom Untergrund abzuheben. Die Processus spinosi der Thoracal- und Lumbalwirbel sind kurz und nach caudal geneigt, was mit der Ventralflexion bei der Landlokomotion zusammenhängen könnte (SAVAGE 1957). Die Höhe sowie Neigungswinkel der Processus spinosi wie auch die Form der Ala ossis ilii deuten aber auch auf eine Vergrößerung des M. iliocostalis hin. Bei den Pinnipedia sind die einzelnen Segmente dieses Muskels teilweise miteinander verwachsen, so dass von Atlas bis Sacrum ein durchgängiger Muskelkomplex entsteht (SAVAGE 1957). Laterale Rumpfbewegungen erfolgen bei den Pinnipedia über diesen Muskel. In diesen Eigenschaften ähnelt *Potamotherium* den Pinnipedia, auch wenn durch die im Vergleich zu den Cervicalwirbeln weiter medial gelegenen Processus articulares der Lumbalwirbel laterale Bewegungen beeinträchtigt werden (SAVAGE 1957).

Die Vorderextremität von *Potamotherium* ähnelt im proximalen Bereich der von *Phoca* und zeigt distal Merkmale von *Lutra*. Form und Breite der Scapula sowie eine hohe Spina scapulae, wie man sie auch bei den Pinnipedia findet, lassen auf hohe Beweglichkeit und erhebliche Rotationsmöglichkeiten im Schultergelenk schließen und ermöglichen eine große

Ansatzfläche für die Schultermuskulatur (SAVAGE 1957). Die Mm. subscapularis, infraspinatus, supraspinatus und teres minor sind an den Bewegungen des Schultergelenks beteiligt und halten den Humeruskopf in der Cavitas glenoidales. Wie bei den Pinnipedia sind diese Muskeln bei *Potamotherium* wahrscheinlich stärker entwickelt als bei den rezenten Lutrinae (SAVAGE 1957). Die Scapula zeigt eine Spina scapulae accessoria (HELBING 1921), die wahrscheinlich homolog zu der der Ursidae und einiger Canidae, nicht aber der Otariidae ist (SAVAGE 1957). Der Humerus ist im Vergleich zum Antebrachium kurz, kräftig und gebogen mit einer hohen Crista deltopectoralis (SAVAGE 1957). Nach BERTA & RAY (1990) ist *Potamotherium* der einzige fissipede Carnivore mit einer den Pinnipedia vergleichbaren Crista deltopectoralis. Hierbei wird jedoch die fehlende Crista deltopectoralis bei *Odobenus* vernachlässigt (vgl. Kapitel 4.4.1). Das Olecranon hat ähnlich dem der Pinnipedia einen nach medial gerichteten Haken an seinem dorsalen Ende (HELBING 1921, SAVAGE 1957). Gemeinsam mit der Spina scapulae accessoria weist dies sowohl auf eine schwimmende als auch grabende Lebensweise hin (HELBING 1921). Die Rotationsfähigkeit im Unterarm ist im Vergleich zu *Lutra* reduziert. Diese Eigenschaft zeigen nach SAVAGE (1957) viele aquatisch lebende Mammalia.

Der Winkel zwischen Sacrum und Pelvis beträgt bei den meisten terrestrischen Carnivora etwa 55°, bei den Pinnipedia etwa 30°, bei *Lutra* 35° und bei *Potamotherium* 25°. Die Reduktion des Winkels hängt vermutlich mit der Haltung der Extremität zusammen, welche bei *Phoca* permanent nach caudal in Verlängerung zur Körperlängsachse gehalten und bei *Lutra* während des Schwimmens nach caudal mit nach dorsal gerichteten Plantarflächen gestreckt werden (SAVAGE 1957). Sowohl das im Vergleich zu *Lutra* weiter cranial liegende Acetabulum am Pelvis als auch das Längenverhältnis von Femur zu Tibia mit 1:1,5 ähnelt den Gegebenheiten bei *Odobenus* (HELBING 1921). Durch die Lage des Acetabulum auf Höhe des Sacrum und dem kurzen Femur, kann die Extremität nahe an den Körper gebracht werden. In dieser Hinsicht steht *Potamotherium* näher bei den Pinnipedia als bei *Lutra* (SAVAGE 1957). Solange sich ein Tier an Land fortbewegen muss, dürfen sowohl die Femurlänge als auch der Winkel zwischen Sacrum und Pelvis einen bestimmten Wert nicht unterschreiten. Die Otariidae liegen mit einem Winkel von etwa 25° und einer Relation von Femur zu Tibia von 1:2,1 nahe an diesem Limit (SAVAGE 1957). Das Ilium ist bei *Potamotherium* wie bei den Pinnipedia nach lateral ausgestellt, um den Femur mithilfe der Glutealmuskulatur zu rotieren und abduzieren (SAVAGE 1957). Die Capsula articularis genu ist schwach entwickelt und nach HELBING (1921) vermutlich ähnlich wie bei den Phocidae in die Rumpfkontur eingeschlossen. Dadurch ist zwar die Beweglichkeit im Kniegelenk reduziert, dafür kann der Unterschenkel stärker rotiert werden und die Beckenmuskulatur hat

Adduktions- und Abduktionswirkung (HELBING 1921). *Digitus pedis I* ist bei *Potamotherium* proportional länger als bei anderen terrestrischen Carnivora, aber nicht so ausgeprägt wie bei *Enhydra* oder den Pinnipedia (SAVAGE 1957).

Die Wasserlokomotion erfolgte vermutlich über die Hinterextremitäten (HELBING 1921, SAVAGE 1957). Anhand der Anatomie und Muskelrekonstruktionen von *Potamotherium* waren dessen Hinterextremitäten zu kräftigen Rückschwingen durch Oberschenkelflexion, Unterschenkelstreckung und Fußflexion in der Lage und hatten an Land tragende Funktion. Der Schwanz diente beim Schwimmen als Steuer und agierte an Land möglicherweise als Gleichgewichtsorgan (SAVAGE 1957). Aufgrund der Anatomie sind starke Oberarmflexionen und Unterarmextensionen möglich, lassen einen Einsatz der Vorderextremität beim quadrupeden Paddeln oder zum Graben zu. Zum schnellen Schwimmen wurde Antrieb vermutlich über dorsoventrale Bewegungen der Hinterextremitäten erzeugt, die Vorderextremitäten agierten dabei zum Steuern durch Ab- und Adduktion ähnlich der rezenten Fischotter (*Lutra*).

In neueren Publikationen (WANG *et al.* 2005, RYBCZYNSKI *et al.* 2009, WOLSAN 1993) wird *Potamotherium* in Verbindung mit der Evolution der Pinnipedia diskutiert. Da WANG *et al.* (2005) eine Monophylie der Pinnipedia mit ursoidem Ursprung favorisieren, entkoppeln sie *Potamotherium* aus der Debatte um die pinnipede Phylogenie und nehmen an, dass die anatomischen Eigenschaften, welche im Zusammenhang mit der aquatischen Lebensweise stehen, unabhängig entstanden. Von seiner äußeren Erscheinung ist *Potamotherium* wie *Puijila* otterähnlich (RYBCZYNSKI *et al.* 2009). Wie bereits diskutiert kommt die rumpfflexible Konstruktion von *Potamotherium* mit einem zwar langen, jedoch in Reduktion begriffenen Schwanz als Vergleichsmodell für einen pinnipeden Vorläufer oder eine frühe Form in der Evolution der Pinnipedia durchaus in Frage (s. Kapitel 5.2.1).

5.2.3. *Puijila*

Im Jahre 2009 erschien in der Zeitschrift „Nature“ ein Artikel über den Fund eines nahezu vollständigen Skelettes eines semiaquatischen Carnivoren mit einer geschätzten Kopf-Rumpf-Länge von etwa 110 cm. Während das postcraniale Skelett dem des Nordamerikanischen Fischotters (*Lontra canadensis*) ähnelt, weisen einige Merkmale im Schädel auf eine Verwandtschaft mit den Pinnipedia hin. Voller Enthusiasmus wurde das Tier als „morphological link in early pinniped evolution“ (RYBCZYNSKI *et al.* 2009, S. 1021) bezeichnet. Während WERNER (2012) argumentiert, dass nahezu alle anatomischen

Merkmale von *Puijila* denen von Ottern, nicht aber von Pinnipedia entsprechen, listen RYBCZYNSKI *et al.* (2009) in ihrer Arbeit Eigenschaften, die *Puijila* von *Lontra* unterscheiden. Dazu zählen eine nach „posterodorsal erweiterte“ Scapula, ein niedriger Grat auf der Fossa infraspinata, anhand derer auf einen breiten M. teres wie bei *Potamotherium*, *Enaliarctos* und rezenten Pinnipedia geschlossen wird, und eine hervorstehende Crista deltopectoralis am Humerus. Die Manus sei länger als bei *Lontra* und sowohl in Manus als auch in Pes sei Digitus I in Relation zu den anderen Digiti verlängert, wenn auch kürzer als Digitus II. Die Digiti pedis seien „viel länger“ („much longer“, RYBCZYNSKI *et al.* 2009, S. 1023) als bei *Lontra* und an ihren distalen Enden dorsoventral abgeflacht. Der Schwanz von *Puijila* „schien kürzer und feingliedriger“ als der von *Lontra* gewesen zu sein (RYBCZYNSKI *et al.* 2009). Anhand dieser Eigenschaften, „relativ kurzen“ Ossa Ilii et femoris sowie einiger Schädelmerkmale wird *Puijila* von den Autoren phylogenetisch mit *Amphicticeps shackelfordi* (Arctoidea), von dem nur ein Schädel bekannt ist, *Potamotherium valletoni* und *Enaliarctos* gruppiert (RYBCZYNSKI *et al.* 2009).

Puijila wurde in Gesteinsschichten des Miozän gefunden, aus denen bereits eindeutig pinnipede Fossilien stammen und auch aus älteren Schichten sind pinnipede Fossilien bekannt. Damit lässt sich *Puijila* als direkter Vorläufer der Pinnipedia ausschließen (WERNER 2012). Ob *Puijila* nun als früher Pinnipede gewertet wird oder nicht, ein „missing link“ und pinnipeder Vorfahre stellt dieses Fossil mit großer Wahrscheinlichkeit nicht dar. Nach DIEDRICH (2011) handelt es sich eher um eine separate Linie, welche etwa 25 Millionen Jahre nach dem von ihm beschriebenen phociden Vorläufer, *Praephoca*, zu einer aquatischen Lebensweise überging. *Praephoca* hat ein Mindestalter von 47- 51 Ma und lässt den Schluss zu, dass die Pinnipedia bereits im mittleren Paleozän nahezu voll entwickelt waren (DIEDRICH 2011). Trotzdem lässt sich *Puijila* aufgrund seines Alters nicht als Konstruktionsmodell ausschließen.

Große Füße mit wahrscheinlich durch Schwimmhäute verbundenen Zehen, starke Vorderextremitäten und ein unspezialisierter Schwanz lassen für *Puijila* eine quadrupede Schwimmweise vermuten. RYBCZYNSKI *et al.* (2009) gehen davon aus, dass keine Unterwasserlokomotion durch synchrones Paddeln der Hinterextremitäten wie bei *Lontra* möglich war. *Puijila* entspricht einer rumpfflexiblen Konstruktion mit einer quadrupeden Wasserlokomotion ähnlich dem Mink (*Mustela vison*), aus der sich sowohl ein Vorder- als auch ein Hinterextremitätenantrieb entwickeln könnte.

5.2.4. *Enaliarctos*

Die Gattung *Enaliarctos* umfasst bis heute fünf Arten. Nach BERTA (1991) handelt es sich bei *Enaliarctos* um ein Metataxon und um das Schwestertaxon der übrigen Pinnipedia, bei den „Enaliarctidae“ um ein Paraphylum. Die Typusart ist *Enaliarctos mealsi*, mit einem Fossilalter von 23 Ma. 1989 wurde ein nahezu vollständiges Skelett beschrieben mit einer geschätzten Länge von 1,4-1,5 m und einem Gewicht von 73-88 kg (BERTA *et al.* 1989). Im Gegensatz zu den zuvor genannten Fossilien hatte *Enaliarctos* bereits flossenförmige Vorder- und Hinterextremitäten und war vom Körperbau den Otariidae ähnlich.

An den Lendenwirbeln weisen lange Processus transversi und große Processus mamillares als Ansatzstellen der Epaxial- und Hypaxialmuskulatur auf hohe vertikale und laterale Beweglichkeit (BERTA *et al.* 1989). Wie bei den meisten terrestrischen Arctoidea und *Odobenus* hat *Enaliarctos* sechs Lumbalwirbel (BERTA *et al.* 1989, BERTA & RAY 1990, NARITA & KURATANI 2005). Alle anderen Pinnipedia haben gewöhnlich fünf Lumbalia (KING 1983). Die Processus transversi sind wie bei den anderen Arctoidea mit Ausnahme der Ursidae nach cranial gerichtet (DAVIS 1964, BERTA & RAY 1990).

In der Scapula ist die Fossa supraspinata wie bei den Otariidae annähernd doppelt so groß wie die Fossa infraspinata (BERTA & RAY 1990). Diese Fläche ist Ansatz für den M. supraspinatus, welcher die Scapula nach caudal rotiert (BERTA *et al.* 1989). Der Humerus hat eine große Crista deltopectoralis, welche von der Tuberositas major bis über etwa $\frac{3}{4}$ der Schaftlänge zieht (BERTA *et al.* 1989, BERTA & RAY 1990). Dies ermöglicht eine starke Flexion und Adduktion des Humerus (BERTA *et al.* 1989). Proximal der Trochlea humeri befindet sich wie bei den Pinnipedia und *Potamotherium* eine flache Fossa olecrani (SAVAGE 1957, BERTA & RAY 1990). Der Processus anconeus am Olecranon ähnelt dem der Ursidae (BERTA & RAY 1990). Die Digiti manus sind auf der Radialseite am längsten, auf der Ulnarseite am kürzesten. Die Phalanx media digitus V in der Manus ist im Gegensatz zu den Otariidae und *Odobenus* und wie bei den Phocidae nicht reduziert (BERTA *et al.* 1989, BERTA & RAY 1990). Die Terminalphalangen enden distal flach und wie bei den Otariidae und *Odobenus* setzen hier wahrscheinlich knorpelige Verlängerungen (BERTA *et al.* 1989).

Das Pelvis von *Enaliarctos* zeigt Eigenschaften der rezenten Pinnipedia mit einem im Vergleich zum Puboischium kurzen Ilium (BERTA *et al.* 1989, BERTA & RAY 1990). Dadurch entstehen am längeren Puboischialbereich große Ansatzflächen für die Beinadduktoren (BERTA *et al.* 1989). Eine Vertiefung am Caput femoris für das Lig. capitis ossis femoris weist

auf eine verstärkte Fixierung des Femurkopfes an das Pelvis hin. Damit war *Enaliarctos* terrestrischer als spätere Pinnipedia (BERTA *et al.* 1989).

Tibia und Fibula sind länger als das Femur. Dadurch entstehen sowohl große Ansatzflächen für Extensoren und Flexoren des Fußes als auch für die Ischiocruralmuskulatur (Mm. gracilis, biceps femoris, semitendinosus; BERTA *et al.* 1989). Auf eine proximale Verwachsung von Tibia und Fibula gibt es keinen Hinweis (BERTA & RAY 1990, BERTA 1991). Damit hat *Enaliarctos* wie *Odobenus*, *Lutra*, *Ailuropoda* und die Ursidae eine mobile Fibula. Am distalen Ende der Fibula zeigt der Malleolus lateralis einen wohldefinierten abgerundeten Kiel, den Processus lateralis fibulae (BERTA *et al.* 1989, BERTA & RAY 1990). Dieses Merkmal findet man bei *Potamotherium*, den Ursidae und Phocidae, es fehlt aber den Otariidae und *Odobenus* (BERTA *et al.* 1989).

Das Gelenk zwischen Tibia und Astragalus ist nach BERTA (1991) dem der Ursidae ähnlich. Das Tuber calcanei ist lang und schlank wie das terrestrischer Arctoidea (BERTA & RAY 1990). Die Terminalphalangen sind wie in der Manus distal flach und wiesen möglicherweise knorpelige Verlängerungen wie bei den Otariidae und *Odobenus* auf (BERTA *et al.* 1989). Die Hinterextremität als Ganzes ist proportional länger als die Vorderextremität, worin *Enaliarctos* den Phocidae ähnelt und sich von den Otariidae und *Odobenus* unterscheidet, bei denen die Vorderextremität in etwa die Länge der Hinterextremität aufweist oder etwas länger ist. Diese lange Hinterextremität weist darauf hin, dass die Tibia noch nicht in dem Maße verkürzt ist wie bei den späteren Pinnipedia (BERTA & RAY 1990).

Das Skelett von *Enaliarctos* zeigt eine Mischung ursoider Merkmale (Schädel und Bezahnung mit Reisszähnen) sowie Eigenschaften der Otariidae, *Odobenus* und der Phocidae sowie anderer fossiler Pinnipedia (BERTA & RAY 1990, WANG *et al.* 2005). Zunächst wurde dieses Fossil als Zwischenstufe der pinnipeden Evolution zwischen einer bärenähnlichen Form und den Otarioidea betrachtet, später als Schwestergruppe der anderen Pinnipedia (BERTA *et al.* 1989). Betrachtet man *Enaliarctos* als frühesten Pinnipeden, bleibt eine große Lücke in der Evolutionsreihe zwischen einem terrestrischen Vorläufer und den Pinnipedia mit Flossen (RYBCZYNSKI *et al.* 2009).

Enaliarctos schwamm vermutlich mithilfe des Axialskeletts und der Vorder- und Hinterextremitäten (BERTA *et al.* 1989, BERTA & RAY 1990, RYBCZYNSKI *et al.* 2009). Hinweise darauf sind eine große Fossa supraspinata, eine gut entwickelte Crista deltopectoralis, große Tuberculi am Humerus und eine allgemeine Reduktion der Extremitäten. An Land konnten die Hinterextremitäten zweifelsohne eingesetzt werden. Ein großer Trochanter minor sowie

eine tiefe Fossa trochanterica ermöglichten sowohl laterale Rotationen als auch Adduktionen der Hinterextremität (BERTA *et al.* 1989). Nach BEBEJ (2009) ähnelt *Enaliarctos* bezüglich seiner allgemeinen Skelettproportionen Schwimmern mit Hinterextremitätenantrieb. Auch im Hinblick auf die lange Lumbarregion, die größeren Hinterextremitäten und die nach lateral ausgestellten Ossa ilii (BERTA & RAY 1990) schwamm *Enaliarctos* sehr wahrscheinlich hauptsächlich mit den Hinterextremitäten (BEBEJ 2009).

5.2.5. Weitere fossile Formen im Zusammenhang mit möglichen pinnipeden Stammgruppen

Ein zu einer weiteren hypothetisierten Stammgruppe und möglicherweise nächster Verwandter der Pinnipedimorpha ist *Kolponomos*, ein semiaquatisches Schwestertaxon amphicyodontider Ursoidea aus küstennahen marinen Gesteinen des frühen Miozäns (TEDFORD *et al.* 1994, UHEN 2007). Jedoch besteht der Fund aus einem Schädel und nur einigen wenigen Wirbeln und Fußknochen (TEDFORD *et al.* 1994, UHEN 2007). Damit lassen sich keine eindeutigen Rückschlüsse auf Körperbau und Schwimmweise ziehen.

KELLOGG (1922) erwähnt die Oxyaenidae, eine Gruppe der Creodonta als mögliche Vorläufer der Pinnipedimorpha. In ihrem Körperbau, einem langgestreckten Rumpf mit kurzen Beinen und kurzem Schwanz, ähneln diese den heutigen Mustelidae und Viverridae. Sie waren plantigrad und keine schnellen Läufer. Ihren Ursprung hatten sie vermutlich auf dem nordamerikanischen Kontinent im Paläozän (GOSWAMI & FRISCIA 2010). Bei den Creodonta wurden die Reisszähne (Brechschere) von Molaren gebildet (GOSWAMI & FRISCIA 2010), bei den Carnivora dagegen von den P⁴/M₁ (SAVAGE 1977). Da Schädel und Bezahnung von *Enaliarctos* (vgl. Kapitel 5.2.4) eine Zwischenform zwischen den rezenten Otariidae und den Hemicyonidae (Arctoidea, unteres Oligocene; TEDFORD 1976, SHANNON 1987) mit den typischen carnivoren Reisszähnen (ABELLA *et al.* 2014) repräsentieren und Creodonten im Vergleich zu den Carnivora und rezenten Pinnipedia eine weniger flexible Lendenwirbelsäule hatten (SAVAGE 1977), lassen sich die Oxyaenidae als Vorläufer ausschließen. Die rumpfflexible Konstruktion bleibt jedoch eine mögliche Vorläuferkonstruktion.

5.3. Beschreibung der hypothetischen Ausgangskonstruktion(en)

Es ist besonders auffällig, dass der Hauptteil der als mögliche Vorläufer der Pinnipedia diskutierten fossilen Formen (*Puijila*, *Semantor*, *Potamotherium*, Oxyaenidae) einen langgestreckten, flexiblen Rumpf mit kurzen Extremitäten aufweisen. Zu einer solchen rumpfflexiblen Konstruktion als Vorläuferkonstruktion der Pinnipedimorpha, mit den unterschiedlichsten Antriebsmodi bei der Wasserlokomotion, gelangt unter anderem auch die Diskussion zu den Anforderungen an den bzw. die pinnipeden Vorläufer (vgl. Kapitel 5.1).

Aufgrund des Vorderextremitätenantriebs der Otariidae wird oben neben einer rumpfflexiblen auch eine schulterüberbaute Konstruktion als Vorläufer diskutiert. Schulterüberbaute Konstruktionen unter den Mammalia findet man bei den Ursidae und den großen Amphicyonidae wie z. B. *Amphicyon* oder *Ischyrocyon* (SORKIN 2006). Die Schulterüberbauung der großen Amphicyoninae hängt vermutlich mit der starken Bemuskulung der Vorderextremität zum Festhalten der Beute zusammen, da diese Tiere nach SORKIN (2006) sehr wahrscheinlich solitäre Jäger waren, welche ihre Beute über längere Strecken bei geringerer Geschwindigkeit im Vergleich zu rezenten Lauerjägern verfolgten (FIGUERIDO *et al.* 2011).

Die Ursidae werden aufgrund von zwei Merkmalen zu den schulterüberbauten Tieren gezählt: die Braunbären (*Ursus arctos*) haben einen Schulterbuckel und der Eisbär (*Ursus maritimus*) nutzt seine Vorderextremitäten beim Schwimmen zur alleinigen Vortriebserzeugung. Beim Braunbären ist die Vorderextremität (Scapula + Humerus + Radius + Manus) etwa 14% länger als die Hinterextremität (Femur + Tibia + Pes; LAMY 2001, NICOLIER 2001). Bei den Eisbären haben die Vorder- und Hinterextremitäten etwa gleiche Länge (RENOUS *et al.* 1998). Leider sind jedoch hierzu und auch zu anderen Ursidae keine Messdaten zu finden. Der charakteristische Schulterbuckel der Braunbären deutet auf eine starke Schultermuskulatur hin, welche wahrscheinlich bei der Jagd zum Festhalten großer Beute (u.a. Elche) ähnlich wie bei den Amphicyoninae aber auch zum Graben nach kleineren Beutetieren (z.B. Lemmings) und Höhlen notwendig ist.

Die schulterüberbauten Amphicyoninae und Ursidae sind große und schwere Tiere mit Gewichten von bis zu 550 kg (SORKIN 2006) bzw. 389 kg (PASITSCHNIAK-ARTS 1993). Nach WOLFF & GUTHRIE (1985), FISH & STEIN (1991) sowie FISH (2000) sind semiaquatische Mammalia größer als verwandte terrestrische Formen (Ausnahme Flusspferd, *Hippopotamus*) und von eher geringer Größe mit Gewichten unter 100 kg. Es ist daher

anzunehmen, dass die evolutiven Vorläufer der otariiden Pinnipedimorpha kleiner waren als die heutigen Otariidae. Damit wird eine schulterüberbaute Konstruktion als mögliche Vorläuferkonstruktion der Otariidae ausgeschlossen.

Obwohl die Hinterextremitäten nahezu aller Carnivora um etwa 10% länger sind als die Vorderextremitäten (SAVAGE 1977), findet man mit den Arten *Bassariscus* und *Bassaricyon* zwei relativ beckenüberbaute Formen. Die im Vergleich zu den Vorderextremitäten deutlich längeren Hinterextremitäten in Verbindung mit einem langen Schwanz helfen jedoch beim Springen von Ast zu Ast und sind mit hoher Wahrscheinlichkeit eine anatomische Spezialisierung, welche auch bei anderen arborealen Mammalia auftritt, z.B. Baumkänguruhs (*Dendrolagus*) und vielen Primaten (SCHMIDT 2005, eigene Beobachtung in diversen Zoologischen Gärten). Aus diesem Grund wird die beckenüberbaute Konstruktion mit einer Hinterextremitätenlänge von >10% im Vergleich zur Vorderextremität als terrestrische Vorläuferkonstruktion der Phocidae ausgeschlossen.

Damit bleibt neben der rumpfflexiblen Form, die zu allen Konstruktionen der rezenten und vermutlich auch fossilen Pinnipedia führen kann, noch eine Konstruktion mit gedrungenem Körper, kurzen Beinen und kurzem Schwanz ähnlich der Dachse (*Taxidae*) oder dem Vielfraß (*Gulo*) als Möglichkeit für einen Vorläufer. Dabei handelt es sich wie bei der rumpfflexiblen Konstruktion um eine omnipotente Konstruktion, d.h. sowohl die Entstehung eines Vorder- als auch Hinterextremitätenantriebs ist möglich. Beim Schwimmen wird ein quadrunder Paddelantrieb eingesetzt. Beide Konstruktionstypen findet man rezent bei den Mustelidae (Abbildung 5-17).

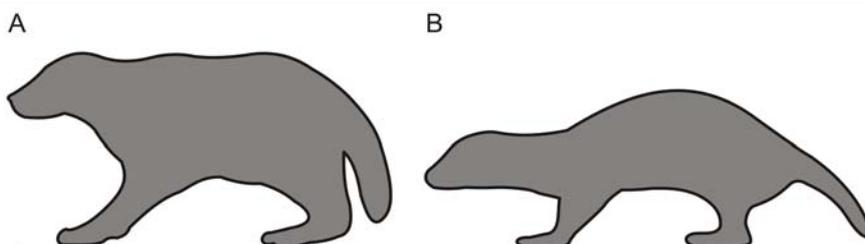


Abbildung 5-17: Konturen der beiden möglichen pinnipeden Ausgangskonstruktionen, A) gedrungen, B) rumpfflexibel.

6. Verspannungssysteme

Aufgrund der geringen Dichte von Luft im Vergleich zu tierischem Gewebe, sind Tiere an Land der Schwerkraft unterworfen. Die Druck- und Zugbelastung, welcher ein Tier ausgesetzt ist, wird nicht nur durch seine Masse, sondern auch durch seine Konstruktion selbst beeinflusst (BIEWENER 1990, PREUSCHOFT *et al.* 1994). Besonders bei Tetrapoden, die sich mit vom Boden abgehobenem Rumpf an Land fortbewegen, muss die Wirbelsäule einem Durchhängen und Verdrehen zwischen Schulter- und Beckengürtel entgegenwirken (GRAY 1944, KUMMER 1959, PREUSCHOFT *et al.* 1994, SALISBURY 2001). Ein solches Durchhängen des Rumpfes muss sowohl statisch als auch dynamisch verhindert werden. Wie ein Körper während der Fortbewegung gegen mechanische Belastung verspannt ist, bezeichnet man als Verspannungssystem (SALISBURY 2001, Abbildung 6-1).

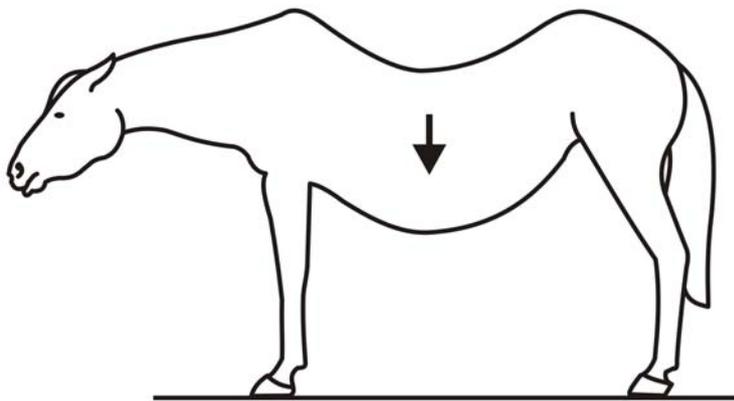


Abbildung 6-1: Notwendigkeit des Verspannungssystems am Beispiel des Pferdes (nach PREUSCHOFT *et al.* 1994). Ohne das Verspannungssystem würde der Rumpf zwischen den Extremitäten durchsacken, eine Fortbewegung wäre so nicht möglich.

Im Laufe der Zeit wurden verschiedene Thesen zur Rumpfverspannung der Tetrapoden entwickelt und wieder verworfen. Nach der Vermutung, dass die Neuralbögen der Wirbel oder die Dorsalmuskulatur selbst die Stabilität der Wirbelsäule aufrechterhalten, wurden verschiedene Brückenkonstruktionen diskutiert (siehe dazu SLIJPER 1946). SLIJPER (1946) war der erste, der erkannte, dass nicht allein die Wirbelsäule das Körpergewicht trägt, sondern das komplette Rumpfskelett mit seiner Muskulatur und seinen Bändern. Ihm zufolge kann das gesamte Rumpfskelett der Mammalia mit einer elastischen Bogen-Sehnen-Konstruktion verglichen werden, bei der Schultergürtel, Pelvis und Körperachse gemeinsam ein teilweise zugbelastbares Element, den Bogen, darstellen (Abbildung 6-2). Die Sehne wird vom Sternum, der ventralen Abdominalmuskulatur und der Linea alba gebildet (SLIJPER 1946). Sie verhindert durch Zugspannung eine Streckung des Bogens. Die

Rumpfverspannung kleiner Säugetiere mit aufgebogenem Rücken wird mit dem Bogen eines Bogenschützen, die großer Säugetiere mit einem Violinenbogen gleichgesetzt (HILDEBRAND & GOSLOW 2004). Auch die schrägen Bauchmuskeln haben neben dem M. rectus einen erheblichen Anteil an der Längsverspannung (KUMMER 1959). Sie verbinden außerdem gemeinsam mit den Rippen und den Mm. transversi abdominis Bogen und Sehne miteinander (SLIJPER 1946). Zudem tragen die extrinsischen Muskeln der Extremitäten zur Bogen-Sehnen-Konstruktion bei, indem sie sowohl die Abdominal- als auch die Epaxialmuskulatur unterstützen (GRAY 1944, SLIJPER 1946).

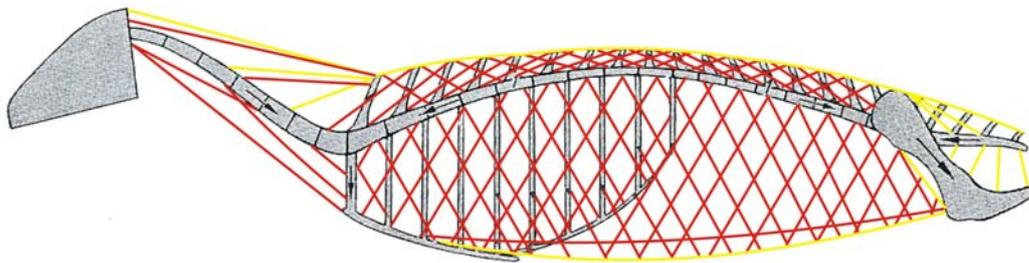


Abbildung 6-2: Bogen-Sehnen-Konstruktion nach SLIJPER (1946), modifiziert nach NICKEL *et al.* (2004)

Kopf und Hals bilden einen Kragarm ("loaded beam" SLIJPER 1946), der an die Bogen-Sehnen-Konstruktion des Rumpfes angehängt und nur einseitig gelagert ist. Gehalten wird dieser Träger von der pars cervicis des M. serratus ventralis, den Mm. trapezius et rhomboideus und zum größten Teil durch den M. splenius (SLIJPER 1946). Außerdem ist das Lig. nuchae (soweit vorhanden) und dorsal neben dem M. splenius, die Mm. semispinalis et spinalis sowie ventral die Mm. scaleni, sternocephalicus et longus capitis an der Verspannung von Kopf und Hals beteiligt (NICKEL *et al.* 2004). Die Halswirbelsäule großer Säugetiere kann als umgekehrte Bogen-Sehnen-Konstruktion gesehen werden (KUMMER 1959, HILDEBRAND & GOSLOW 2004). Die Verbindung des Halses mit dem Rumpf ist beweglich, was das Verschieben des Körperschwerpunkts durch Heben oder Senken des Kopfes bei entsprechender Halslänge und eine damit zusammenhängende Veränderung der Gesamtgleichgewichtslage ermöglicht (NICKEL *et al.* 2004). In ihrer Funktion als Hebelarm sind Kopf und Hals über die Ligg. nuchae et supraspinale auch erheblich an der Aufrechterhaltung der elastischen Spannung der gesamten Wirbelsäule beteiligt (HOLMER 2005).

SLIJPERS Modell der Bogen-Sehnen-Konstruktion wird auch in neuerer Literatur als gültig befunden. Sie stellt aber ein passives, statisches System dar. Im Gegensatz dazu ist der Tierkörper aktiv und dynamisch und muss bei der Fortbewegung auf sich in Größe und Richtung verändernde Kräfte reagieren (HILDEBRAND & GOSLOW 2004). Bei den meisten Mammalia ruht die Hauptgewichtslast auf der Vorderextremität und es entstehen bei der Vorwärtsbewegung am Schultergürtel größere Schubkräfte als am Beckengürtel. Diese Schubkräfte variieren je nach Schnelligkeit der Bewegung (NICKEL *et al.* 2004). Die auf die Wirbelsäule wirkenden Biegekräfte sind aufgrund der Dornfortsätze insbesondere im Schulterbereich deutlich geringer als SLIJPER u.a. annahmen. Die Ausrichtung der Dornfortsätze erfolgt so, dass sie nur axial wirkende Kräfte aufnehmen müssen, nämlich Gewicht und Trägheitskräfte. Letztere erhalten während der Fortbewegung auch horizontale Komponenten (EBEL *et al.* 1998, EBEL 2014b). Die variierenden Lasten entlang der dorsalen Rumpfkontur, der Wirbelsäule, an den Seiten des anterioren Rumpfes und dem Brustkorb bei der Fortbewegung entsprechen überwiegend Druckspannungen, denen druckfeste Skelettmaterialien wie Knochen oder Knorpel entgegenwirken. Dies sind die Wirbel, Rippen und das Sternum (HOHN-SCHULTE *et al.* 2013). Aufgrund der gebogenen Form der Rippen können nur geringe Kräfte wirksam sein, welche dem Zusammenhalt und Schutz dienen und ähnlich einer Ballonhülle Zugkräfte übertragen (EBEL 2014b). Im caudalen Rumpfbereich reagieren zugfeste Strukturen, nämlich die *Mm. obliqui* auf die sich verändernden Kräfte. Da sich die Druck- und Zugkräfte entlang der Körperperipherie konzentrieren, bleibt das Körperinnere unbelastet und lässt Raum für die Bauchhöhle (HOHN-SCHULTE *et al.* 2013). Der Bauchraum mit seinem wenig kompressiblen Inhalt (hydrostatischer Körper) funktioniert ebenfalls als druckübertragendes Element innerhalb des Rumpfes (PREUSCHOFT *et al.* 1994).

Die Rippen dienen aber nicht nur dem Zusammenhalt und der Kraftübertragung bei der statischen Körperhaltung und Fortbewegung, sondern sind bei den Amniota aufgrund ihrer Mobilität und der Differenzierung der Hypaxial- zu Intercostalmuskeln an der Costalatmung beteiligt (JANIS & KELLER 2001). Bei den Mammalia kann bei schneller Lokomotion die Atmung mit dem Bewegungszyklus synchronisiert werden (CARRIER 1987, JANIS & KELLER 2001, Abbildung 6-3).

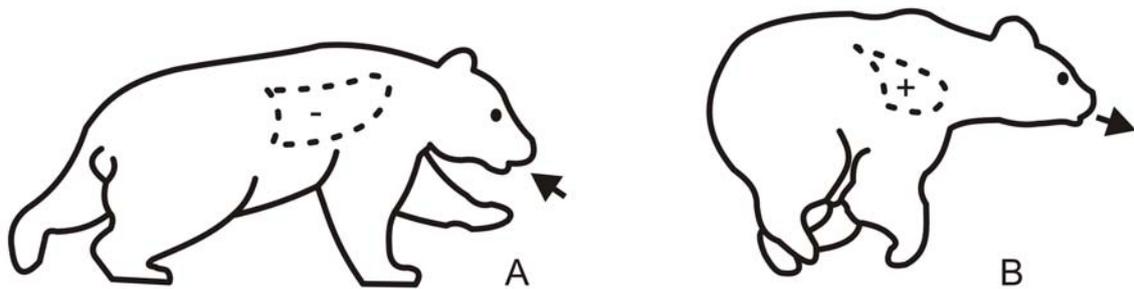


Abbildung 6-3: Dorsalflexion erweitert die Brusthöhle und unterstützt die Inspiration (A), während Ventralflexion das Gegenteil bewirkt (B), nach CARRIER 1987 und RENOUS *et al.* 1998

In den 1970ern postulierte GUTMANN, dass die Prinzipien der Hydraulik auch die der Morphologie und lebenden Organismen seien und beschrieb Organismen als maschinenhafte hydraulische Gebilde und Energiewandler nach dem Energie-Erhaltungssatz (GUTMANN 1972, 1973, EDLINGER *et al.* 1991, GUTMANN & EDLINGER 1994, GUTMANN 1994, GRASSHOFF 1994). Anstatt nur einzelne Bereiche der Tiere zu betrachten, wird in GUTMANN'S Hydrosklett-Theorie die Interaktion der Körperteile bis hinunter auf die Ebene von Geweben und Zellen analysiert. Größere Organismen entsprechen einem Komplex von Hydrauliken, einem Gefüge wässriger Füllungen, eingeschlossen in flexible Membranen oder komplexere Hüllen. Der im Inneren der Hülle vorhandene Druck gibt die Grundform der sogenannten Hülle-Füllungs-Konstruktion vor, eine Kugel. Zugfeste oder kontraktile verspannende Elemente und Bandagen verändern die Form der Hülle-Füllungs-Konstruktion unter Energieaufwand. Harte Skelettelemente stabilisieren Weichteile ohne Kraftaufwand (GRASSHOFF 1994). Knochen entstehen, wo Druckspannung auftritt und werden entsprechend der auftretenden Druckspannungen umgestaltet (GOODRICH 1930, PAUWELS 1965, Wolffsches Gesetz, WAINWRIGHT 2000). Der Zusammenhang einzelner hydraulischer Untereinheiten wie der Organe, Fettgebe-, luft- oder flüssigkeitsgefüllter Kammern (z. B. Blut, Lymphe, Urin) wird hauptsächlich durch Bindegewebe gewährleistet. Dieses beeinflusst als innere und äußere Verspannungsstruktur die Form des Körpers (GOODRICH 1930, HERKNER 1999, WAINWRIGHT 2000). Das hydraulisch von Bindegewebe stabilisierte Netzwerk gewährleistet die Aufrechterhaltung der Körperform und die aktive Kraftübertragung durch Muskelaktivität. In diesem System entsprechen Sehnen zugfesten Faserzügen, Bänder und Aponeurosen stellen Verspannungsflächen dar und Knochen und Knorpel agieren als innere und äußere Versteifungselemente (sog. Streben der Konstruktion, auch Innengerüst) (HERKNER 1999).

Der Rumpf wird bei den tetrapoden Mammalia von den vier Gliedmaßen über den Boden erhoben, getragen und fortbewegt. Im Hüftgelenk liegt die Bogen-Sehnen-Konstruktion auf den Hinterextremitäten (SLIJPER 1946), wobei das Pelvis durch das straffe Iliosacralgelenk und das Lig. sacrotuberale fest mit dem Sacrum verbunden ist. Diese feste Verbindung von Beckengürtel und Wirbelsäule ist erforderlich, da der Hauptschub bei der Lokomotion meist von den Hinterextremitäten ausgeht (GRAY 1944, FISCHER *et al.* 2010) und liegt in der dorsal-konvexen Krümmung des Übergangsbereichs zwischen Lendenwirbelsäule, Sacrum und Schwanzwirbeln in Richtung der zu übertragenden Schubkräfte nach cranioventral. Sie ermöglicht dadurch z.B. ein weites Vorgeifen der Hinterextremitäten bei synchronen Gangarten wie dem Galopp (NICKEL *et al.* 2004). Ungeachtet des Vorkommens einer Clavicula ist der Schultergürtel der Theria durch ein komplexes System von Muskelschlingen mit dem Rumpf verbunden (FISCHER *et al.* 2010). Die statisch wichtigsten Anteile dieses Traggurtes sind die Mm. serratus et pectoralis (SLIJPER 1946, KUMMER 1959, NICKEL *et al.* 2004, Abbildung 6-4). Eine Aufhängung des Rumpfes durch den M. serratus kann aufgrund dessen schrägen Verlaufs den entstehenden Druck von einer Seite zur anderen abfangen (HOHN-SCHULTE *et al.* 2013). Diese Verbindung des Schultergürtels mit der Wirbelsäule ist beweglich und federnd und verleiht der Vordergliedmaße eine hohe Eigenbeweglichkeit (FISCHER *et al.* 2010). Sie fängt den Körperstamm in der Bewegung elastisch stoßfangend auf (NICKEL *et al.* 2004).

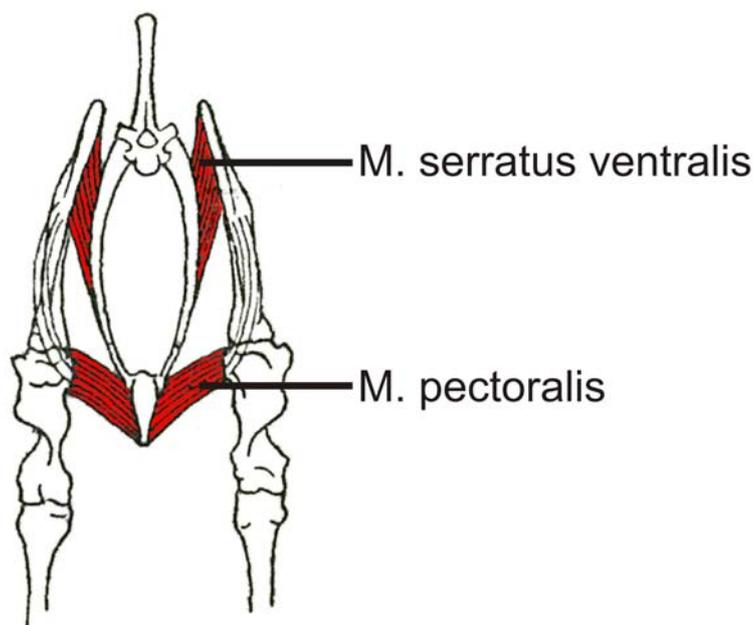


Abbildung 6-4: Aufhängung des Rumpfes zwischen den Schulterblättern über die Mm. serratus et pectorales (aus SLIJPER 1946)

Die Schulterblätter als Rest des knöchernen Schultergürtels der Theria liegen in Richtung der aufzufangenden Last schräg nach caudodorsal lateral am Thorax (NICKEL *et al.* 2004). Von den Dornfortsätzen im Schulterbereich werden die Gewichtskräfte über den M. serratus auf die Scapula und schließlich über die Fossa glenoidales in direkter Linie auf den Boden übertragen (POLLY 2007). Die Extremitäten entsprechen gewinkelten Hebelwerken. Die Vorderextremität dient als Auffanghebelwerk (Abfederung, Kräfteerduktion), die Hinterextremität als Stemm- und Wurfhebelwerk, das meist die Hauptschubkräfte zur Vorwärtsbewegung liefert und daher stärker muskularisiert ist als die Vorderextremität (NICKEL *et al.* 2004). Die Gelenke der Extremitäten müssen durch Bänder, Sehnen und Muskeln gegen ein Einknicken fixiert werden (NICKEL *et al.* 2004).

Die Anwendung hydraulischer Prinzipien kann die Erhaltung der Körperform und Muskelaktivitäten erklären (GUTMANN 1973, FREY *et al.* 1993b, HERKNER 1989, 1999, SALISBURY & FREY 2001). Einem Durchhängen und der Torsion der Wirbelsäule an Land wird durch kompressive (Knochen), tensile (Sehnen, Bänder), kontraktil-hydraulische (Muskeln) und hydraulisch-pneumatische (Eingeweide) Elemente entgegen gewirkt, die gemeinsam das Verspannungssystem bilden (FREY 1988, FREY *et al.* 1993, GAL 1993a, b, HERKNER 1999, SALISBURY 2001, SCHWARZ-WINGS *et al.* 2009, Abbildung 6-5).

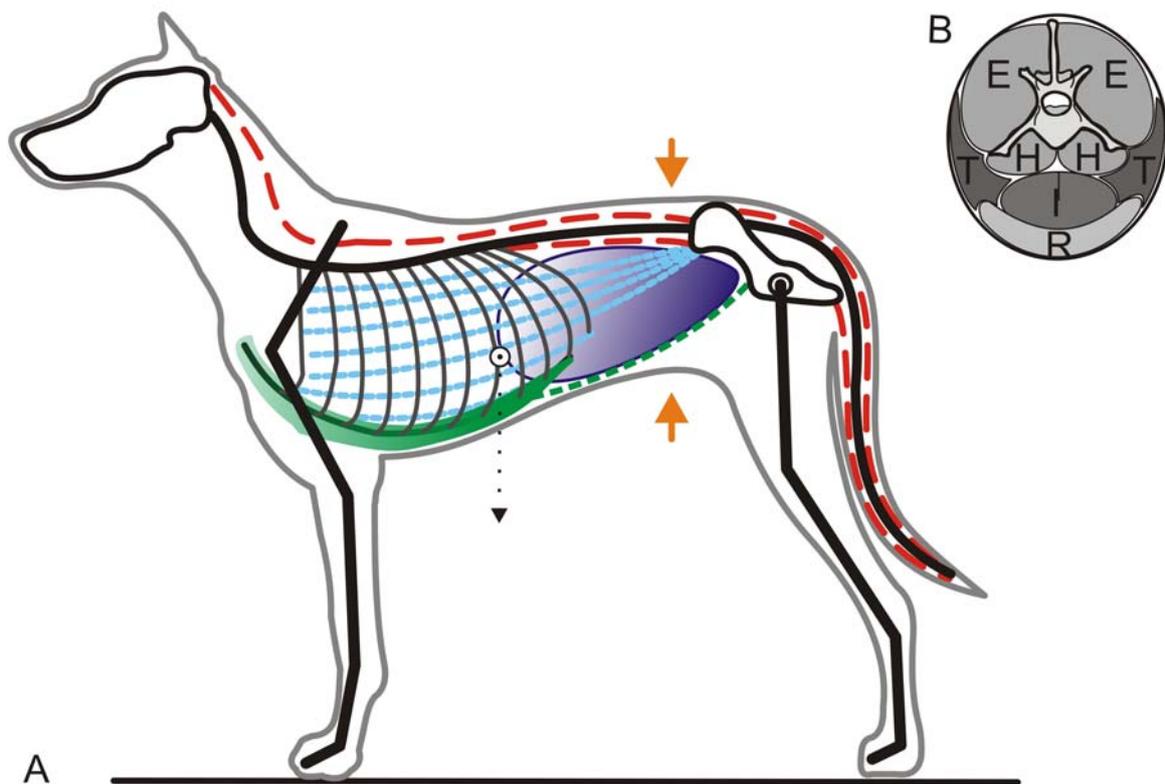


Abbildung 6-5: Rumpferspannung eines Tetrapoden am Beispiel eines Hundes. Rot: Axialmuskulatur (epaxial: u. a. Mm. iliocostalis, longissimus, multifidus; hypaxial: Mm. psoas et

quadratus lumborum), hellblau: intercostale und transverse (Mm. obliqui et transversus) Muskulatur, grün: ventrale Muskulatur (M. pectoralis und rectus abdominis). Der M. pectoralis ist bei den tetrapoden Mammalia an der Rumpfaufhängung beteiligt. Der M. latissimus dorsi, welcher von der Fascia thoracolumbalis zum Humerus zieht (nicht im Bild) ist im Stand mit an der leichten Ventralflexion der Lumbalwirbelsäule beteiligt. B) Querschnitt durch den Lumbalbereich (Pfeile). E Epaxialmuskulatur, H Hypaxialmuskulatur (Mm. psoas et quadratus lumborum), T transverse Muskulatur, I Eingeweide, R M. rectus abdominis.

6.1. Das Verspannungssystem der Otariidae

Wie die tetrapoden Mammalia nutzen die Otariidae alle Extremitäten an Land zur Fortbewegung sowie im Stand, was nicht bei allen Pinnipedia der Fall ist. Dabei wird der Rumpf über eine Ventralflexion der Wirbelsäule gemeinsam mit einer Extensionsbewegung der Vorder- und Hinterextremitäten vom Untergrund abgedrückt. Sobald sich der Rumpf vom Boden abhebt, ist er der Schwerkraft unterworfen. Dorsal wird er über die Wirbelsäule mit der Epaxialmuskulatur, ventral durch Sternum und Abdominalmuskulatur und lateral über die Rippen und schrägen Bauchmuskeln gegen ein Durchhängen verspannt. Gleichzeitig erhalten die hydraulisch-pneumatisch wirkenden Eingeweide die Körperform und Stabilität im posterioren Rumpfbereich. Damit entspricht die Rumpferspannung (Abbildung 6-6) der anderer tetrapoder Mammalia. Im Gegensatz zu den meisten tetrapoden Mammalia, bei denen die Längsachse des Beckens einen flachen Winkel zum Untergrund aufweist, steht die Längsachse des Beckens bei den Otariidae nahezu senkrecht zum Untergrund und der Lumbalbereich gelangt in eine starke Kyphose (Abbildung 6-7, Abbildung 6-8). Diese Kyphose ist notwendig, um trotz der stark gewinkelten Position der Hinterextremitäten Vollkontakt zwischen Plantarfläche der Pedes und dem Untergrund herzustellen (Plantigradie). Eine vergleichbare Beckenposition findet man beispielsweise auch bei den Hasenartigen (Lagomorpha), deren Hinterextremitäten durch die starke Winkelung der Gelenke den Körper im Beckengürtel weniger weit vom Untergrund abheben.

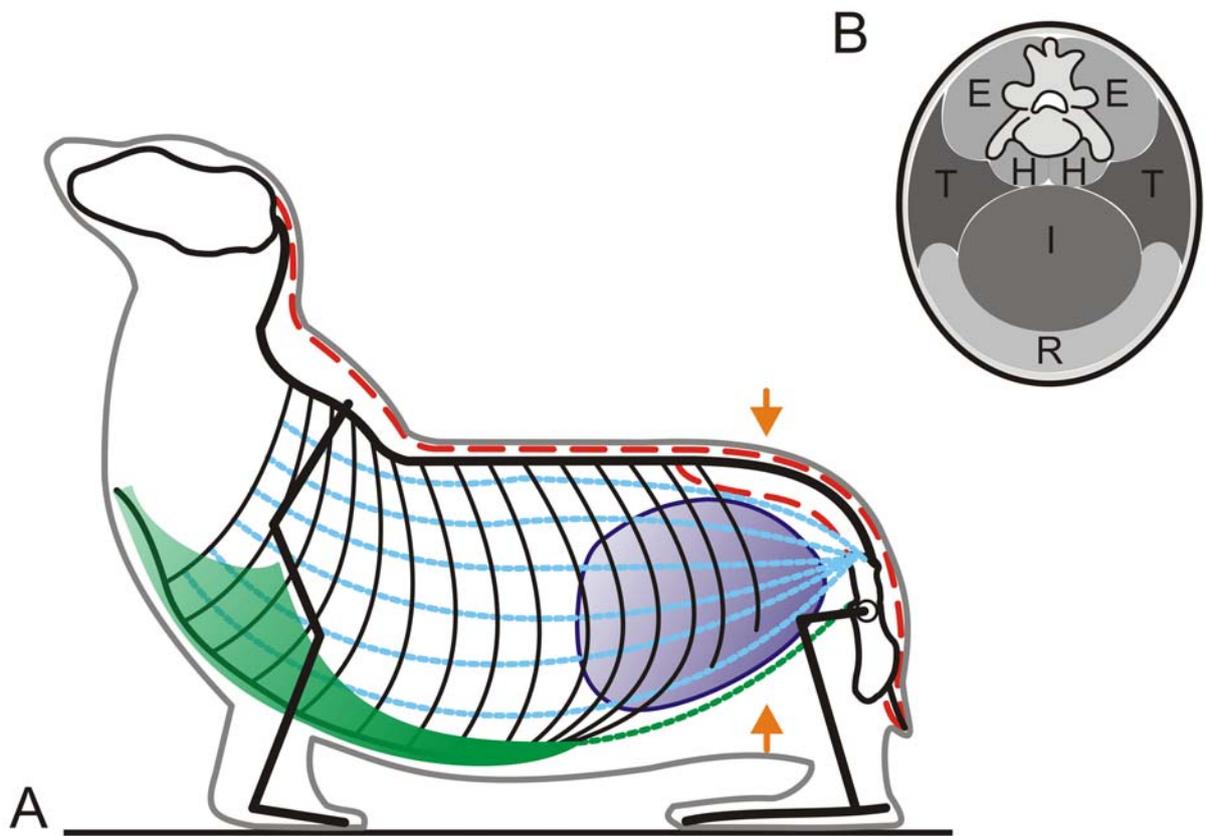


Abbildung 6-6: Verspannung einer Otariidae. Rot: Axialmuskulatur, hellblau: Intercostale und transverse Muskulatur, grün: Ventralmuskulatur (M. pectoralis und rectus abdominis). Wie bei den tetrapoden Mammalia ist der M. pectoralis an der Rumpfaufhängung beteiligt. Dunkelblau: postdiaphragmatische Eingeweide. B) Querschnitt durch den Lumbalbereich (Pfeile). E Epaxialmuskulatur, H Hypaxialmuskulatur (Mm. psoas et quadratus lumborum), T transverse Muskulatur, I Eingeweide, R M. rectus abdominis.

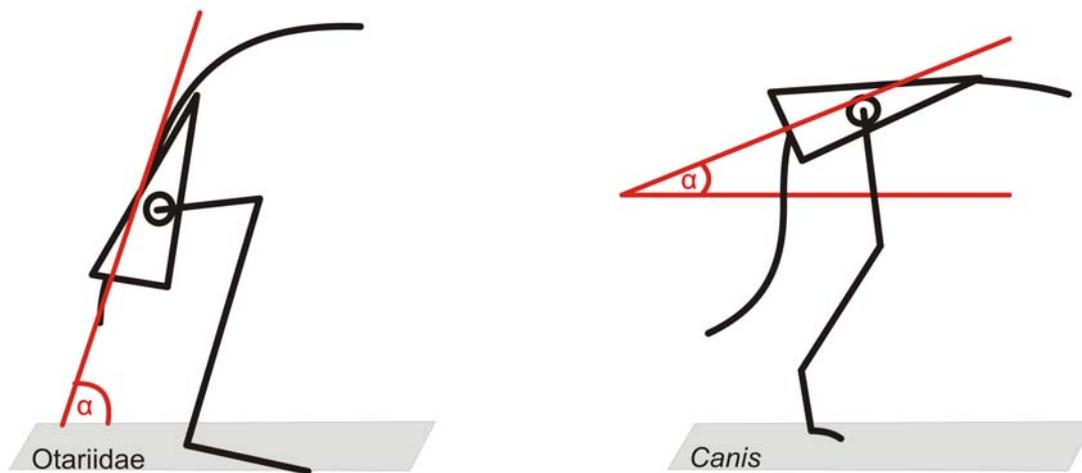


Abbildung 6-7: Beckenposition der Otariidae im Stand im Vergleich zum Hund (*Canis*)



Abbildung 6-8: Kyphose im Lendenbereich (Pfeil) beim Stand einer Otariidae, *Otaria*, OV.

Andere Tiere wie Katzen (Felidae), einige Rodentia und Primaten kippen das Becken beim Sitzen in eine senkrechte Stellung. Diese Tiere sitzen auf Tarsus und Metatarsus der Hinterextremitäten und den Phalanges der Vorderextremitäten. Dadurch wird die Wirbelsäule in dorsaler Richtung gebeugt und es entsteht im Bereich des Diaphragmas ein charakteristischer Buckel (Kyphose, Abbildung 6-9) (SLIJPER 1946).



Abbildung 6-9: Kyphose im thoracolumbalen Übergang beim Sitzen einer Katze(Quelle Privat)

Im Gegensatz zum Absitzen der tetrapoden Carnivora, bei der durch Flexion der Hinterextremitäten das Pelvis unter dorsalkonvexer Krümmung des Rückens zu Boden gleitet (NICKEL *et al.* 2004), hängt bei den Otariidae der Rücken beim Absitzen dorsalkonkav durch (Abbildung 6-10). Das Becken gelangt dabei in eine horizontale Ausrichtung. Der vordere Rumpfbereich wird jedoch wie bei den sitzenden Carnivora durch die annähernd gestreckten Vorderextremitäten vom Boden abgestützt und getragen (NICKEL *et al.* 2004). Aufgrund des Durchhängens des Rückens ist davon auszugehen, dass die Epaxialmuskulatur caudal des Schultergürtels entspannt wird, die beim Stehen und der Fortbewegung zum großen Teil die Druckspannung im Bogen aufrechterhält (SLIJPER 1946). Außerdem müssen auch die Abdominal- (besonders *M. rectus abdominis*) und extrinsische Muskulatur der Hinterextremitäten entspannt werden. Dadurch liegen Ventrum, Pelvis und Hinterextremitäten auf dem Boden auf (Abbildung 6-10). Beobachtet wurde außerdem, wie Otariidae trotz annähernd gestreckter Vorder- und Hinterextremitäten und Kontakt der Palmar- und Plantarflächen zum Untergrund mit einem Großteil von Brust und Ventrum auf dem Boden aufliegen, was ebenfalls mit einem Durchhängen der Wirbelsäule durch Entspannung der Epaxial- und Abdominalmuskulatur zusammenhängt (Abbildung 6-11). Diese Beobachtung zeigt die Notwendigkeit des Zusammenspiels von Rumpf- und Extremitätenmuskulatur während der Landlokomotion mit vollständig vom Boden abgehobenem Rumpf, wie sie auf unebenen und felsigen Untergründen stattfindet. Auf glatten und feuchten Untergründen ist jedoch eine Fortbewegung mit durchhängender Wirbelsäule möglich, bei der der Rumpfbereich caudal des Schultergürtels entspannt mit dem Ventrum auf dem Untergrund aufliegt und der Körper mit den nach caudal gerichteten

Hinterextremitäten mithilfe der Vorderextremitäten vorwärts gezogen wird (Kapitel 3.2, Abbildung 3-17). Auch hier erhält die pneumatisch-hydraulische Wirkung der Eingeweide die Körperform.



Abbildung 6-10: Absitzen einer Otariidae, *Arctocephalus*, ZHR



Abbildung 6-11: Durchhängen der Wirbelsäule trotz Stützfunktion der Extremitäten, *Arctocephalus* (ZHR)

Während des geradlinigen Schwimmens unter Wasser bleibt der Körper durch die Rumpfmuskulatur versteift. Beteiligt sind daran die gleichen Komponenten wie bei der Landlokomotion bzw. dem Stehen mit vom Boden abgehobenem Rumpf, d.h. dorsal die Körperachse mit Wirbeln und Disci intervertebrales, der Epaxialmuskulatur und den Ligg. inter- et supraspinalia, ventral Sternum, Linea alba und M. rectus abdominis und lateral die Rippen und schrägen Bauchmuskeln (Mm. obliqui et transversus abdominis) (Abbildung

6-12). Bei versteiftem und damit stabilem Rumpf ist die Summe aller Kräfte und Drehmomente, die im Wasser auf den Körper wirken, gleich Null. Durch Reduktion von Widerstandskräften und Minimierung des zurückgelegten Weges reduziert die Stabilität des Körpers die Energiekosten der Fortbewegung (FISH *et al.* 2003). Im Gegensatz zur Landlokomotion mit vom Boden abgehobenem Rumpf liegt die Längsachse des Pelvis beim Schwimmen in Verlängerung zur Körperlängsachse, gerade wie beim Absitzen oder Abliegen an Land (Abbildung 6-13). Hinsichtlich des Beutefangs aber auch zur Umgehung von Hindernissen und zum Richtungswechsel sind Wenden notwendig, die das Tier einer Translation oder Rotation unterwerfen (FISH *et al.* 2003). Sowohl bei horizontalen als auch vertikalen Wenden wird der Rumpf hyperextendiert (Kapitel 3.2). Diese Dorsalflexion der Wirbelsäule während der Wende ermöglicht eine gleichmäßige Körperkrümmung und hält die Stromlinienform aufrecht, was wiederum den Geschwindigkeitsverlust während des Richtungswechsels begrenzt (FISH *et al.* 2003). Verursacht wird die Dorsalflexion durch eine Kontraktion der Muskeln des Obergurtes, wodurch sich der Abstand zwischen den Processus spinosi verringert, während der Zentripetaldruck im Untergurt abnimmt und die Wirbelkörper auseinander weichen. Bauch- und innere Lendenmuskulatur (M. iliopsoas) werden dagegen entspannt. Während der Wende erzeugen die Vorderflossen den notwendigen Auftrieb, ihre Orientierung (Anstellwinkel) wird dabei durch die Beugung der Wirbelsäule unterstützt. Weitere Kontrollflächen sind der Kopf, der die Wendebewegung führt und die Richtung bestimmt, und die Hinterflossen, die als Stabilisatoren agieren, um zu verhindern, dass der caudale Körperbereich von der Wendebahn abweicht (FISH *et al.* 2003). Bei einer horizontalen Wende der Otariidae im Wasser muss aufgrund der vergleichbaren Dichte von Körper und Medium im Gegensatz zu fliegenden Objekten in der Luft keine vertikale Komponente aufgebracht werden, die der Gravitationskraft entgegenwirkt und einen Höhenabfall verhindert. Die für die Wende nötige Zentripetalkraft wird durch einen horizontalen Vektor erzeugt und ist gegen den Drehmittelpunkt gerichtet (FISH *et al.* 2003).

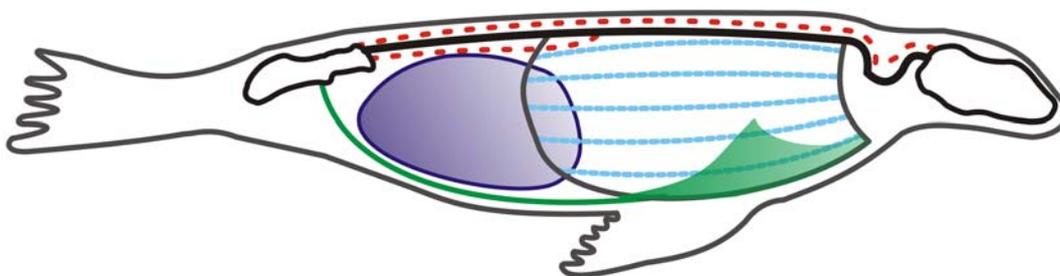


Abbildung 6-12: Vereinfachte Darstellung der Verspannung der Otariidae im Wasser. Rot: Axialmuskulatur, hellblau: Intercostale und transverse Muskulatur, grün: Ventralmuskulatur (M. pectoralis und rectus abdominis), dunkelblau: postdiaphragmatische Eingeweide.

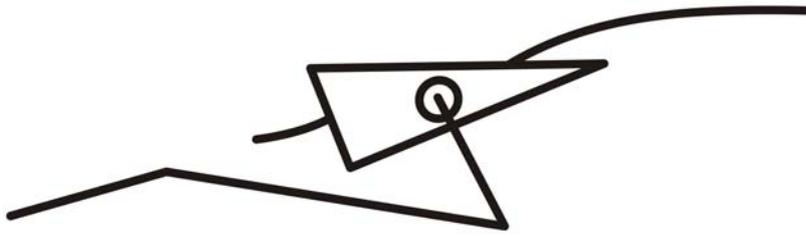


Abbildung 6-13: Beckenposition der Otariidae während des Schwimmens, Absitzens und Abliegens

Bei langsamer Fortbewegung an Land (Schritt) pendelt bei den meisten tetrapoden Mammalia der Körperschwerpunkt von einer Seite zur kontralateralen, was mit einem rhythmischen Seitwärtsschwingen des Rumpfes sowie von Kopf und Hals verbunden ist. Die Pendelbewegung durch diesen vorderen Träger wirkt an der Ausbalancierung des Gleichgewichts mit (NICKEL *et al.* 2004). Bei den Otariidae, mit ihren im Vergleich zum Rumpf kurzen Extremitäten, muss der Körperschwerpunkt weiter zur Seite pendeln, um die Extremität in die Bewegungsrichtung zu bringen. Dabei helfen umfangreiche Kopf- und Halsbewegungen, das Gleichgewicht beim Abheben der Vorderextremitäten zu halten (ENGLISH 1976a; Abbildung 6-14). Die an diesen Pendelbewegungen beteiligten Muskeln haben ihren Ansatz an den Processus spinosi der Cervicalwirbel (vgl. Kapitel 4.1.1, Abbildung 4-3). Im Thoracalbereich nimmt die Höhe der Processus spinosi nach caudal kontinuierlich ab (vgl. Kapitel 4.1.1). Gemeinsam mit einer von cranial nach caudal zunehmenden, passiven Beweglichkeit der Intervertebralgelenke durch eine Zunahme der Wirbelkörperlänge macht das den caudalen Thoracalbereich wie auch die Lumbalregion in der Sagittalebene flexibel (Kapitel 4.1.2, Abbildung 4-20, Abbildung 6-15), Voraussetzung für die Agilität und Manöverfähigkeit der Otariidae bei der Wasserlokomotion und insbesondere für die gleichmäßige Körperkrümmung ohne Verlust der Stromlinienform bei Wenden (PIERCE *et al.* 2011). Außerdem lässt der flexible Thoracolumbalbereich die Kyphose während des Stehens und der Landlokomotion mit vollständig abgehobenem Rumpf auf unebenen Untergründen zu. Längere Hebelarme der Processus spinosi im cranialen Thoracalbereich erweitern die Ansatzflächen der Schultergürtelmuskulatur, die so mehr Leistung für Vorschub und Auftrieb durch die Vorderflossen liefern (PIERCE *et al.* 2011).



Abbildung 6-14: Pendelbewegung des Kopfes einer Otariidae beim Gehen, *Arctocephalus*, ZF



Abbildung 6-15: Beispiel für die Flexibilität der Lumbalregion bei den Otariidae, *Arctocephalus* (Zoo Dortmund).

Die Vorderextremitäten tragen über die Schultergürtelmuskulatur (extrinsische Muskulatur) den cranialen Rumpfbereich. Die Verbindung zwischen Schultergürtel und Rumpf ist bei den Otariidae wie bei allen Mammalia rein muskulös (Synsarkose). Die beiden statisch wichtigsten Anteile dieses Traggurts sind der *M. serratus ventralis* sowie der *M. pectoralis profundus* (NICKEL *et al.* 2004). Die dreifachgewinkelte Säule der Vorderextremität ist in ihrer Stützphase im Schulter- und Ellenbogengelenk extendiert und im Handgelenk in hyperextendierter Position um 45-90° nach (caudo)lateral rotiert. Dadurch befindet sich das

Antebrachium in einer Supination. Die Palmarfläche der Manus hat Vollkontakt zum Untergrund und ist damit plantigrad (Abbildung 6-16).



Abbildung 6-16: Position der Vorderextremitäten der Otariidae bei der Stützphase, *Otaria*, OV

Bei der Fortbewegung an Land mit vom Boden abgehobenem Rumpf fangen die Vorderextremitäten wie bei allen tetrapoden Mammalia den durch Schub der Hinterextremitäten nach cranial verlagerten Schwerpunkt auf. Bei der oben beschriebenen Fortbewegung ohne Hinterextremitäteneinsatz muss jeweils eine Vorderextremität durch Zug den Schwerpunkt für die Vorwärtsbewegung nach cranial verlagern, während die andere diesen wieder auffängt. Unterstützt werden sie dabei durch Bewegungen von Kopf und Hals, die durch Senken und Heben ebenfalls auf die Verlagerung des Körperschwerpunkts Einfluss nehmen (vgl. Kapitel 3.2 und Kapitel 4.1.2). Die Zugbewegung erfolgt durch eine Retroversion mit adduzierter und leicht supinierter Vorderextremität, an der vor allem die Mm. teres major, deltoideus et latissimus dorsi beteiligt sind. Beide Vorderextremitäten können aber auch synchron arbeiten.

Bei der Wasserlokomotion agieren die Vorderextremitäten ebenfalls synchron, um Vor- und Auftrieb zu erzeugen und bei Richtungswechseln mitzuwirken (ENGLISH 1974, GODFREY 1985). Ihre Ansätze liegen nahe dem Körperschwerpunkt, eine dynamisch instabile Position besonders um die Gier- und Nickachse. In der Rollachse können sie Rotations- und Translationsbewegungen abbremsen und ermöglichen laterale Stabilität (FISH *et al.* 2003). Antriebsorgane um den Schwerpunkt begünstigen die Manövrierfähigkeit. Bei Wenden sind die Vorderextremitäten zunächst abduziert und supiniert. Sie erzeugen den nötigen Auftrieb, um den Körper um die Längsachse zu drehen. Sobald die Ausrichtung des Körpers mit dem Ventrum nach unten wiederhergestellt ist, werden sie proniert und gegen den Körper

adduziert, was die Stromlinienform erhöht (FISH *et al.* 2003). Durch eine proximale Kürzung der Vorderextremitäten der Otariidae im Vergleich zu den terrestrischen Carnivora ist der Lastarm reduziert, was die Kraft der Muskeln zur Vorschuberzeugung verstärkt, ohne jedoch den Kraftaufwand erhöhen zu müssen. Da der Humerus stärker in seiner Länge reduziert ist als das Antebrachium, kann er in die ihn umgebende lockere Haut eingeschlossen und trotz der großen Flossen zur Stromlinienform des Körpers beitragen. Besonders während hoher Schwimgeschwindigkeiten (ca. 18-37 km/h) kann die Stromlinienform die Widerstandswirkung verringern (ENGLISH 1977). Knorpelige Verlängerungen distal der Phalanges distales verlängern die Manus und vergrößern die Fläche zur Wasserverdrängung während des Schwimmens. Abduktion der Digiti manus (besonders Digitus V), Ausrichtung der Digiti I und II nach radial und (Zug-) Spannung in der Fascia antebrachii können die Verdrängungsfläche der Manus noch erweitern (ENGLISH 1976b, Abbildung 6-17). Über die Verdrängung des Wassers durch die Vorderflossen wird Vortrieb erzeugt, der ein schnelles Vorwärtskommen ermöglicht. Nach FELDKAMP (1987a) wird Vortrieb während des gesamten Schlagzyklus erzeugt (vgl. Kapitel 1.1.3). Während des Vortriebsschlags erfolgt eine Adduktion (insbesondere durch die Mm. pectoralis profundus, deltoideus, teres major et latissimus dorsi) und Retraktion (Mm. trapezius et rhomboideus), sowie Pronation (Mm. pronator quadratus et teres und M. brachioradialis) der Vorderextremität. Beim Rückstellschlag bewirken die Mm. deltoideus, supraspinatus et biceps brachii eine Abduktion gemeinsam mit einer Protraktion (Mm. pectorales et serratus ventralis). Die zunächst stattfindende Supination (M. biceps brachii et supinator) der Flosse geht noch während des Rückstellschlags in eine Pronation über, die an der Vortriebserzeugung beteiligt ist (FELDKAMP 1987a). Supination und Pronation sind an Rotationsbewegungen der Vorderextremität gekoppelt (GORDON 1983, vgl. Kapitel 4.1.2).

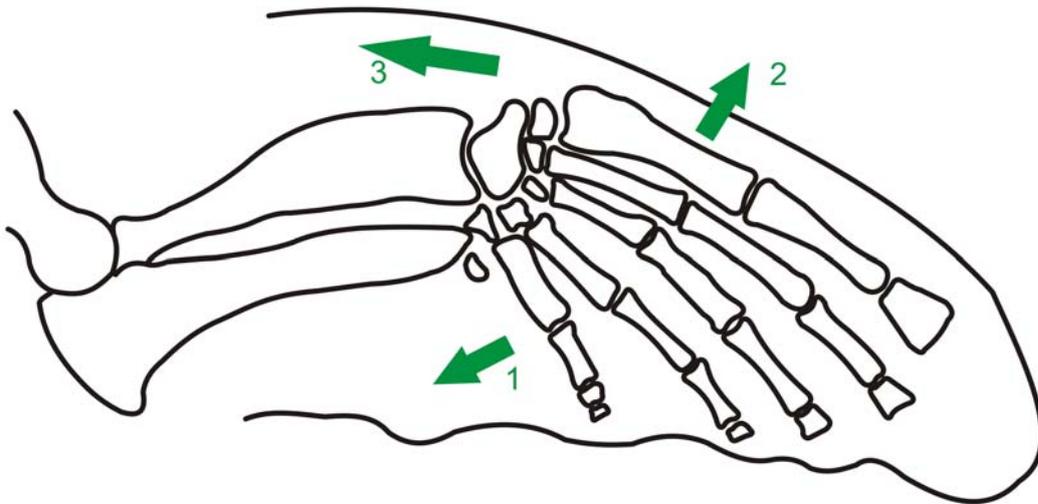


Abbildung 6-17: Erweiterung der Manusfläche bei den Otariidae, angelehnt an ENGLISH (1976b). 1: Abduktion von Digitus V; 2: Ausrichtung der Digiti I+II nach radial, 3: Spannung der Fascia antebrachii.

Die Verbindung der Rumpfkonstruktion mit den Hinterextremitäten erfolgt bei den Otariidae wie bei allen tetrapoden Mammalia über das Iliosacralgelenk mit dem Becken. Die Pedes haben mit der gesamten Plantarfläche Bodenkontakt (plantigrad) und sind um etwa 35-45° nach craniolateral ausgestellt (Abbildung 6-18). Auf diese Weise wird auch ein Kontakt der knorpelig verlängerten Zehen mit der Vorderextremität verhindert.



Abbildung 6-18: Position der Hinterextremitäten der Otariidae bei der Stützphase, *Otaria*, OV

An Land stemmen die Hinterextremitäten den Rumpf beim Stehen und im Stemmgang vom Untergrund ab (Abbildung 6-18). Trotz der Extension der Hinterextremität bei der Landlokomotion bleibt der Oberschenkel in flexierter Position zum Becken und der

Unterschenkel in flexierter Position zum Oberschenkel. Auch bei anderen Mammalia ist die Hinterextremität stärker gewinkelt als die Vorderextremität und bildet so ein Stemm- und Wurfhebelwerk, das den Schub zur Vorwärtsbewegung liefert (NICKEL *et al.* 2004). Dieselbe Wirkung hat die Hinterextremität bei den Otariidae während des Stemmgangs und beim Galopp. Die Funktion der Hinterextremitäten als Wurfhebelwerk lässt sich zudem sehr gut bei der Einleitung von Handständen oder beim Klettern auf Felsen erkennen.

Während des Schwimmens und Tauchens steuern und stabilisieren die Hinterextremitäten den Rumpf der Otariidae gegen Schwingungen in der Rollachse und entsprechen so dem Höhen- und Seitenleitwerk der Flugzeuge (GODFREY 1985). Bei engen Wendungen haben die Hinterflossen eine Funktion ähnlich der Schwanzfedern der Vögel, indem sie einen Verlust der Vortriebskraft durch Abweichen der Abdominal- und Beckenregion von der Wendebahn verhindern (GODFREY 1985).

Sowohl an Land als auch im Wasser sind Hüft- und Kniegelenk permanent in unterschiedlichem Maße flexiert (vgl. Abbildung 6-7 und Abbildung 6-8). In der Hüfte sind dafür die Verläufe der Hüftflexoren *Mm. sartorius et rectus femoris* sowie die Bänder der *Articulatio coxae* verantwortlich, im Kniegelenk die *Mm. gracilis, adductores, semimembranosus et semitendinosus* (Abbildung 6-19) und die *Ligamenta der Articulatio genus*. Außerdem hemmen die Körperkontur mit dem Einschluss der Stylo- und Zygopodien und die Ausbildung einer Cruralverbindung die Extremitätenbeweglichkeit (Abbildung 6-20). Die Cruralverbindung verhindert zudem eine laterale Abweichung der Extremitäten.

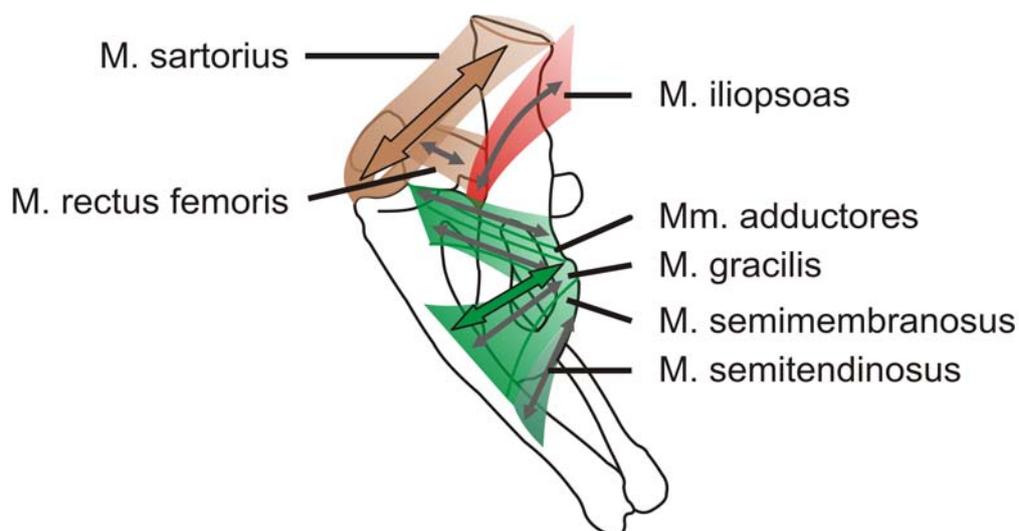


Abbildung 6-19: Für die Verspannung der Hinterextremität relevante Muskeln und ihre Wirklinien (Pfeile), medial.



Abbildung 6-20: Cruralverbindung, *Arctocephalus*, ZHR

Während diese Konfiguration bei der Wasserlokomotion mit Pelvis in der Waagrechten die Stromlinienform des Körpers begünstigt und den Hinterflossen ihre Funktion als Stabilisatoren ermöglicht, wird das Tier bei der Landlokomotion mit vom Boden abgehobenem Rumpf und einer nahezu senkrechten Beckenstellung in eine Hockstellung gezwungen und die Schrittlänge der Hinterextremitäten reduziert (Abbildung 6-21). Ein hoher Rotationsspielraum der Wirbelsäule durch einen weiten Abstand zwischen den Processus articulares caudales et craniales am lumbosacralen Übergang (PIÉRARD & BISAILLON 1983) vergrößert bei Senkrechtstellung des Beckens die Schrittlänge der Hinterextremitäten bei der Landlokomotion trotz Cruralverbindung. Trotzdem führt die Verspannung der Hinterextremitäten zu einem früheren Übergang vom Gehen zum Galopp bei etwa 3,6 km/h (*Phocarctos*, HEYWARD 2010) im Vergleich zu anderen Mammalia (*Canis* Übergang Schritt zu Trab bei etwa 6 km/h [RUBIN & LANYON 1982], *Equus* Galopp ab etwa 20 km/h [ALEXANDER 1996]). Otariidae zeigen keinen Trab und ihr Sprunggalopp hat im Gegensatz zu dem anderer Carnivora keine Schwebephasen. Die maximale Geschwindigkeit der Otariidae an Land beträgt nach Messungen von BEENTJES (1990, Seelöwe) etwa 13km/h.

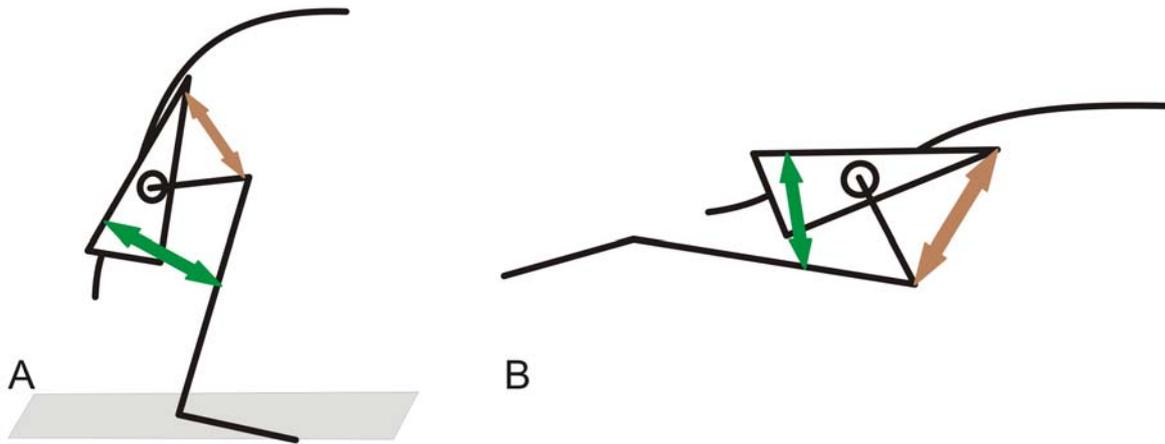


Abbildung 6-21: Schemazeichnung der Hinterextremitätenverspannung für die jeweiligen Positionen an Land und im Wasser. Farben entsprechen Abbildung 6-19

Die Dorsalfläche des Fußes zeigt sowohl bei der terrestrischen Fortbewegung im Stemmgang und mit nachgezogenen Pedes als auch während des Schwimmens und Tauchens nach dorsal (Abbildung 6-22). Demnach findet zwischen Stand und nachgezogenem Fuß neben einer Plantarflexion auch eine Rotation um 180° statt. Dazu werden die Hinterextremitäten lateral rotiert oder abduziert, so dass die Knie als Ausbeulungen am Umriss erscheinen (GODFREY 1985, eigene Beobachtung). Die Position der Knie deutet darauf, dass die Hauptrotation der Hinterextremität aller Wahrscheinlichkeit nach im Hüftgelenk in Verbindung mit maximaler Abduktion des Femur stattfindet. Da Tibia und Fibula proximal verwachsen sind (Kapitel 4.1.1, Abbildungen 4-23 und 4-24, Abbildung 6-23), kann keine Rotation zwischen diesen beiden Knochen erfolgen. Eine immobile Fibula ist immer verbunden mit einem nahezu eckigen Talus, dessen laterale Gelenkfläche senkrecht zur Drehachse am Sprunggelenk steht. Das mediale und laterale Profil der Trochlea tali zeigt häufig symmetrische und gleichmäßige Krümmungen, die zu einer Bewegungsachse am Sprunggelenk parallel zur Ebene der Trochlearfläche und einer echten Scharnierbewegung führt (BARNETT & NAPIER 1953). Damit ist das Fußgelenk selbst, wenn überhaupt, nur zu einer schwachen Rotation über das obere Hinterfußwurzel-Mittelgelenk (Articulationes talocalcaneocentralis et calcaneoquartalis, KÖNIG 2012), nicht aber über das Tarsocruralgelenk in der Lage.



Abbildung 6-22: Fußhaltung der Otariidae beim Abliegen an Land und auch beim Schwimmen mit nach dorsal gerichteter Dorsalfläche, *Otaria*, OV

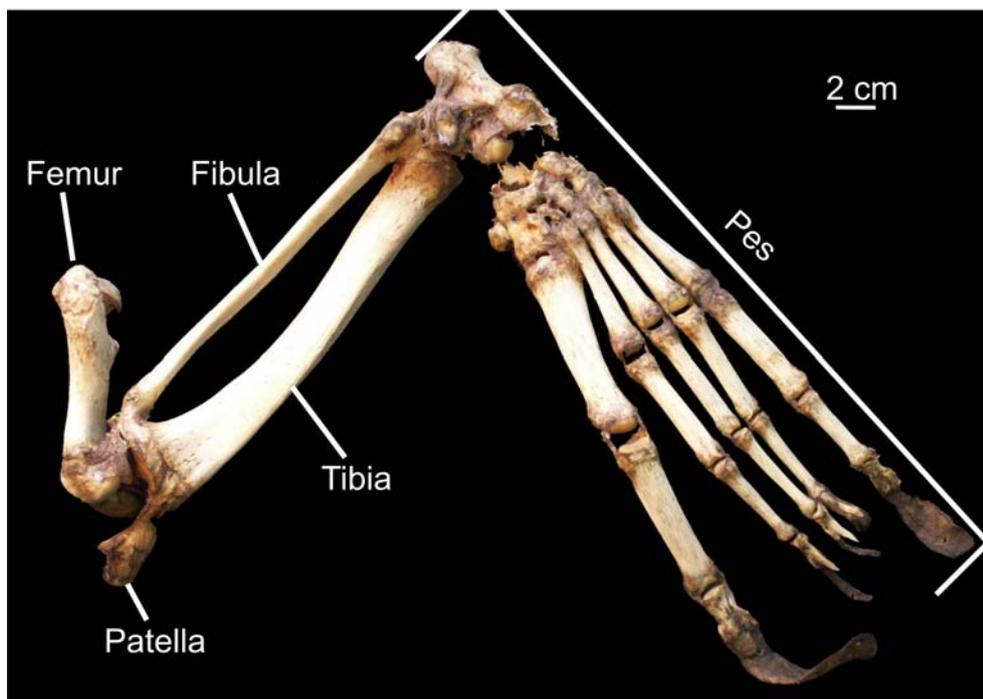


Abbildung 6-23: linke Hinterextremität, Otariidae indet. (ZMB).

6.2. Das Verspannungssystem der Phocinae

Im Gegensatz zu den tetrapoden Mammalia können die Vorder- und Hinterextremitäten der Phocinae den Körper an Land nicht stützen. Sternal- und Pubicalregion sind die neuen Auflagepunkte des Körpers. Beim Ruhen wird die Wirbelsäule daher vollständig durch den pneumatohydraulischen Körperinhalt gestützt, der über Rumpf und Rumpfwand mit geringem Energieaufwand gesteuert wird. Bei der Lokomotion sorgt die hinter dem Schwerpunkt liegende Pubicalregion mit dem M. cutaneus und der darunter liegenden Muskulatur für den Vorschub, während die Sternalregion den Antriebsschwung abfedert und weiterleitet. Dadurch entsteht eine vertikale Undulations- oder spanneraunenartige Fortbewegung aus Beuge- und Streckwellen (Kapitel 3.2, Abbildung 3-16). Die von caudal nach cranial verlaufende Beugewelle wird auf der Ventralseite des Rumpfes durch synchrone Kontraktion der Mm. rectus abdominis, obliqui et transversus abdominis, dem M. pectoralis und dem M. iliopsoas-System erzeugt. Die Epaxial- und Iliocostalmuskulatur sowie der M. longissimus dorsi und das Transversospinalissystem liefern die Streckwelle und bilden so den Antagonisten zur Ventralmuskulatur. Das nach caudal gerichtete Fell verhindert ein Zurückgleiten während der Antriebsbewegung. Bei der Landlokomotion der Phocinae durch vertikale Undulation bleiben die Extremitäten ständig vom Boden abgehoben (Abbildung 6-24).

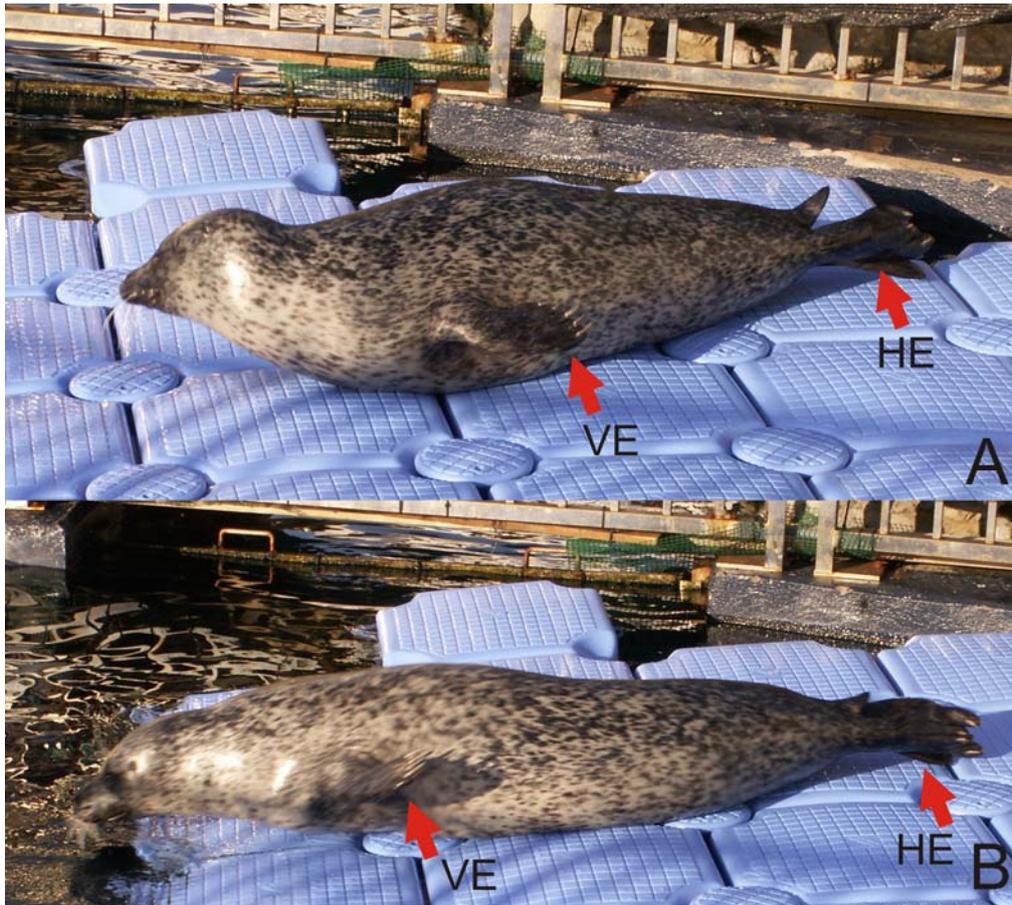


Abbildung 6-24: Haltung der Vorder- (VE) und Hinterextremitäten (HE) während der Landlokomotion von *Phoca* (OV). Beide Extremitätenpaare bleiben vom Boden abgehoben. A) bei beginnender Ventralflexion und B) bei der Rumpfstreckung mit vom Untergrund abgehobener Brust.

Eine derartige durch Sternalregion und Pelvis angetriebene Fortbewegung erfordert Stoßdämpfer innerhalb der dermalen Aktionsbereiche, um die auf den Körper wirkende Stoßbelastung über eine große Fläche auf Pelvis und Thorax zu verteilen. Diese Stoßdämpferfunktion übernimmt bei den Phocinae die bis zu 60 Millimeter dicke Unterhautfettschicht (Blubber), welche das gesamte Tier einhüllt. Die Fettzellen des Blubbers sind von einem Netz aus Bindegewebe umgeben, das der Blubber prall, zäh und faserig macht und das bei minimaler Kompressibilität. Blubber kommt nur bei voll marinen Mammalia wie Cetacea, Sirenia und Pinnipedia vor und sorgt für deren Körperisolierung und Stromlinienform (PERRIN *et al.* 2008). Neben dem Blubber sind im Sternalbereich die bei der Lokomotion vermutlich synchron kontrahierten, kontralateralen Mm. pectorales an der Stoßdämpferfunktion beteiligt. Der M. pectoralis profundus zieht als oberflächlicher Muskel bei den Phocinae unter dem Blubber von den Ossa pubis und dem Rand des Os ilium (HUMPHRY 1868) bis zu den Cristae deltopectorales der Humeri. Damit ist er gemeinsam mit dem Blubber, der Abdominalmuskulatur insbesondere dem M. rectus abdominis sowie der

extrinsischen Hinterextremitätenmuskulatur an der Stoßdämpferfunktion in der Pubicalregion beteiligt (Abbildung 6-25).

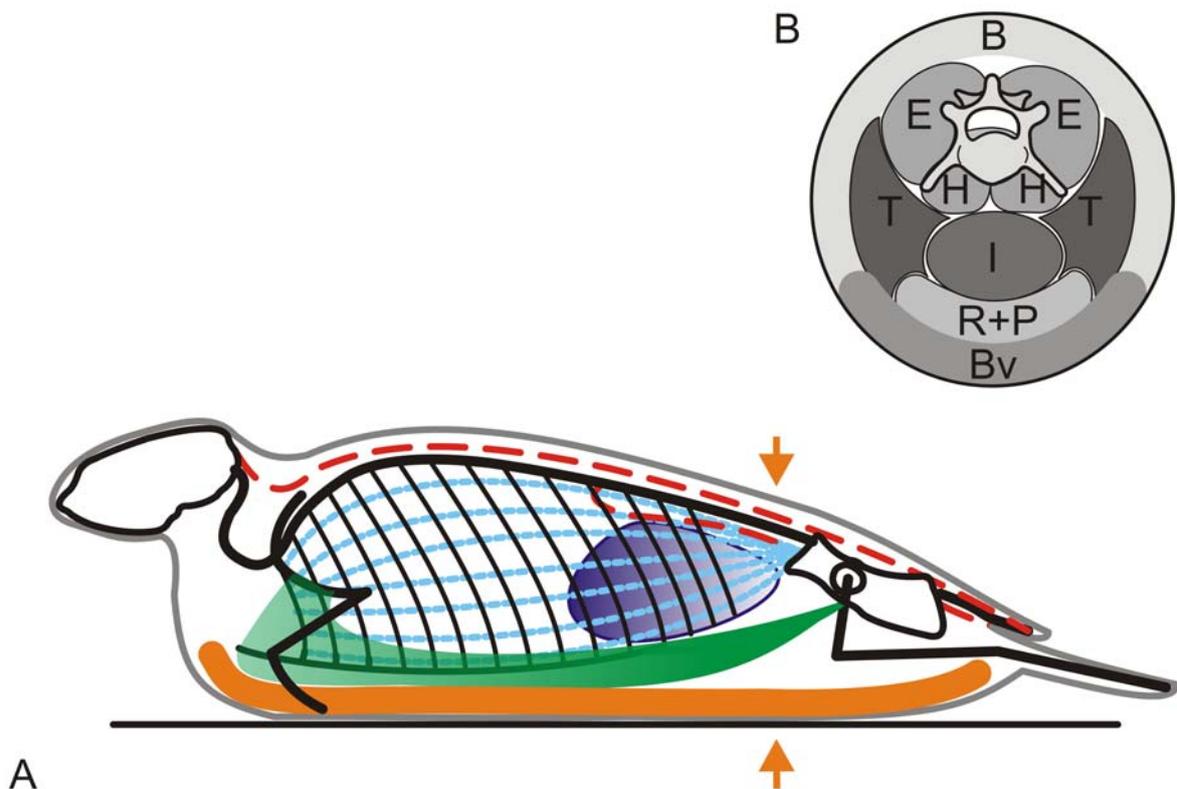


Abbildung 6-25: Verspannung einer Phocinae. Rot: Axialmuskulatur, hellblau: Interkostale und transverse Muskulatur, grün: Ventralmuskulatur (M. pectoralis und rectus abdominis). Im Gegensatz zu den terrestrischen Mammalia und den Otariidae zieht hier der M. pectoralis profundus bis ans Os pubis und trägt somit zur Verspannung der Ventralseite bei. Orange: Blubber im Ventralbereich, dunkelblau: postdiaphragmatische Eingeweide. B) Querschnitt durch den Lumbalbereich (Pfeile), E Epaxialmuskulatur, H Hypaxialmuskulatur (Mm. psoas et quadratus lumborum), T transverse Muskulatur, I Eingeweide, R M. rectus abdominis, P M. pectoralis, B Blubber, Bv Blubber im Ventralbereich. Der zur Epaxialmuskulatur zählende M. iliocostalis setzt durch die laterale Abwinklung der Iliumschaufeln weiter lateral an als bei den anderen Pinnipedia und hilft bei synchroner Kontraktion während der Land-, bei alternierender Kontraktion bei der Wasserlokomotion mit.

Während der spannerraupeartigen Fortbewegungsweise bei der Landlokomotion kontrahiert der M. pectoralis profundus wahrscheinlich synchron mit dem M. rectus abdominis, um eine schnelle und kraftvolle Protraktion des pelvicolumbaren Körperbereichs zu erreichen. Dadurch wird der hydrostatische Abdominaldruck erhöht, was die vertikalen Bewegungen der Wirbelsäule stabilisiert, gleichzeitig durch einen erhöhten Druck auf das Diaphragma aber möglicherweise die Atmung behindert. Durch Synchronisation von Lokomotions- und Atemzyklus kann jedoch die Atmung aufrecht erhalten werden (SIMONS 1996). Dabei wird im Moment des Aufsetzens der Brust auf den Grund aus- und

anschließend eingeatmet (Abbildung 6-29).

Die Cervicalwirbelsäule ist an der Landlokomotion nicht beteiligt. An Land müssen Kopf und Hals keine Ausgleichsbewegungen zur Gleichgewichtserhaltung ausüben wie beispielsweise bei den Otariidae.

Die Unterwasserlokomotion der Phocinae erfolgt durch laterale Oszillation vor allem der Lumbalregion. Laterale Wirbelsäulenbewegungen während der Lokomotion sind bei Mammalia ungewöhnlich und normalerweise auf ein Minimum herabgesetzt. Bei langsamer Fortbewegung an Land pendelt der Schwerpunkt von einer Körperseite zur anderen, was mit einem rhythmischen Schwingen von Rumpf, Kopf und Hals zu den Seiten verbunden ist (NICKEL *et al.* 2004). Beim flotten (nur Zweibeinstützen, BÄNSCH 2014) und gewöhnlichen Schritt (Zwei- und Dreibeinstützen, BÄNSCH 2014) treten im Moment der sagittalen Zweibeinstütze (Beine einer Körperseite) horizontal pendelnde Rumpfschwingungen auf, da der Rumpf mit dem Schwerpunkt nach der betroffenen Seite verschoben wird, wobei er sich etwas abbiegt (NICKEL *et al.* 2004). Mammalia mit axialem Schwimmantrieb nutzen normalerweise eine vertikale Rumpfundulation wie z. B. bei den Cetacea, Sirenia und den Seeottern (*Enhydra*). Vertikale Rumpfundulation ist ein wichtiger Bestandteil des Sprunggalopps, wie er z. B. bei Lagomorpha, Carnivora, Suidae oder kleinen Ungulata vorkommt (NICKEL *et al.* 2004). Hierbei tritt die dynamische Seite der Bogen-Sehnen-Konstruktion in Erscheinung, bei der Brust- und Lendenwirbelsäule durch Kontraktion der inneren Lenden- und der Bauchmuskulatur maximal ventral gekrümmt wird, damit die Hinterextremitäten weit cranialwärts greifen können. Der so vorgespannte Bogen wird über die Mm. erector spinae anschließend maximal gestreckt, teilweise auch dorsal flexiert und in die Bewegungsrichtung geschneilt (NICKEL *et al.* 2004). Die Lateralundulation der Phocinae hängt jedoch mit einem alternierenden Hinterflosseneinsatz zusammen und leitet sich von einer parasagittalen Ruderbewegung mit den Hinterextremitäten ab. Die laterale Rumpfbewegung im Lumbalbereich der Phocinae während des Schwimmens erfolgt über eine wechselseitige Kontraktion der lendenverspannenden Muskeln, nämlich der Mm. iliocostalis (Abbildung 4-38) et quadratus lumborum und eventuell der Mm. obliqui wie auch des Epaxialsystems und des M. iliopsoas. Bei synchroner Kontraktion wird der Körper hydraulisch versteift. Dies geschieht beispielsweise bei Sprüngen senkrecht aus dem Wasser oder während Gleitphasen, wobei die hierfür notwendige Beschleunigung zuvor durch laterale Oszillation erzeugt wird (vgl. Kapitel 3.2). Während des geradlinigen Schwimmens und beim Beschleunigen im Wasser bleiben Cervical- und Thoracalbereich durch synchrone Kontraktion der Mm. iliocostales thoracis et cervicis, longissimus cervicis et capitis sowie der in diesem Bereich agierenden Mm. spinales et semispinales versteift, so

dass der Kopf allenfalls minimale Pendelbewegungen zeigt (Abbildung 6-26). Beim Schwimmen verbessert die Haltung des Kopfes nahe dem Rumpf die torpedoähnliche Stromlinienform der Phocinae. Zur Ergreifung von Beute kann der Kopf nach vorne gestoßen werden. Außerdem sind Krümmungen nach dorsal und ventral zum Steuern bei der Wasserlokomotion möglich.

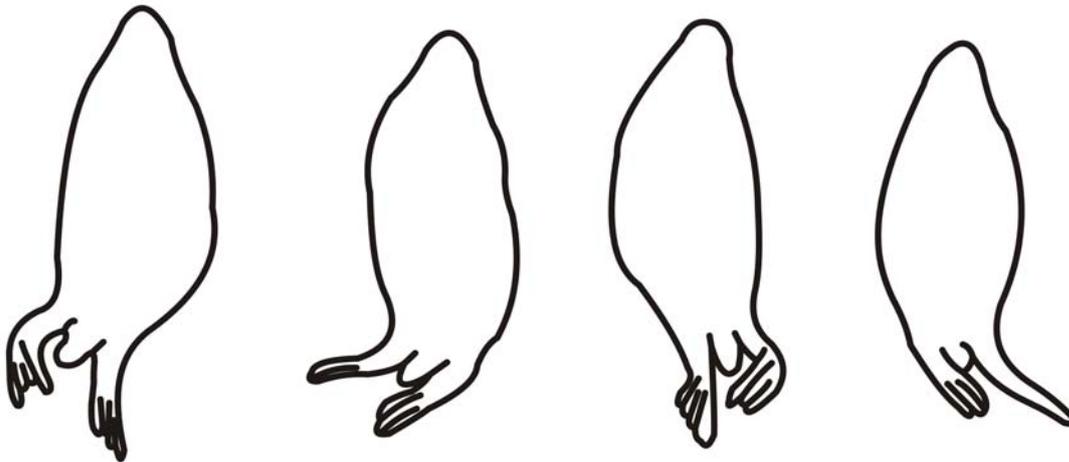


Abbildung 6-26: schwache Pendelbewegung des Kopfes während des Schwimmens, *Phoca*, ZF

Da Phocinae beim Schwimmen mit der Beckenregion Schwingungen erzeugen, ist ein Großteil der intervertebralen Flexibilität auf die caudale Region des Axialskeletts beschränkt. Einer steifen Thoracalregion ist eine hochflexible Lumbalregion mit langen muskulären Hebelarmen angeheftet, welche die notwendige Beweglichkeit und Hebelwirkung zur Leistung von Schwingungen mit der Beckenregion bereitstellen (PIERCE 2011). Dieses Muster ist analog zu dem moderner Cetacea, bei denen eine Abnahme der relativen Wirbelkörperlänge und damit der intervertebralen Flexibilität cranial der Fluke die sagittale Verdrängungsbewegung durch das Wasser verstärkt (PIERCE 2011). Die Schwimmbewegungen der Phocinae und Cetacea sind vergleichbar mit dem thunniformer Schwimmer.

Die Hebelarmlänge der Processus spinosi entlang der Thoracolumbalregion ist recht konstant bei etwa 50% der Wirbelkörperhöhe (eigene Messungen), im Lumbalbereich nur minimal länger als im Thoracalbereich. Dies deutet darauf hin, dass die Phocinae gesteuerte und gleichzeitig starke Streckbewegungen mit dem Thoracolumbalbereich erzeugen können (PIERCE 2011).

Die ausladenden Processus transversi der Lumbalwirbelsäule weisen auf signifikant längere Hebelarme als bei den Otariidae und eine steifere Wirbelsäule mit größerer Hebelwirkung für horizontale Bewegungen hin (PIERCE 2011). Optimiert werden die horizontalen Bewegungen des Lumbalbereichs durch locker sitzende Processus articulares, welche eine sagittale Bewegungseinschränkung verhindern, außerdem der eingeschränkten Mobilität durch die

kurzen interzygapophysialen Abstände entgegenwirken und so den Phocinae eine Bewegung von Wirbelsäule und Hinterflossen in der horizontalen Ebene ermöglichen (PIERCE 2011). Auch die großen Epaxialmuskeln, die an den langen Hebelarmen der Thoracolumbalwirbel ansetzen, unterstützen gerichtete Schwingungen des Beckens bei der Lokomotion (PIERCE 2011). Die Laminae arcus vertebrae der Phocinae sind breiter als die der Otariidae, was einen größeren Widerstand gegen Dorsalflexion nahelegt (PIERCE 2011). Trotzdem ist die Wirbelsäule der Phocinae im Vergleich zu der terrestrischer Mammalia sehr flexibel mit verhältnismäßig großen Biegebereichen und offenbar geringen Widerständen bezüglich Extensionen und Flexionen (GAL 1992, Abbildung 3-113 B, Abbildung 6-27).



Abbildung 6-27: Rumpfflexibilität, Phoca, ZF

Bei den terrestrischen Mammalia ist der Rumpf im Brustbereich durch die Synsarkose der Schultergürtelmuskulatur zwischen den Vorderextremitäten aufgehängt (SLIJPER 1946, NICKEL *et al.* 2004). Die Muskelschlingen dieses Traggurts fangen hohe Druck- und Stoßkräfte vor allem in der Bewegung elastisch ab (NICKEL *et al.* 2004) und übertragen die Aufprallkräfte von der Vorderextremität über den Brustkorb auf die Wirbelsäule. Dabei verläuft die Kraftübertragung vom *M. pectoralis* über das Sternum auf die Rippen und vom *M. serratus* direkt auf die Rippen.

Bei den Phocinae haben die Vorderextremitäten an Land ihre Stützfunktion verloren. Hier übernimmt der Thorax die kraftübertragende Rolle des Schultergürtels. Die Kraftübertragung erfolgt also vom Blubber über den *M. pectoralis* und das Sternum auf die Rippen (Abbildung 6-28).

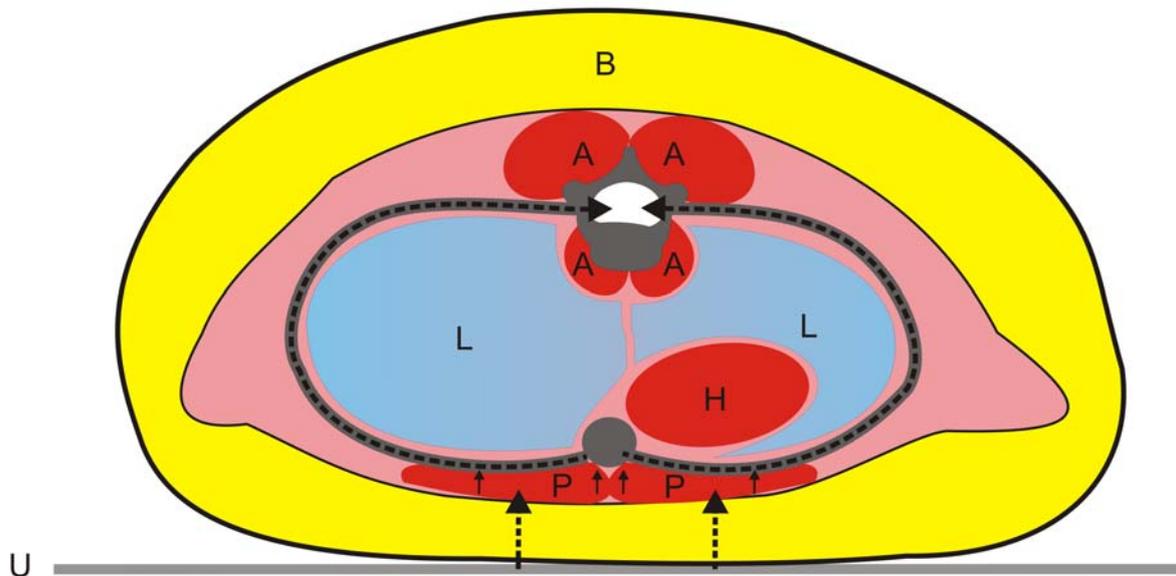


Abbildung 6-28: Schema der Kraftübertragung der Aufprallkräfte (schwarze Pfeile) während der Landlokomotion der Phocinae. Vom Untergrund (U) erfolgt die Kraftübertragung auf die ventralseitige Blubber (B) und die Mm. pectorales (P). Von diesen werden die Kräfte aufs Sternum und die Rippen übertragen (kleine schwarze Pfeile) und erreichen letztendlich die Wirbelsäule. Innerhalb des Brustkorbs liegen Herz (H) und Lungen (L). Der rosa Bereich innerhalb des Körpers ist mit Bindegewebe und weiterer Muskulatur (Costalmuskeln, Schultergürtelmuskulatur) verfüllt.

Somit hat sich die Funktionsweise der Bewegung des Kraftübertragungssystems im Schulterbereich der Phocinae im Vergleich zu den terrestrischen Mammalia keineswegs geändert, nur haben sich die Stellglieder von einem aktiven Muskelsystem auf ein passives Fettpolster (Blubber) verlagert.

Bei terrestrischen Mammalia spielt bei hohen Geschwindigkeiten auch eine pneumatische Stabilisierung durch die Lungen eine Rolle bei der Kraftübertragung. Dazu müssen Schrittlänge und Rumpfstreckung maximal sein und das Einatmen eines großen Luftvolumens ermöglichen. Es besteht ein Atmungs-Schritt Verhältnis von 1:1, bei dem die Expirationsphase des Atemzyklus direkt mit dem Aufsetzen der Vorderextremitäten auf den Grund beginnt und bis zur maximalen Rumpfabbremsung andauert (SIMONS 1996, 1999). Außerdem befindet sich die Leber kurz vor der Vorderextremitätenstütze in cranialer Position. Die simultane Kompression durch Leber und Vorderextremitäten setzt den Brustraum unter positiven Druck (SIMONS 1999). In craniale Position gelangt die Leber durch vertikale und horizontale Abbremsungen des Rumpfes während der ersten Hälfte der Vorderextremitäten-Stützphase des Galopps (SIMONS 1999). Ähnlich starke vertikale und horizontale Abbremsungen des Rumpfes wie bei galoppierenden Mammalia sind auch bei der spannerrauenartigen Fortbewegung der Phocinae zu erwarten, weshalb hier ebenfalls eine pneumatische Stabilisierung durch die Lungen bei der Übertragung der

Bodenreaktionskräfte möglich ist (siehe oben, Abbildung 6-29). Als Nebeneffekt kann die pneumatische Stabilisierung durch die Lungen die Stoßbelastung auf das Herz durch Verlängerung der Abbremsdauer reduzieren und als mechanisches Polster zwischen Herz und Rippen und vielleicht auch zwischen Herz und Sternum agieren, die cranial und ventral der Herzmasse liegen (SIMONS 1996).

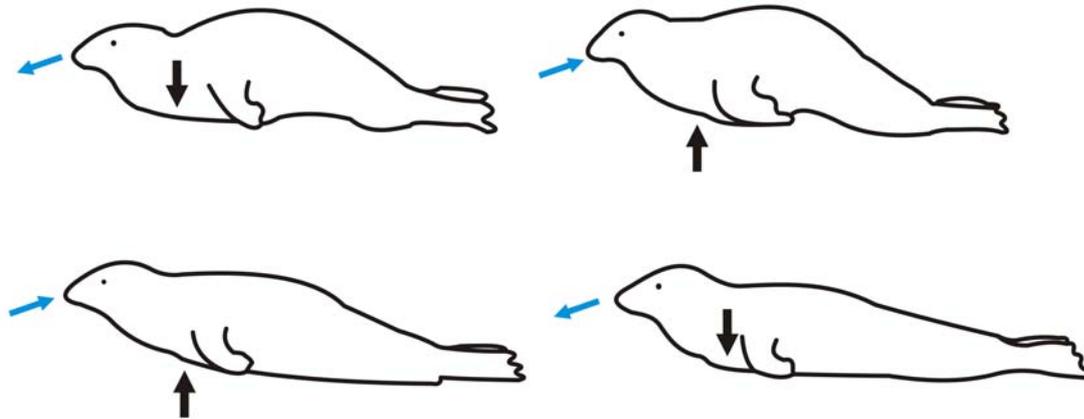


Abbildung 6-29: Synchronisation von Atem- und Lokomotionszyklus bei der Lokomotion der Phocinae auf Grundlage von Videosequenzen von *Halichoerus* (DH) und SIMONS (1999). Blauer Pfeil Atmung, schwarzer Pfeil Bewegungsrichtung des Brustbereichs

Die Vorderextremitäten werden bei der spannerraupeartigen Landlokomotion der Phocinae normalerweise vom Boden abgehoben (Abbildung 6-24). Dadurch befindet sich der Humerus und damit auch die Crista deltopectoralis während der Lokomotion in stabiler Haltung, um ähnlich wie bei der Lateraloszillation im Wasser (Kapitel 4.2.2) als statischer Hebelpunkt für die Mm. latissimus et pectoralis zu wirken. An Land ist der M. pectoralis an der Beugewelle und Stoßdämpferfunktion beteiligt. Der M. latissimus dorsi verhindert bei bilateraler Kontraktion eine laterale Rumpfbeugung. Damit übernehmen die Vorderextremitäten trotz des Verlustes ihrer Stützfunktion weiterhin eine wichtige Rolle bei der Verspannung der Phocinae.

Die Vorderextremitäten der Phocinae werden außerdem zum Überwinden von Hindernissen an Land oder am Wasserrand sowie zum Klettern über Felsen eingesetzt. Dabei entstehen Zugkräfte auf den Thorax, die ziemlich groß sein können. Um die notwendigen Zugkräfte auf den massigen Körper (50 kg bei *Phoca sibirica*, THOMAS *et al.* 1982 bis 300 kg bei *Halichoerus* ♂, HOELZEL 2002 und einer Körperlänge von 1,10 - 2,35 m, THOMAS *et al.* 1982, HOELZEL 2002) aufbringen zu können, ist die das Schultergelenk überspannende Muskulatur im Vergleich zu den terrestrischen Mammalia voluminös (Abbildung 6-30). Im Unterarm

haben der *M. palmaris longus* (Flexor des Carpus, spannt die *Aponeurosis palmaris*) und der darunter liegende *M. flexor carpi ulnaris* (Flexion der *Articulationes metacarpophalangeae*, Ulnarabduktion) jeweils eine Muskelschlinge, welche die radiale Seite der Hand umspannen (Abbildung 6-31). Dadurch kann bei einer Kontraktion dieser Muskeln zusätzlich zur Flexion auch eine Abduktion der Hand erfolgen, was zum Vorwärtsziehen des Körpers von Vorteil wäre. Der *M. flexor digitorum communis* entspricht den *Mm. flexores digitorum profundus et superficialis* des Hundes (*Canis*) und hat einen dreiköpfigen Ursprung. Er bewirkt die Flexion von Ellenbogen-, Hand- und Fingergelenken. Die Vorderextremitäten der *Phocinae* können demnach von ihrer Konstruktion her kraftvolle Zugbewegungen ausführen und eignen sich gleichzeitig zum Greifen und Festhalten von Gegenständen mit den *Digiti*. Außerdem kann das Abheben der vorderen Körperhälfte vom Untergrund durch die Vorderextremitäten unterstützt werden. Die freigestellten, langen und kräftigen Krallen der Hand können aktiv mit ihren Spitzen in oder gegen das Substrat gedrückt werden und so die Reibung beim Ziehen erhöhen. Dies verbessert Traktion und Bodenhaftung und führt aufgrund des Gleitschutzes zu einer effizienteren Kraftübertragung. Damit übernehmen die Krallen die Funktion von Spikes auf nassem Sand, Schnee und Eis.

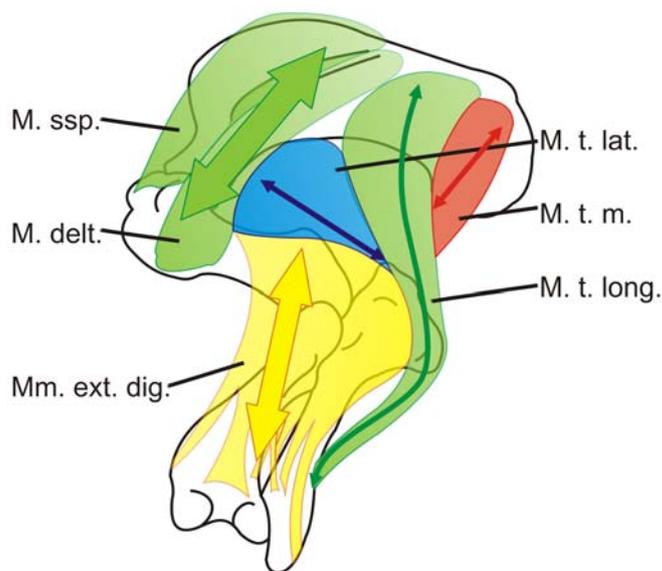


Abbildung 6-30: Muskeln und ihre Wirklinien (Pfeile) auf der Lateralseite der Vorderextremität der *Phocinae*. Die *Mm. supraspinatus* (*M. ssp.*), *deltoideus* (*M. delt.*) und *triceps caput longus* (*M. t. long.*) adduzieren die Extremität, der *M. teres major* (*M. t. m.*) dient als Schulterflexor, Retraktor und Adduktor, der *M. triceps caput lateralis* (*M. t. lat.*) ist Ellenbogenextensor und die *Mm. extensores digitorum* (*Mm. ext. Dig.*) strecken die Finger.

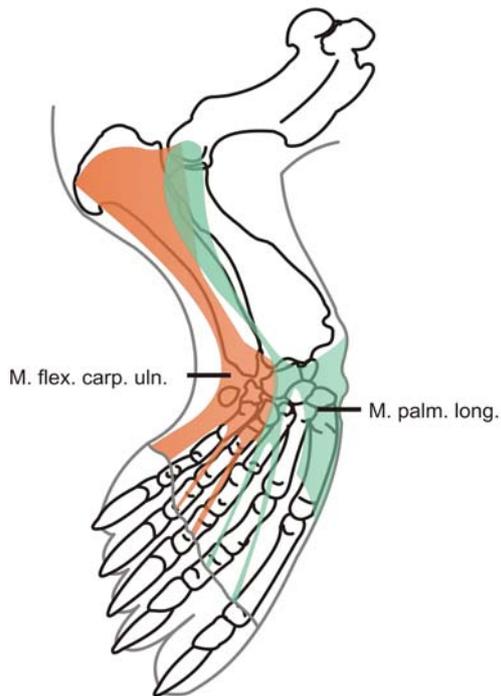


Abbildung 6-31: mediale Ansicht der Vorderextremität einer Phocinae mit den Muskelschlingen der Mm. flexor carpi ulnaris et palmaris longus, welche die radiale Seite der Hand umspannen

Obwohl die Vorderextremität der Phocinae in Relation zum Körper sehr kurz und weitgehend in die Körperkontur integriert ist, sind Ab- und Adduktionen, Extensionen und Flexionen sowie Rotationen ohne Einschränkung möglich. Neben der Aufbringung der erwähnten Zugkräfte können die Tiere ihre Vorderextremitäten für die Körper- und Fellpflege (Kratzen) ebenso nutzen, wie zum Erhalt des Gleichgewichts und für Richtungswechsel an Land, bei denen der Körper durch Abstoßen mit einer der Vorderextremitäten in eine neue Bewegungsrichtung gelenkt wird (Abbildung 6-32).

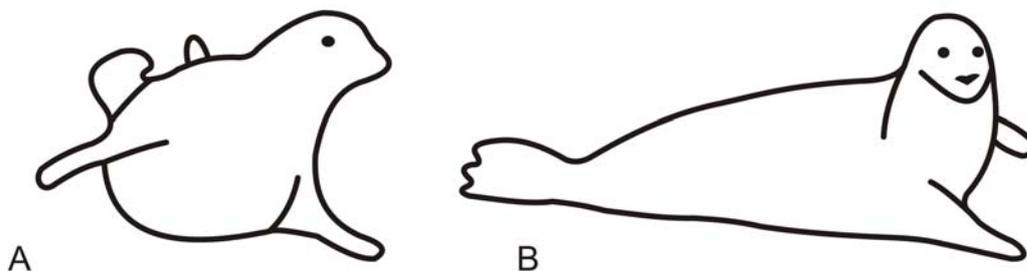


Abbildung 6-32: Einleitung einer neuen Bewegungsrichtung an Land durch Abstoßen mit der Vorderextremität, *Phoca*, ZHR, nach Videosequenz

Trotz fehlender Stützfunktion unterscheidet sich die Vorderextremität der Phocinae im Gesamten betrachtet in ihrer Anatomie und Verspannung nicht von der terrestrischer Mammalia.

Bei den Phocinae sind die Hinterextremitäten in der Horizontalebene fixiert und haben ihre Funktion als Stemm- und Wurfhebelwerk verloren. Die Fixierung ist Folge des Verlaufs und Zusammenwirkens folgender Muskeln: M. biceps femoris, Mm. semitendinosus et semimembranosus, M. gracilis und M. flexor hallucis longus. Kontraktion des M. biceps femoris bewirkt einen Zug der Hinterextremität nach cranial und eine Flexion der Articulatio genus. Der Unterschenkel wird durch die Mm. semitendinosus, semimembranosus und den M. gracilis nach dorsolateral gegen das Os coxae adduziert und flexiert. Diese Muskeln haben ihre Ursprünge jeweils am Tuber ischiadicum und setzen breit an der Mitte der Tibia an (Abbildung 6-33). Der Talus trägt proximal einen Processus, über dessen Sulcus (Abbildung 6-34) die Sehne des M. flexor hallucis longus verläuft (Ursprung: caudal am Caput der Fibula) und sich dann mit dem Flexor digitorum longus vereinigt. Dieser Sehnenverlauf trägt dazu bei, dass die Stellung des Fußes im rechten oder gar spitzen Winkel zum Unterschenkel unmöglich ist. Die proximale Verwachsung von Tibia und Fibula schränkt die Rotationsbewegungen im Fußgelenk ein. Durch diese Fixierung der Hinterextremität verlaufen Flexionsbewegungen in der Hüfte durch den M. iliopsoas nach cranial und die vertikale Fußstellung für die Lateralundulation der Hinterextremitäten beim Schwimmen wird unterstützt. Gleichzeitig ist eine Stützfunktion der Hinterextremität an Land nicht mehr möglich. Wie bereits oben erwähnt, sind die Auflagepunkte des Körpers bei der Landlokomotion der Phocinae nicht die Manus und Pedes sondern die Sternal- und Pubicalregion. Die hinter dem Schwerpunkt liegende Pubicalregion sorgt mit dem M. cutaneus und der darunter liegenden Muskulatur für den Vorschub. Die Kraftübertragung erfolgt im Gegensatz zu den terrestrischen Mammaliakonstruktionen vom Boden direkt auf das Becken und von dort wie bei allen terrestrischen Mammalia über die Sacralia auf die Wirbelsäule.

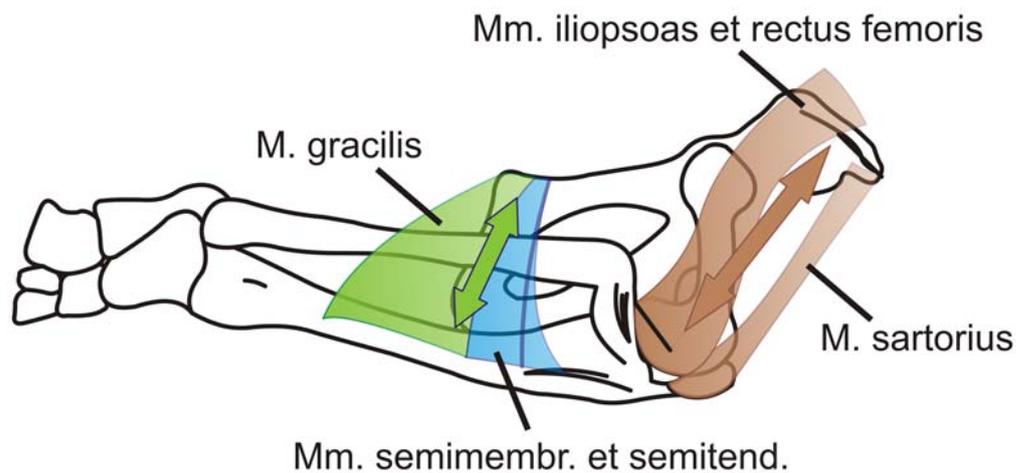


Abbildung 6-33: Verspannung der Hinterextremität einer Phocinae: Die Mm. iliopsoas et rectus femoris und der M. sartorius sind die Hüftflexoren und verhindern eine Streckung des Femurs im Hüftgelenk. Die Mm. gracilis, semimembranosus et semitendinosus ziehen den Unterschenkel gegen das Os coxae.

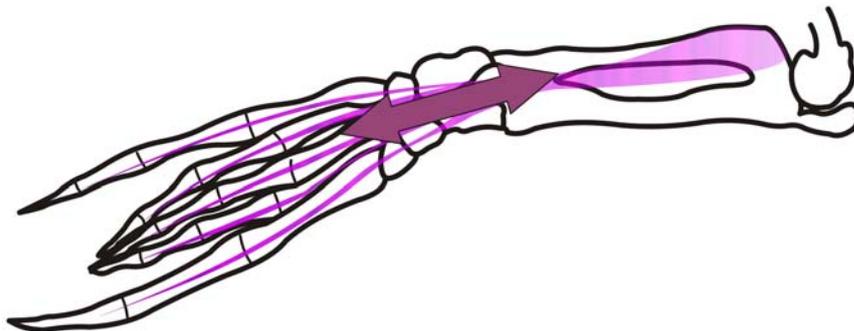


Abbildung 6-34: Der Verlauf des M. flexor hallucis longus über einen Sulcus am Talus verhindert die Dorsalflexion des Fußes.

Die Hinterextremitäten befinden sich aufgrund der anatomischen Gegebenheiten bei der Landlokomotion nach caudal gestreckt in etwa in einer Linie mit der Wirbelsäule, berühren den Boden also nicht (s.o.). Während des Schwimmens wird die Lateraloszillation der Lumbalregion auf die Hinterextremitäten übertragen, wobei die Amplitude zu den Fußflossen hin stetig zunimmt (Abbildung 6-35). Bei der Antriebserzeugung sind die Zehen der führenden Flosse adduziert und werden – wie bei einem Rückstreichschlag bei paraxialen Verdrängungsschwimmern – mit geringstmöglicher Oberfläche gegen das Wasser geführt. Die Zehen der kontralateralen Flosse werden abduziert und bewegen sich mit

größtmöglicher Fläche durch das Wasser – entsprechend dem Antriebsschlag bei paraxialen Verdrängungsschwimmern. Durch die laterale Oszillationsbewegung entsteht ein axialer Antrieb mit einer alternierend gespreizten, annähernd symmetrisch gegabelten Antriebsflosse, die eigentlich zum paraxialen Antriebssystem gehört (Abbildung 6-36). Deshalb wird der Antrieb der Phocinae hier als „pseudoaxial“ bezeichnet.

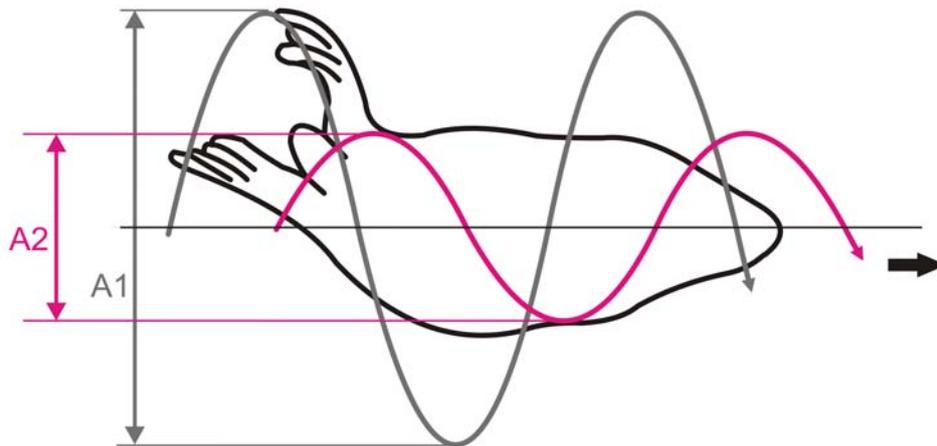


Abbildung 6-35: Vergrößerung der Amplitude nach caudal. A1 Amplitude des Lendenbereichs, A2 Flossenamplitude

Die Unterschenkel beider Extremitäten und der zwischengeschaltete Schwanz ahmen funktionell den stromlinienförmigen Schwanzstiel thunniformer Schwimmer wie Thunfische, Makrelenhaie oder Delfine nach. Die nach caudal und vertikal ausgerichtete, durch knöcherne Elemente verstärkte Hinterflosse entspricht einem steifen, halbmondförmigen Tragflügel mit einem Pfeilungswinkel wie bei schnellen Dauerschwimmern (Makrelen und Thunfische). Die geschwungenen Anströmkanten der Hinterflossen verringern den Beitrag zur Schubkraft, die durch die Saugwirkung der Anströmkante ohne Reduktion des gesamten Vorschubs erzeugt wird (FISH *et al.* 1988).

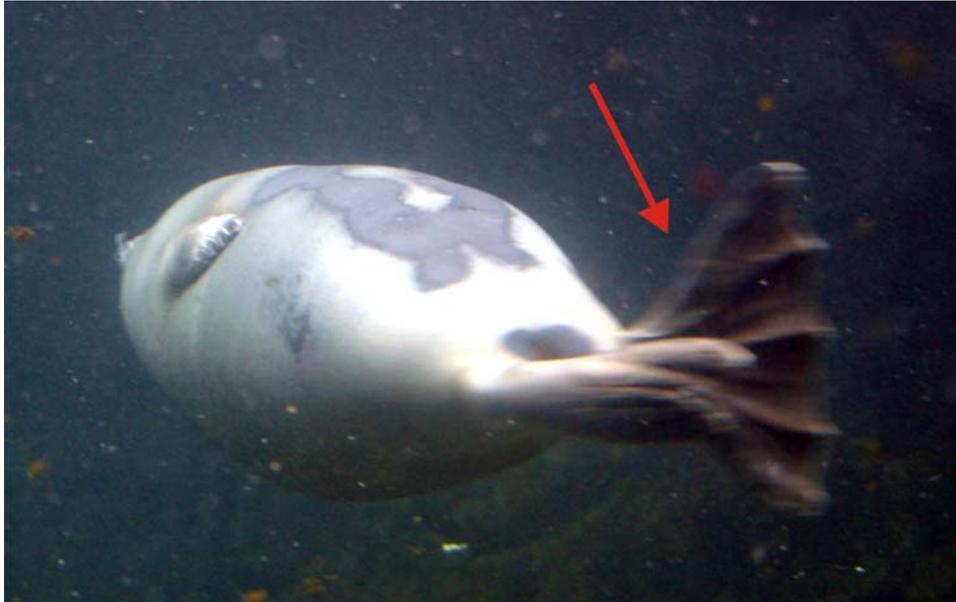


Abbildung 6-36: durch beide Pedes gebildete funktionelle Schwanzflosse für den pseudoaxialen Antrieb, *Phoca*, ZF

Im Verspannungssystem der Phocinae wird der Rumpf wie bei allen tetrapoden Mammalia dorsal über die Epaxialmuskeln tendinomuskulär und semihydraulisch unterstützt, ventral über die Brust und Bauchmuskeln. Über die Rippen und die Mm. obliqui et transversus abdominis werden beide Bereiche miteinander verbunden und bilden eine druckfeste Einheit mit hydraulischer Unterstützung. Während schneller Lokomotion unterstützt das Musculus rectus – System der Sehne die extensive vertikale Flexion und Extension der Lumbalwirbelsäule, welche dorsal durch die Intervertebralligamente und die hydraulische Wirkung der Epaxialmuskulatur und des M. iliopsoas verstärkt wird (PREUSCHOFT *et al.* 1994, HERKNER 1999). Die Extremitäten sind bei den Phocinae jedoch aus der Kraftübertragung der Bodenreaktionskräfte auf die Wirbelsäule ausgenommen.

6.3. Das Verspannungssystem der Monachinae

Die rezenten Monachinae, die südlichen Phocidae, bestehen aus 6 Gattungen mit insgesamt 8 Arten: *Monachus* und *Mirounga* mit jeweils 2 Arten sowie die monospezifischen, antarktischen Gattungen *Leptonychotes*, *Lobodon*, *Hydrurga* und *Ommatophoca* (Abbildung 6-37).

Äußerlich betrachtet unterscheiden sich diese Arten von den Phocinae insbesondere in ihrer Gesamtgröße sowie in der Länge ihrer Vorderextremitäten. Bei den Phocinae beträgt die Gewichtsspanne 50 kg (*Phoca sibirica*, THOMAS *et al.* 1982) bis 300 kg (*Halichoerus* ♂, HOELZEL 2002) bei einer Körperlänge von 1,10 - 2,35 m (THOMAS *et al.* 1982, HOELZEL

2002), bei den Monachinae 163 kg (*Monachus tropicalis* ♀, ADAM 2004) bis 3700 kg (*Mirounga leonina* ♂, LING & BRYDEN 1992) bei einer Körperlänge von 2,0 bis > 6,0 m (ADAM 2004, LING & BRYDEN 1992). Besonders auffällig in Skelettbau und äußerem Erscheinungsbild sind die Seeelefanten (*Mirounga*), so dass hier auf den ersten Blick die monachinen Gattungen mindestens zwei verschiedenen Konstruktionstypen zuzuordnen sind.

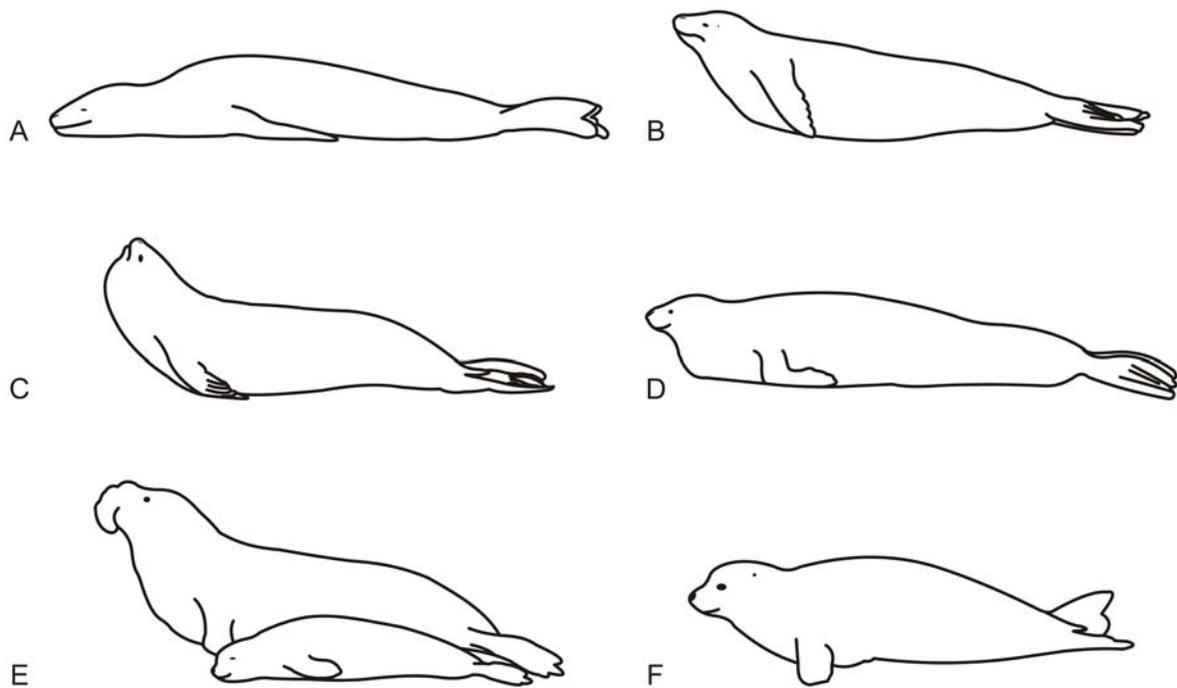


Abbildung 6-37: Körperumrisse der Monachinae. A) *Hydrurga*, B) *Lobodon*, C) *Leptonychotes*, D) *Ommatophoca*, E) *Mirounga*, F) *Monachus*.

Allgemein ist sehr wenig Material zu den Monachinae in Literatur, dokumentarischen Filmen und Internet zu finden. Die folgende Tabelle gibt einen Überblick.

	Lokomotion Film	Lokomotion Beschreibung Literatur	Skelett Einzelknochen Sammlung	Skelett montiert	Osteologie Beschreibung Literatur	Myologie Beschreibung Literatur
<i>Monachus</i>	+	-	+	-	-	-
<i>Mirounga</i>	+	+	+	+	-	+
<i>Leptonychotes</i>	+	+	+	-	+	+
<i>Lobodon</i>	-	+	+	-	(+)	-
<i>Hydrurga</i>	+	+	+	+	-	-
<i>Ommatophoca</i>	-	-	+	-	+	-

Anhand der existierenden myologischen Beschreibungen monachiner Phocidae (BRYDEN 1971, PIÉRARD 1971) ist davon auszugehen, dass sowohl bei *Leptonychotes* als auch *Mirounga* die Epaxialmuskulatur, die Mm. iliocostalis et longissimus sowie der M. transversospinalis während der dorsoventralen Undulation an Land für die Extension der Wirbelsäule zuständig und während des Schwimmens durch alternierende Kontraktion an der Lateraloszillation beteiligt sind. Auf der Ventralseite sorgen wahrscheinlich neben den Mm. obliquus externus et internus und dem M. rectus abdominis auch der M. pectoralis profundus für eine Rumpfflexion bei der Fortbewegung an Land. Sowohl bei *Leptonychotes* als auch bei *Mirounga* hat der M. pectoralis profundus seinen Ursprung weit caudal an der Ala ossis ilii und dem Außenblatt der Rectusscheide, seinen Ansatz wie der M. pectoralis superficialis an der Medialseite der Crista deltopectoralis (BRYDEN 1971, PIÉRARD 1971). Er verläuft demnach wie bei den Phocinae ventral des M. rectus abdominis von caudal nach cranial. Bei den Monachinae übernehmen die Extremitäten wie bei den Phocinae keine tragende Funktion bei der Landlokomotion und insbesondere die Vorderextremitäten können den Rumpf wie bei den tetrapoden Landsäugetern während der Lokomotion nicht mehr abfedern und auffangen. Auch bei *Mirounga* übernimmt die Vorderextremität keine Stoßdämpferfunktion bei der Landlokomotion. Die Manus wird erst nach cranial geführt, nachdem der Sternalbereich auf dem Untergrund aufsetzt (eigene Beobachtungen anhand von Filmmaterial).

Die Auflagepunkte an Land entsprechen daher bei den Monachinae wie auch den Phocinae der Sternal- und Pubikalregion, welche bei der Dorsoventralundulation an Land einer hohen Stoßbelastung ausgesetzt sind und innerhalb der dermalen Aktionsbereiche neue Stoßdämpfer erfordern (Abbildung 6-38). Diese entsprechen der ventralen Rumpfmuskulatur, genauer den Mm. pectorales im Sternal- und Pubikalbereich sowie den Abdominal- und extrinsischen Hinterextremitätenmuskeln in der Beckenregion. Zusätzlich liegt ventral des M. pectoralis eine Blubberschicht auf, deren Dicke von 3,28 cm in der Sternalregion bei *Lobodon* (ADAM 2005) bis zu 15 cm bei *Mirounga* (LING & BRYDEN 1992) variiert. Damit ist der Blubber gemeinsam mit der Ventralmuskulatur an der ventralen Rumpferspannung sowie an der Stoßdämpferfunktion im Brust- und Beckenbereich beteiligt.

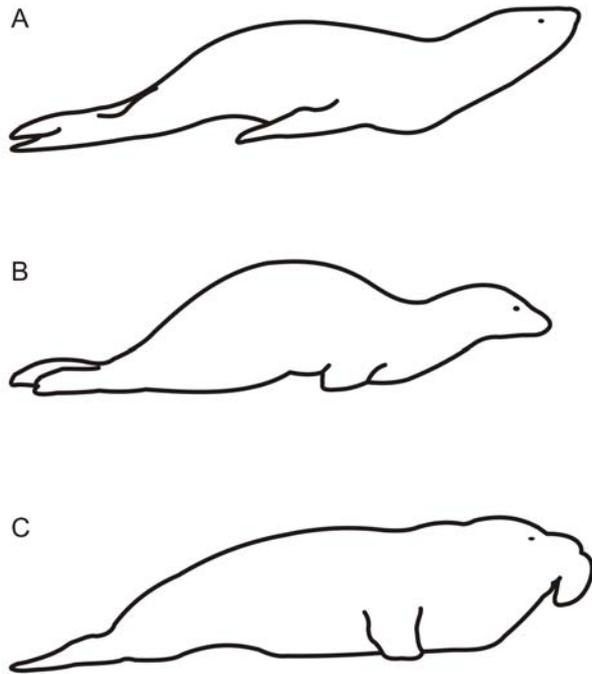


Abbildung 6-38: Dorsoventralundulation einiger Monachinae an Land. A: *Hydrurga*, B: *Monachus*, C: *Mirounga*, gezeichnet nach Filmsequenzen

Aufgrund vorhandenen Filmmaterials und der Beschreibung der Landlokomotion von O'GORMAN (1963) liegt die Vermutung nahe, dass auch die übrigen Monachinae dasselbe Prinzip der Rumpferspannung aufweisen. Die Auflagepunkte an Land sind immer die Sternal- und Pubikalregion. Die Rumpferspannung der Monachinae entspricht also der der Phocinae, so dass eine allgemeine phocide Rumpferspannung definiert werden kann. Abweichungen in der Muskelgröße und gegebenenfalls auch der Größe der Ursprungs- und Ansatzflächen einiger Epaxialmuskeln (Beschreibung PIÉRARD 1971, *Leptonychotes*) im Vergleich zu den Phocinae sind vermutlich bedingt durch die größeren Körper und Gewichte der Monachinae. Die für die Fortbewegung größerer Körper notwendige Kraft lässt sich über abweichende Muskelansätze und damit möglicherweise in Verbindung stehende längere Hebel kompensieren (Hebelgesetz).

Im Vergleich zu den Phocinae haben die Monachinae kürzere Processus transversi an den Lumbalwirbeln und der Winkel zur Senkrechten ist mit $\sim 60^\circ$ um etwa 15° größer. An den Processus transversi der Lumbalwirbel ansetzende Muskeln sind die Mm. quadratus lumborum, longissimus thoracis, intertransversarii et psoas minor. Mit Ausnahme der Mm. intertransversarii, welche die Wirbelsäule stabilisieren, sind diese Muskeln an der Seitwärtsneigung des Rumpfes im Lendenbereich und damit an der Lateraloszillation bei der

Wasserlokomotion beteiligt. Längere Processus transversi bei den Phocinae entsprechen einer größeren Muskelansatzfläche und damit einem größeren Muskelquerschnitt und erhöhen zudem die Hebellänge. Dadurch können sie vermutlich ähnliche Kontraktionskräfte aufbringen wie die größeren Monachinae (Hebelgesetz) und erreichen auch vergleichbare Schwimgeschwindigkeiten (HOELZEL 2002). Funktionell betrachtet liegen also zwischen den Gruppen keine Unterschiede vor.

Die sinusförmige laterale Fortbewegung bei *Lobodon*, *Hydrurga* und ggf. auch *Ommatophoca* an Land (Kapitel 4.3.2, Abbildung 4-53) erfolgt mit hoher Wahrscheinlichkeit durch alternierende Kontraktion der Epaxialmuskulatur, der Mm. iliocostalis et longissimus sowie des M. transversospinalis, außerdem der Mm. iliopsoas et quadratus lumborum, latissimus dorsi und eventuell der Mm. obliqui. Diese Muskeln kommen teilweise auch bei der Beckenoszillation während des Schwimmens zum Einsatz. Da diese Monachinae die laterale Fortbewegungsform nur auf den vereisten und verschneiten Flächen der Antarktis zeigen, wirkt der ventralseitige Blubber hier weniger als Stoßdämpfer sondern vielmehr als Isolator und begünstigt durch eine gleichmäßige Körperkontur das Gleiten auf abschüssigen Eisflächen.

Als Gemeinsamkeit innerhalb der Monachinae und im Gegensatz zu ihrer Schwesterfamilie, den Phocinae, sind die Vorderextremitäten deutlich länger und nur bis zum Ellenbogen in die Körperkontur eingeschlossen. Bei den Phocinae liegt die Achsel dagegen im Bereich der Handwurzel (HOWELL 1929). Die Vorderextremitäten der Monachinae werden nach O'GORMAN (1963) bei *Lobodon*, *Hydrurga* und *Mirounga* während der Landlokomotion für Balance, Bodenhaftung und Vortrieb eingesetzt (vgl. Kapitel 4.3.2). Im Gegensatz zu den Phocinae wird auch im Wasser Antrieb deutlich häufiger mit den Vorderextremitäten erzeugt und ist aufgrund der größeren Flossenfläche der Monachinae auch effektiver. Vermutlich in Verbindung mit der Funktion als Unterwasserflügel zieht am Humerus der Monachinae die Crista deltopectoralis weiter nach distal als bei den Phocinae und ähnelt in diesem Merkmal eher dem Humerus der Otariidae (HENDEY & REPENNING 1972, WYSS 1988). Letztere zeigen eine stärkere Ausbildung des M. pectoralis (HENDEY & REPENNING 1972), der während des Unterwasserflugs für die Adduktion beim Vortriebsschlag verantwortlich ist. Dokumentiert ist ein Vorderextremitätenantrieb bei Weddell-Robben (*Leptonychotes*, STIRLING 1971) und Seeleoparden (*Hydrurga*), was insbesondere letzteren als Beutegreifer endothermer Tiere sowohl eine höhere Geschwindigkeit als auch größere Wendigkeit ermöglicht (MACDONALD 2003).

Anhand von Videosequenzen wurde beobachtet, dass *Mirounga* die Vorderextremitäten während der Landlokomotion synchron zum Abstoßen des Körpers nach craniodorsal einsetzt, nicht aber zum Auffangen. Dazu werden die Vorderextremitäten hauptsächlich durch Aktion der Mm. supraspinatus et subscapularis abduziert und über die Mm. teres major et deltoideus zur Retroversion eingesetzt. Die Vorderextremitäten sind demnach an der Vortriebserzeugung während der Dorsoventralundulation des Körpers mit beteiligt. Einen ähnlichen Einsatz der Vorderextremitäten wie bei *Mirounga* zeigen Videosequenzen von *Monachus*. Für *Leptonychotes* konnten dagegen keine Videosequenzen gefunden werden, die für einen Einsatz der Vorderextremitäten an Land sprechen. Selbst beim Übergang vom Wasser an Land aus einem Loch im Eis wurden die Vorderextremitäten weder ziehend noch in anderer Weise genutzt. Das entspricht Beobachtungen von O'GORMAN (1963).

Da myologische Beschreibungen nur von *Mirounga* und *Leptonychotes* vorliegen (vgl. Tabelle), können auch nur für diese beiden Arten Muskulatur und Lokomotion korreliert und so Aussagen zur Verspannung der Vorderextremität gemacht werden. Vergleicht man die Vorderextremitätenmuskulatur von *Mirounga* und *Leptonychotes*, lassen sich zwei deutliche Unterschiede feststellen (Abbildung 6-39).

Im Vergleich zu *Mirounga* hat *Leptonychotes* einen M. deltoideus pars acromialis (BRYDEN 1971, PIÉRARD 1971), welcher den M. deltoideus neben einer Außenrotation und Retroversion des Arms (Pars spinalis) auch eine Abduktion, Anteversion und Innenrotation bewirken lässt. Bei *Mirounga* muss aufgrund der fehlenden Pars acromialis eine Anteversion durch die Mm. biceps brachii et pectorales, die Innenrotation durch die Mm. teres major et subscapularis und die Abduktion durch die Mm. supraspinatus et subscapularis übernommen werden. Abduktion, Anteversion und Innenrotation werden beim Rückstellschlag der Flosse während der Wasserlokomotion von *Leptonychotes* benötigt, wobei Wasserwiderstand überwunden werden muss. Für *Mirounga* gibt es keine Daten zum Einsatz der Vorderextremitäten bei der aquatischen Lokomotion (BRYDEN 1971), hier muss aber bei der Landlokomotion die Vorderextremität nach cranial geführt werden. Da Luft eine geringere Dichte hat als Wasser, genügen für die Bewegung schwächere Muskeln.

Als weiterer Unterschied nimmt die Größe der Ursprungsfläche des M. teres major auf der Fossa infraspinata bei *Leptonychotes* nahezu 2/3 der caudalen Hälfte ein (PIÉRARD 1971). Bei *Mirounga* entspricht der Ursprung des M. teres major nur einem kleinen Bereich am Angulus caudalis. Der M. teres major ist Adduktor des Humerus und gemeinsam mit den Mm. latissimus dorsi et subscapularis an der Humerusflexion und medialen Rotation beteiligt (DAVIS 1949, ARGOT 2001, SALESA *et al.* 2008, KÖNIG 2012). Er retrahiert den Humerus beim Übergang zur Schwungbeinphase (JENKINS & WEIJS 1979, ARGOT 2001). Besonders arboreale und fossoriale Mammalia zeigen eine Vergrößerung des M. teres major, was

gleichzeitig seinen Hebelarm verlängert und größere Kräfte ermöglicht. Dadurch kann das Körpergewicht unter ähnlichen biomechanischen Aspekten entweder nach vertikal (vertikale Kletterer) oder horizontal (Gräber) bewegt werden (STALHEIM-SMITH 1984, ARGOT 2001, SALESA *et al.* 2008). Da es für *Leptonychotes* keinerlei Beobachtungen zum Einsatz der Vorderextremitäten an Land gibt, lässt sich hier der vergrößerte Ansatz des M. teres major und eine damit zusammenhängende starke Adduktion mit Flexion und Innenrotation des Humerus mit dem Vorderextremitätenantrieb im Wasser ähnlich dem Vortriebsschlag der Otariidae erklären. Dagegen spielt bei *Mirounga* der M. teres major sehr wahrscheinlich beim Cranialwärtsführen der Vorderextremität während der Landlokomotion eine Rolle, einer Bewegung die dem Übergang zur Schwungbeinphase bei tetrapoden, terrestrischen Landsäugetern ähnelt.

Bei *Mirounga* setzt im Caudalbereich der Fossa infraspinata entlang etwa 2/3 des Margo caudalis ein Teil des M. subscapularis an (BRYDEN 1971). Dieser entspricht dem M. subscapularis minor vieler Mammalia, welcher durch ein Muskelseptum vom übrigen M. subscapularis abgetrennt am Ventralrand der Scapula ansetzt. In einigen Fällen, insbesondere bei den Ursidae setzt der M. subscapularis minor mit einigen Fasern ventral auf der Fascia lateralis der Scapula an (DAVIS 1949). Dadurch kommt zusätzlich zur Adduktionsfunktion des M. supraspinatus eine mediale Rotationskomponente über den M. subscapularis minor hinzu, welche die Greifkraft in der Vorderextremität der Ursidae erhöht (SALESA *et al.* 2008). Diese wird zum Klettern und Graben, aber auch zum Festhalten großer Beutetiere (*Ursus arctos*) benötigt, Aktivitäten bei denen der Humerus tendentiell aus dem Glenohumeralgelenk gezogen wird und eine zum Schub der normalen quadrupeden Fortbewegung umgekehrte Kraft entsteht. Der vergrößerte M. subscapularis minor hilft, diesem Zug standzuhalten (EWER 1998). Bei *Mirounga* entstehen beim Vorwärtsziehen des Körpers mit den Vorderextremitäten während der Dorsoventralundulation an Land aufgrund des hohen Körpergewichts vermutlich ähnliche Kräfte wie bei den Ursidae, welche auf das Glenohumeralgelenk wirken, was die Erweiterung des M. subscapularis auf die Fazies lateralis der Scapula erklärt.

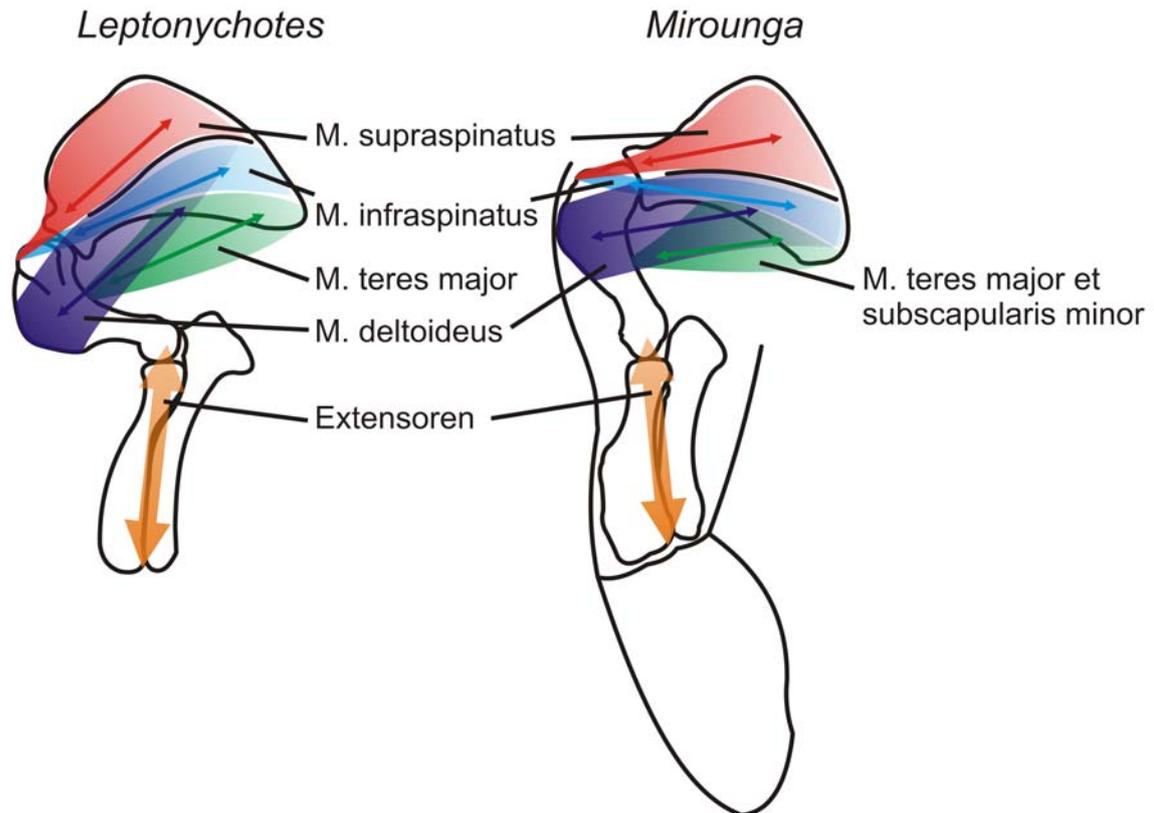


Abbildung 6-39: wichtige an der Verspannung der Vorderextremität beteiligte Muskeln und ihre Unterschiede zwischen *Leptonychotes* und *Mirounga*, rekonstruiert nach Beschreibungen von PIÉRARD (1971) und BRYDEN (1971)

Der M. teres major gilt als Abkömmling des M. subscapularis, der über den Ventralrand auf die Facies lateralis zog und dort am Angulus caudalis seinen Ursprung hat. Gemeinsam mit dem M. subscapularis verläuft er zum Tuberculum minus, wo beide ihren Ansatz haben (McMINN 1994). Innerviert wird der M. teres major wie auch das caudale Drittel des M. subscapularis über den Nervus axillaris (KÖNIG 2012). Nach DAVIS (1949) geht der M. teres major bei den Ursidae beinahe ausschließlich aus der Oberfläche des M. subscapularis minor nahe des Angulus caudalis der Scapula hervor und hat seinen Ursprung am Knochen nur über einen schmalen Streifen entlang des Margo caudalis der Fossa postscapularis. Wenn sich die Fasern beider Muskeln bei der Sektion von *Leptonychotes* nicht oder nur schlecht voneinander trennten, wäre es möglich, dass der Muskelkomplex allein aufgrund seiner Lage am Angulus caudalis als M. teres major beschrieben wurde und auch hier ein M. subscapularis minor existiert. Es ist demnach nicht sicher, ob sich *Mirounga* und *Leptonychotes* in diesem Bereich tatsächlich unterscheiden.

Die Hinterextremitäten der Monachinae können wie bei den Phocinae nicht unter den Körper gebracht werden. Hauptgrund hierfür ist ein proximaler Processus am Talus über dessen Sulcus die Sehne des M. flexor hallucis longus verläuft. Dieser Sehnenverlauf unterbindet eine Dorsalflexion im Fußgelenk und fixiert den Pes in Streckung nach caudal in Verlängerung zur Körperlängsachse. Anhand myologischer Beschreibungen reichen die Ansätze der Mm. gracilis et semitendinosus bei *Leptonychotes* (PIÉRARD 1971) und *Mirounga* (BRYDEN 1971) weiter nach distal als bei *Phoca*, und erstrecken sich inklusive des Ansatzes des M. semimembranosus über die distalen $\frac{3}{4}$ der Tibia. Durch den im Vergleich zu den Phocinae breiteren Ansatz dieser Muskelgruppe bei den Monachinae wird die Wirklinie verschoben und der Hebelarm verlängert. Aufgabe der Mm. gracilis, semimembranosus et semitendinosus ist die Flexion des Kniegelenks und die Annäherung des Unterschenkels an das Pelvis. Verstärkt wird die Funktion durch die Mm. sartorius et rectus femoris (Abbildung 6-40). Da die Monachinae größer und schwerer sind als die Phocinae müsste die Muskelgruppe bei gleicher Hebellänge mehr Kraft aufwenden, was durch den längeren Hebelarm kompensiert wird (Hebelgesetz). Die Hinterextremität wird demnach wie bei den Phocinae in Verlängerung zur Körperlängsachse fixiert und dadurch die Längsstabilität bei der Wasserlokomotion verbessert. Das Verspannungssystem der Hinterextremitäten bei den Monachinae entspricht funktionell dem der Phocinae, auch wenn aufgrund der unterschiedlich großen und schweren Körper anatomische Unterschiede vorliegen.

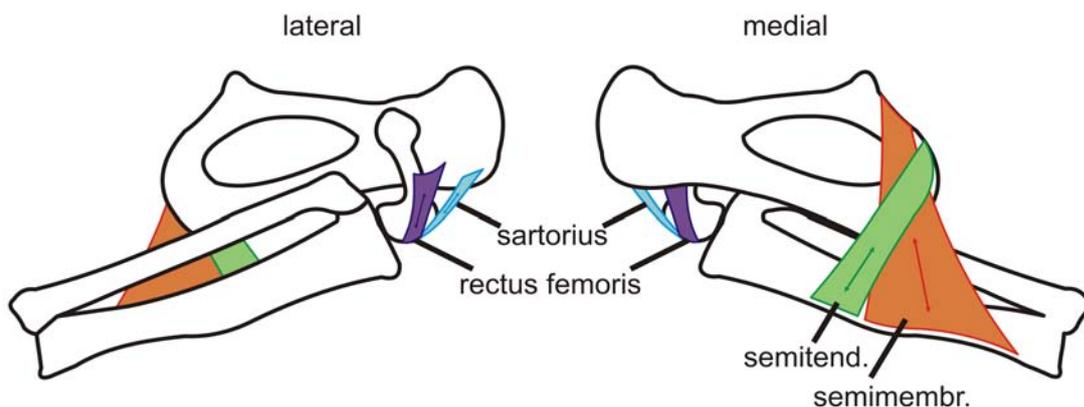


Abbildung 6-40: wichtige an der Verspannung der Hinterextremität beteiligte Muskeln, Zeichnungen erstellt nach Beschreibung durch PIÉRARD (1971) an *Leptonychotes*

Im Pes ist der Digitus pedis III bei allen Monachinae durch Reduktion des Metatarsus kürzer als bei den Phocinae und die Krallen an den Hinterextremitäten sind reduziert (WYSS 1988). Dies hat jedoch keinerlei Auswirkung auf die Fortbewegung oder die Verspannung der Hinterextremität. Wichtig für den Pes sind die starken äußeren Strahlen, die Digiti I und V,

die der Flosse eine feste und doch elastische Struktur verleihen. Der Pes der Phocidae bildet eine semilunare Schwanzflosse wie bei thunniformen Schwimmern. Bei allen thunniformen Schwimmern ist die Wellenlänge der Rumpfkrümmung deutlich größer als die bewegliche Rumpflänge (EBEL 2014). So ist das auch bei den Phocidae, die Vortrieb über Oszillation des Lumbalbereichs erzeugen. Die Schwanzflosse bzw. die als funktionelle Schwanzflosse arbeitenden Hinterextremitäten der Phocidae geben beim schnellen Schwimmen der Strömung eine gewünschte Abströmrichtung und dienen so der Richtungskontrolle und Steuerung vergleichbar mit den Schwanzfedern der Vögel oder dem Leitwerk der Flugzeuge (EBEL 2014).

Zur Wasserlokomotion der Monachinae gibt es nur wenige Beschreibungen und Filmsequenzen, der hauptsächliche Antrieb scheint bei allen Gattungen wie bei den Phocinae über eine laterale Oszillation von Lumbalwirbelsäule und Hinterextremitäten zu erfolgen. Möglich ist außerdem ein Antrieb über die im Vergleich zu den Phocinae längeren Vorderextremitäten (insbes. *Leptonychotes*, *Hydrurga*). Bei seiner Beschreibung zur Anatomie von *Leptonychotes* vermutet PIÉRARD (1971) einen Unterwasserantrieb durch Dorsoventralflexion mit horizontal gehaltenen Hinterflossen ähnlich dem Flukenantrieb der Wale. Er begründet dies durch eine im Vergleich zum *M. iliocostalis* deutlich stärkere Epaxialmuskulatur insbesondere des *M. erector spinae*. Eine Dorsoventralundulation zum Unterwasserantrieb konnte anhand von Filmmaterial nicht verifiziert werden. Die im Gegensatz zu den Phocinae stärker ausgebildete mediale Epaxialmuskulatur findet ihren Einsatz wahrscheinlich bei der spannerraupeartigen Landlokomotion der über 3 m langen (STIRLING 1971) und 400 kg schweren (PERRIN *et al.* 2008) Tiere auf Schnee und Eis, bei der die Vorderextremitäten nicht eingesetzt werden. Für die laterale Rumpfbeugung im Lumbalbereich während der Wasserlokomotion durch wechselseitige Kontraktion der *Mm. iliocostalis*, *iliopsoas* et *quadratus lumborum* muss erstgenannter Muskel nicht stärker ausgeprägt sein als bei den Phocinae (vgl. Diskussion weiter oben).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Hinterextremitäten- und Rumpferspannung der Monachinae trotz einiger Abweichungen in Muskelgröße und Befestigungsfläche identisch mit denen der Phocinae ist. Unterschiede gibt es jedoch in der Anatomie und Funktion der Vorderextremitäten zwischen den Gruppen und auch innerhalb der Monachinae. Aufgrund fehlender anatomischer Daten bleibt aber unklar, ob die Monachinae mehreren Konstruktionstypen zugeordnet werden sollten. Daher wird für die weitere Arbeit zur Erstellung eines Evolutionsablaufs von einer den Phocinae ähnlichen Grundkonstruktion mit allerdings beweglicheren und für die aquatische und terrestrische Lokomotion einsetzbaren Vorderextremitäten ausgegangen.

6.4. Das Verspannungssystem von *Odobenus*

Da die Odobenidae heute monospezifisch sind, entspricht das hier entwickelte Verspannungssystem dem von *Odobenus rosmarus*. Wie die Otariidae ist auch *Odobenus* in der Lage, an Land Vorder- und Hinterextremitäten zur Lokomotion einzusetzen. Aufgrund einer Körpermasse von bis zu 1700 kg bei ausgewachsenen Männchen (FAY 1985) wird der Körper bei der Lokomotion jedoch nicht während des gesamten Bewegungsablaufes vom Boden abgedrückt. Man erhält dadurch eine zweiteilige Fortbewegungsweise. Erst werden Vorder- und Hinterextremitäten einzeln in die Bewegungsrichtung versetzt und anschließend wird der Körper cranialwärts gewuchtet (genauer Ablauf vgl. GORDON 1981 und Kapitel 3.2). Juvenile und subadulte Tiere mit bis zu etwa sechs Jahren und einem Körpergewicht von ungefähr 600 kg (KASTELEIN *et al.* 2000) sind noch in der Lage, den Rumpf während der Landlokomotion vollständig vom Boden abzudrücken (eigene Beobachtungen). Ihre Fortbewegung ähnelt dadurch stärker der der Otariidae.

Während der Landlokomotion und im Stand ist die Vorderextremität wie bei den Otariidae immer im Schulter- und Ellenbogengelenk extendiert und im Handgelenk in hyperextendierter Position nach caudolateral ausgedreht (Abbildung 6-41). Die Extremität stemmt den cranialen Körperbereich vom Boden ab, der Kopf ist erhoben. Die Hinterextremität wird entweder zum Stemmgang verwendet, wobei der Rumpf durch Ventralflexion vom Boden abgehoben wird, oder nach caudal gestreckt nachgezogen, wobei der Rumpf mit dem Ventrum dem Boden aufliegt. Beim Stemmgang haben die Plantarflächen der Pedes vollständigen Kontakt zum Untergrund (Abbildung 6-42 A) und werden als Ankerpunkt für das Vorwärtswerfen („forward lunge“, GORDON 1981) des Körpers eingesetzt. Dabei werden die zunächst angewinkelten Hüft- und Kniegelenke extendiert, wobei eine vollständige Streckung aufgrund der Muskelverläufe in der Hinterextremität nicht möglich ist. An der Ventralflexion des Rumpfes während der Stemmhaltung sind die Mm. obliquus externus et internus und der M. rectus abdominis sowie der M. pectoralis profundus beteiligt. Werden die Hinterextremitäten nachgezogen, liegen caudaler Brustbereich und Bauch dem Boden auf, die für die Ventralflexion zuständigen Muskeln sind entspannt. Dies ist auch der Fall, wenn das Tier zum Ruhen abliegt (Abbildung 3-2 C) Während des Stemmgangs ist das Femur nach lateral abduziert und im Hüftgelenk leicht flexiert. Das Kniegelenk ist deutlich flexiert und lässt sich trotz der Körpermasse von *Odobenus* deutlich ausmachen (Abbildung 6-43). Beim Ruhen sind die Unterschenkel und Pedes entweder nach caudal gerichtet oder die Pedes in starker Flexion nach cranial angewinkelt (Abbildung 6-42 B und Abbildung 4-71 B). Oftmals ist ein Pes nach caudal gestreckt, der andere angewinkelt und teilweise unter den Körper gedreht. Bei der caudalen Streckung der Hinterextremität

weist die Plantarfläche im Gegensatz zu den Otariidae nach dorsal. Es findet also nur eine Dorsalflexion im Fußgelenk statt. Diese Extremitätenhaltung kann auch bei der Wasserlokomotion beobachtet werden.



Abbildung 6-41: Position der Manus während der Stützfunktion an Land, *Odobenus*, OV



Abbildung 6-42: Position des Pes beim abgestimmten Stehen mit Plantarfläche im Kontakt zum Untergrund (A) und mit abgelegtem Beckenbereich mit Plantarfläche im Kontakt zum Untergrund (B). *Odobenus*, OV



Abbildung 6-43: Knieposition bei *Odobenus* an Land (A) und im Wasser (B).

Wie bei den Otariidae und anderen terrestrischen Mammalia wird die Wirbelsäule an Land durch die Epaxial- und Psoas-Muskulatur stabilisiert. Ventral sorgen die Mm. rectus et obliquus externus sowie die Mm. pectorales für die Rumpfverspannung, insbesondere wenn der Körper vollständig vom Boden abgehoben wird (Abbildung 6-44). Die ventrale Rumpfmuskulatur zieht dabei das Becken in einen Winkel von 65° zum Boden. Entspannung der Axialmuskulatur führt dazu, dass der Rumpf aufgrund der Schwerkraft zwischen Vorder- und Hinterextremität durchhängt und der Bauch dem Boden aufliegt. Werden zusätzlich die Muskeln der hinteren Extremität entspannt, zieht das Tier bei der Fortbewegung den kompletten Rumpf nach (Kapitel 3.2, Abbildung 3-18). Beobachtet wurde diese Art der Fortbewegung durch Zug mithilfe der Vorderextremitäten auf glatten und feuchten Untergründen bei Tieren aller Alters- und Gewichtsklassen. Die pneumatisch-hydraulisch wirkenden Eingeweide erhalten insbesondere im posterioren Rumpfbereich die Körperform, unabhängig ob der Rumpf vom Untergrund abgehoben wird oder auf dem Boden aufliegt.

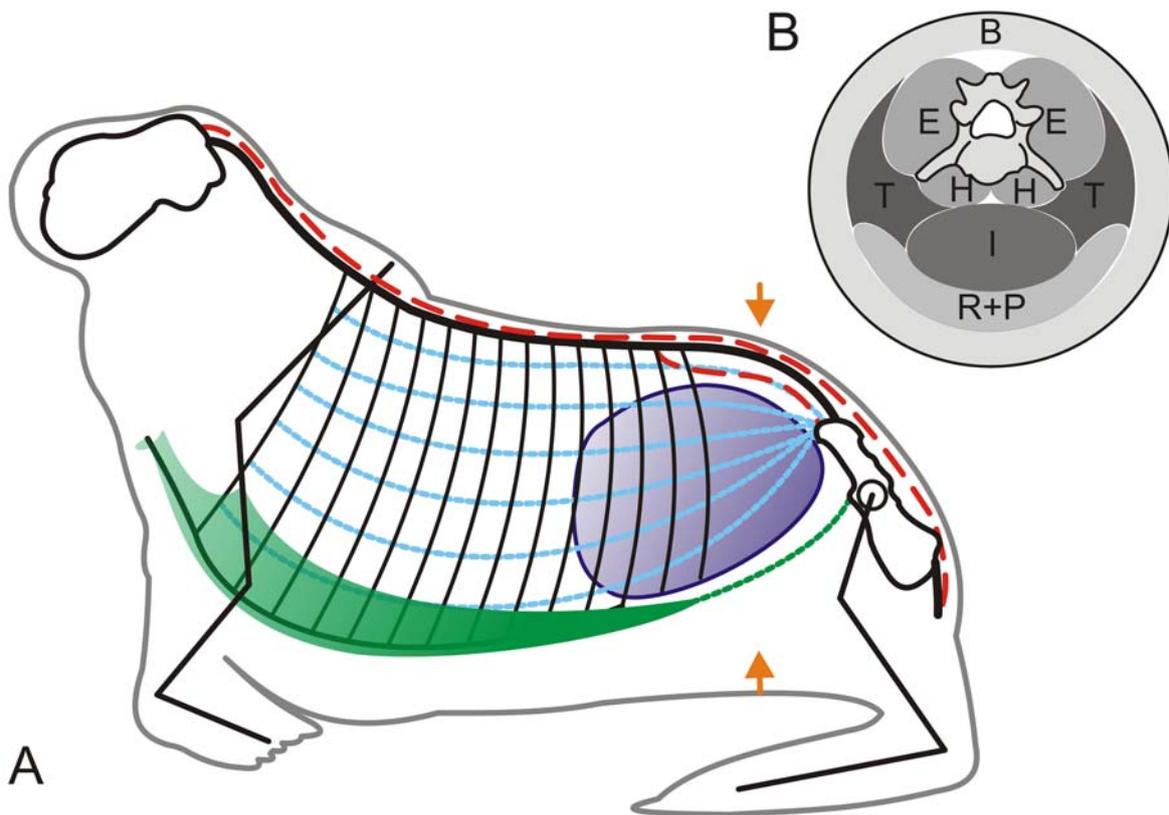


Abbildung 6-44: Verspannung von *Odobenus*. Rot: Axialmuskulatur, hellblau: Intercostale und transverse Muskulatur, grün: Ventralmuskulatur (M. pectoralis und rectus abdominis), dunkelblau: postdiaphragmatische Eingeweide. B) Querschnitt durch den Lumbalbereich (Pfeile). E Epaxialmuskulatur, H Hypaxialmuskulatur (Mm. psoas et quadratus lumborum), T transverse Muskulatur, I Eingeweide, R M. rectus abdominis, P M. pectoralis, B Blubber

Im Wasser ist die Antriebserzeugung über die Vorder- oder Hinterextremitäten möglich. Beim Vorderextremitätenantrieb beginnt der Antriebsschlag mit den Extremitäten in cranioventraler Position mit den Manus zwischen Pronation und Supination, so dass die Palmarflächen nach mediocaudal weisen. Die Flossen berühren sich dabei mit den Spitzen der Digiti I. Beide Extremitäten werden daraufhin synchron mit einer Pronationsbewegung nach caudal geführt (vgl. Kapitel 3.2). Die Retroversion und Adduktion der Extremität wird durch die M. teres major et minor, deltoideus und latissimus dorsi ermöglicht, an der Pronationsbewegung ist ebenfalls der M. deltoideus sowie die Mm. pronator teres et pectoralis beteiligt. Sobald die Palmarflächen das Ventrum berühren, beginnt der Rückstellschlag durch eine Abduktion der Extremitäten unter Beteiligung der Mm. deltoideus et supraspinatus und einer lateralen Rotation von Ulna, Radius und Manus mithilfe der Mm. supinator, biceps brachii et brachioradialis, bis die Palmarflächen nach ventral weisen und die Extremitäten in der Frontalebene senkrecht zur Körperlängsachse stehen. Die Extremitäten werden synchron nach cranioventral geführt und dabei leicht proniert. Diese

Anteversions- und Adduktionsbewegung wird durch die Mm. deltoideus et pectoralis major ermöglicht. Ansatzstellen dieser Muskeln sind cranial am Humerus an der Crista tuberculi majoris und der Tuberositas deltoidea. Während des Antriebszyklus bleiben die Vorderextremitäten durch den M. teres major in gestreckter Position. Der Bewegungsablauf des Vorderextremitätenantriebs von *Odobenus* unterscheidet sich dadurch deutlich von dem der Otariidae.

Der Hinterextremitätenantrieb von *Odobenus* unterscheidet sich von dem der Phocinae durch einen deutlich geringeren Einsatz der Lumbalregion. Der Antrieb wird durch Kickbewegungen in Knie und Hüfte erzeugt, wobei die Digiti der antriebserzeugenden Flosse abduziert sind. Durch die Mm. sartorius, gluteus medius et minimus ist das Femur nach lateral abduziert und rotiert, zusätzlich erfolgt eine Flexion in der Hüfte durch die Mm. iliopsoas et rectus femoris. An der Abduktion ist außerdem der M. tensor fasciae latae beteiligt. Das Kniegelenk ist durch diese Position deutlich lateral zu erkennen. Die Flosse steht senkrecht, die Plantarfläche zeigt nach medial, d.h. Digitus I weist nach ventral. Diese Haltung resultiert aus der abduzierten Position des Femur und einem gestreckten Fußgelenk. Der Antriebsschlag erfolgt nach medial durch eine Flexion des Knies mithilfe der Mm. biceps femoris, semimembranosus et semitendinosus und zusätzlicher Hüftflexion durch die Mm. iliopsoas et rectus femoris. Die Digiti der Flosse sind abduziert, um eine möglichst große Verdrängungsfläche zu erzeugen. Beim Rückstellschlag werden Knie und Hüfte gestreckt, wobei eine vollständige Streckung durch den Verlauf der Mm. biceps femoris, semimembranosus et semitendinosus nicht möglich ist. Die Streckbewegung erfolgt durch den M. quadriceps femoris sowie den M. gluteus maximus und die Mm. biceps femoris caput longum, semimembranosus et semitendinosus. Die letzten drei benannten Muskeln, die das Knie normalerweise flexieren, bewirken in diesem Fall sowohl die Streckung im Hüft- als auch im Kniegelenk, was als Lombardsches Paradoxon bezeichnet wird (WIEMANN 1991). Die Bewegung des Rückstellschlags erfolgt nach lateral. Die Digiti sind adduziert, was den geringstmöglichen Widerstand bewirkt. Die kontralaterale Flosse führt zeitgleich zum Antriebsschlag einen Rückstellschlag durch und umgekehrt. Die Flossen liegen während des Schlagzyklus nicht wie bei den Phocinae aneinander, um eine funktionelle Flosse vergleichbar mit der Schwanzflosse der Fische zu bilden (Abbildung 6-45). Es liegt daher ein eindeutig paraxialer Antrieb wie bei terrestrischen Mammalia vor.

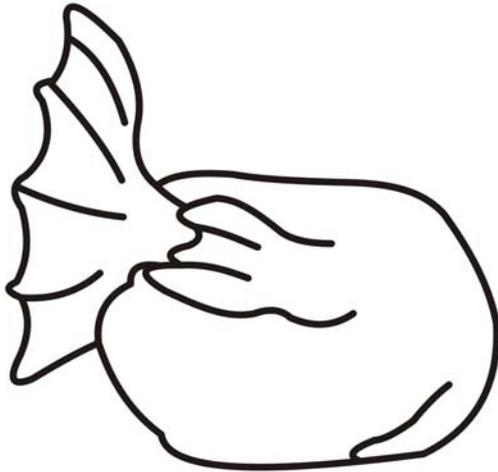


Abbildung 6-45: Position der Hinterflossen beim pseudoaxialen Antriebsmodus von *Odobenus*

Sowohl beim Vorderextremitäten- als auch beim Hinterextremitätenantrieb liegt das Becken in Verlängerung zur Körperlängsachse. Beide Antriebsmodi werden beim normalen Schwimmen mit Ventrum zum Grund als auch beim Rückenschwimmen eingesetzt, welches bei *Odobenus* wie bei den Phocinae häufig zu beobachten ist. Beim Beschleunigen verursachen die Hinterextremitäten stärkere Stöße als während des gleichmäßigen, ruhigen Schwimmens, ein deutlicher Einsatz der Lumbalregion ähnlich der Phocinae wurde aber nicht beobachtet. Stattdessen werden zusätzlich die Vorderextremitäten eingesetzt. Nach LONG *et al.* (2006) übertreffen vier Flossen zwei in ihrer Effizienz während Starts und Stopps, der Energieverbrauch ist allerdings doppelt so hoch wie beim Einsatz nur eines Flossenpaares. Es ist daher anzunehmen, dass Beschleunigungsphasen in freier Wildbahn nur sehr selten auftreten.

Die Ähnlichkeit zu den Otariidae in der Höhe der Processus spinosi vergrößert die Ansatzfläche der Epaxialmuskulatur, welche für die Kopf- und Halsbewegungen bei der Landlokomotion während des Cranialwärtssetzens der Extremitäten und insbesondere während des Vorwärtswerfens des Körpers („forward lunge“) bei adulten schweren Tieren ohne Stemmgang notwendig sind. Im Lendenbereich sind durch die im Vergleich zu den Otariidae langen Processus transversi die Ansatzflächen der Mm intertransversarii, quadratus lumborum und psoas major größer. Einseitige Kontraktion dieser Muskeln bewirkt eine Lateralflexion der Wirbelsäule, wie sie bei *Odobenus* weniger während der Wasserlokomotion als eher bei der Landlokomotion zum Cranialwärtssetzen der Hinterextremitäten benötigt wird. Das Lumbosacralgelenk zeigt einen hohen

Rotationsspielraum (PIÉRARD & BISAILLON 1983). Durch die Stellung des Beckens während des Stemmgangs in einem Winkel von 65° zum Untergrund wird die Schrittlänge der Hinterextremitäten durch Rotation erhöht. Beidseitige Extension des M. quadratus lumborum führt zur Extension der Lumbalwirbelsäule beim Vorderextremitätenantrieb unter Wasser, beidseitige Kontraktion des M. psoas major zur Ventralflexion, wie sie für den Stemmgang an Land benötigt wird.

Wie oben beschrieben werden die Vorderextremitäten sowohl bei der Land- als auch der Wasserlokomotion eingesetzt. Zum Stemmgang ist die Extremität in der Schulter extendiert und abduziert. Daran beteiligt sind die Mm. supra- und infraspinatus sowie der M. deltoideus (Abbildung 6-46). Zum Vorsetzen der Extremität wird der M. pectoralis profundus eingesetzt. Auch bei der Wasserlokomotion spielen die Mm. deltoideus et pectoralis beim Antriebszyklus der Vorderextremitäten eine Rolle. Streckung im Ellenbogengelenk wird durch die Mm. teres major et tensor fasciae antebrachii ermöglicht.

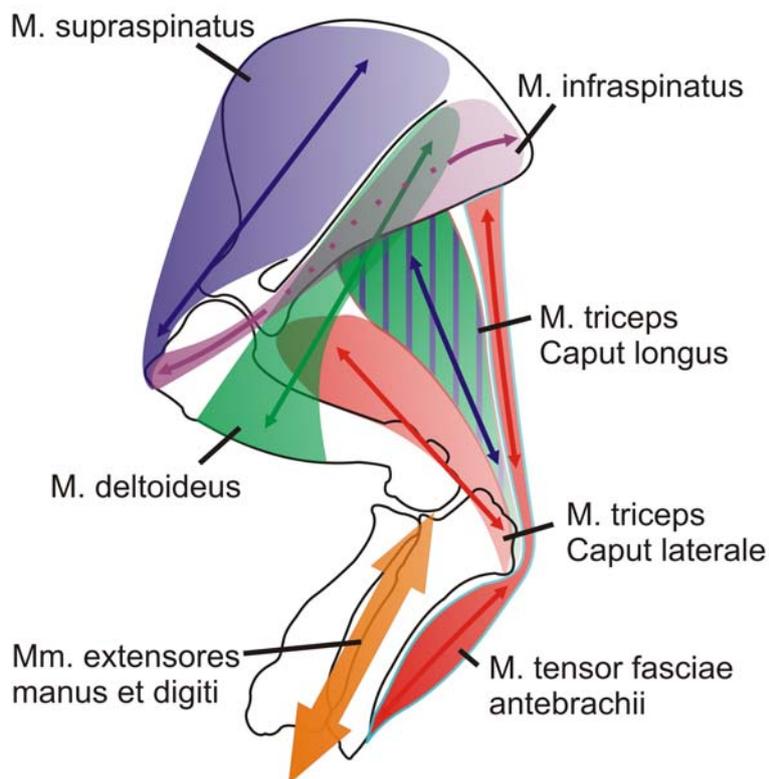


Abbildung 6-46: Wichtige an der Verspannung der Vorderextremität beteiligte Muskeln und ihre Wirklinien (Pfeile). Lateralansicht (nach MURIE 1871). Blau: Schulterextensoren M. supraspinatus und M. triceps Caput longus (blau-grün gestreift), grün: Schulterflexoren M. deltoideus und M. triceps Caput longus. Der M. infraspinatus (lila) ist beteiligt an Schulterab- und adduktion sowie Außenrotation. Rot: Ellenbogenextensor M. triceps Caput laterale und M. tensor fasciae antebrachii. Letzterer agiert auch als Schulterflexor.

In der Hinterextremität findet sich je nach Bewegung eine unterschiedlich starke Knieflexion durch die Verläufe der Mm. biceps femoris, semimembranosus et semitendinosus (Abbildung 6-47). Während des Stemmgangs an Land, wenn die Extremität den Körper stützt, und beim Hinterextremitätenantrieb im Wasser variiert die Flexion zwischen etwa 67° und 115°. Während des Vorderextremitätenantriebs unter Wasser ist das Knie vermutlich maximal flexiert, um die Hinterextremität in eine Linie mit der Körperlängsachse zu halten. Die Mm. biceps femoris, semimembranosus et semitendinosus verspannen die Hinterextremität beim Vorderextremitätenantrieb im Wasser und stabilisieren so den Rumpf gegen Rollschwingungen. Die Ansätze dieser beiden Muskeln sitzen etwas weiter proximal als bei den Otariidae (MURIE 1870). Die Knieflexion wird außerdem durch Muskel- und Bänderhemmung sowie durch die Körperkontur beeinflusst. Eine komplette Streckung des Kniegelenks wird durch den Verlauf der erwähnten Muskeln wahrscheinlich verhindert.

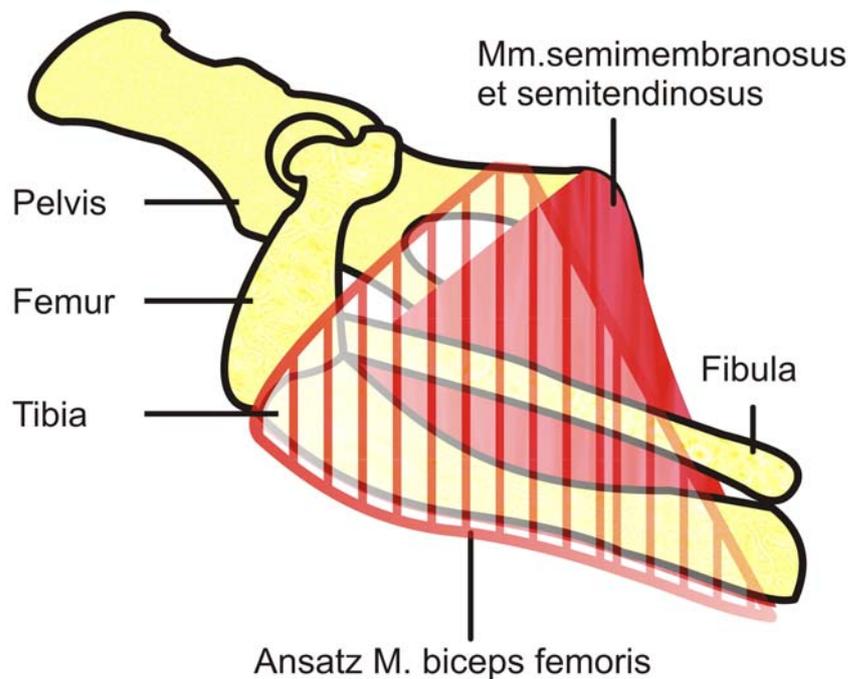


Abbildung 6-47: Verlauf der Ischiocruralmuskulatur bei *Odobenus*, rekonstruiert nach Beschreibungen von GORDON (1983). Lateralansicht der Hinterextremität ohne Pes. Sowohl der M. biceps femoris als auch der Semimembranosus-Semitendinosus-Komplex setzen über die gesamte Länge der Tibia an.

In der Hüfte finden beim Hinterextremitätenantrieb Flexions- und Extensionsbewegungen in abduzierter Haltung des Femur statt. Die Abduktion erfolgt durch die Mm. gluteus medius et minimus, tensor fasciae latae und sartorius. An der Hüftflexion sind die Mm. iliopsoas et rectus femoris und die Mm. quadriceps femoris et sartorius beteiligt. Die Extension wird bewirkt durch die Mm. gluteus maximus et ischiocurales, den M. biceps femoris und die Mm.

semimembranosus et semitendinosus. Muskeln, welche über zwei Gelenke verlaufen wie die Mm. rectus et quadriceps femoris, ischiocrurales et biceps femoris sowie die Mm. semimembranosus et semitendinosus wirken im Hüftgelenk als Flexor oder Extensor und zeigen im Kniegelenk die jeweilige Gegenfunktion. Eine Ausnahme davon ist der M. sartorius, der sowohl im Hüft- als auch im Kniegelenk eine Flexion bewirkt. Unter bestimmten Umständen, z. B. dem Hinterextremitätenantrieb unter Wasser, bewirken auch die anderen Muskeln die gleiche Funktion im Hüft- und Kniegelenk (Lombardsches Paradoxon, WIEMANN 1991). Bei der Landlokomotion sind die Muskeln zur Hüftstreckung und –beugung sowie zu Abduktion ebenfalls aktiv.

6.5. Verspannungssysteme der hypothetischen Ausgangskonstruktionen

In Kapitel 5 wurden die Anforderungen an mögliche pinnipede Vorläufer erarbeitet und wahrscheinliche Konstruktionen rekonstruiert. Diese umfassen zum einen eine rumpfflexible Konstruktion vergleichbar der semiaquatischen Lutrinae oder der terrestrischen Gattung *Mustela*, zum anderen eine gedrungen gebaute, eher stämmige Konstruktion wie sie rezent durch den Vielfraß (*Gulo*) oder die Dachse (*Melinae*) vertreten wird.

Als terrestrische Konstruktionen sind beide Typen der Schwerkraft an Land ausgesetzt, d.h. einem Durchhängen des Rumpfes muss durch das Zusammenspiel von Skelettelementen, Sehnen, Bändern, Muskulatur und pneumatohydraulisch wirkenden Eingeweiden entgegengewirkt werden. Die Extremitäten agieren als Stütze des Rumpfes und bei der Fortbewegung als Wurf- und Auffanghebelwerke. Damit entsprechen die Verspannungssysteme sowohl der rumpfflexiblen als auch der gedrungen gebauten Konstruktion dem Grundprinzip anderer terrestrischer Mammalia.

Als Besonderheit halten rumpfflexible Mammalia bei der Fortbewegung ihre Wirbelsäule zumeist in einer Kyphose mit dem höchsten Punkt an oder nahe des thoracolumbaren Übergangs (*Mustela putorius furo*, MORITZ *et al.* 2007, HORNER 2011; *Mustela vison*, WILLIAMS 1983b). Diese dorsale Aufwölbung des in Relation zu den Extremitäten langen Rumpfes rumpfflexibler Konstruktionen reduziert die Biegemomente an Schulter- und Beckengürtel und erzeugt eine funktionelle Rumpflänge (= Abstand zwischen den Gürteln), welche den relativen Rumpflängen anderer Mammalia vergleichbarer Größe entspricht (MORITZ *et al.* 2007). Eine Verkürzung der funktionellen Rumpflänge durch dorsale Aufwölbung der Wirbelsäule reduziert die für einen Richtungswechsel nötigen Kräfte und erhöht die Wendigkeit (MORITZ *et al.* 2007). Die hochgebogene Haltung schränkt gleichzeitig

aber weitgehend die Beweglichkeit der Wirbelsäule in dorsoventraler Richtung während aller Gangarten ein. Mechanisch betrachtet laufen Frettchen überwiegend in symmetrischen Gangarten, entweder lateral-sequence diagonal-couplet oder Trab (HORNER & BIKNEVICIUS 2010, HORNER 2011). Der häufig beschriebene Sprunggalopp wird dagegen selten genutzt (GOETHE & RAHM 1965, HORNER 2011). Grund dafür ist wahrscheinlich, dass sich selbst beim Übergang in asymmetrische Gangarten wie dem Sprunggalopp oder auch dem Diagonalgalopp die Beweglichkeit der Wirbelsäule nur unwesentlich erhöht (HORNER & BIKNEVICIUS 2010, HORNER 2011), auch wenn hierbei Dorsoventralflexionen durch kleine, zusätzliche Intervertebralbewegungen der Lumbalwirbel auftreten (MORITZ *et al.* 2007). Diese Dorsoventralundulation insbesondere der Lendenwirbelsäule trägt nur unwesentlich zu einer größeren „Schrittlänge“ im Vergleich zu den symmetrischen Gangarten bei.

Die Aufrechterhaltung der Kyphose während der oberirdischen Lokomotion und auch im Stand erfolgt ventral überwiegend durch den hydraulischen Effekt des kontrahierten M. pectoralis profundus (JUNGNICKEL & FREY 2011). Daneben kommt dem M. rectus abdominis eine nicht unwesentliche Rolle an der ventralen Rumpfvorspannung zu (MORITZ *et al.* 2007).

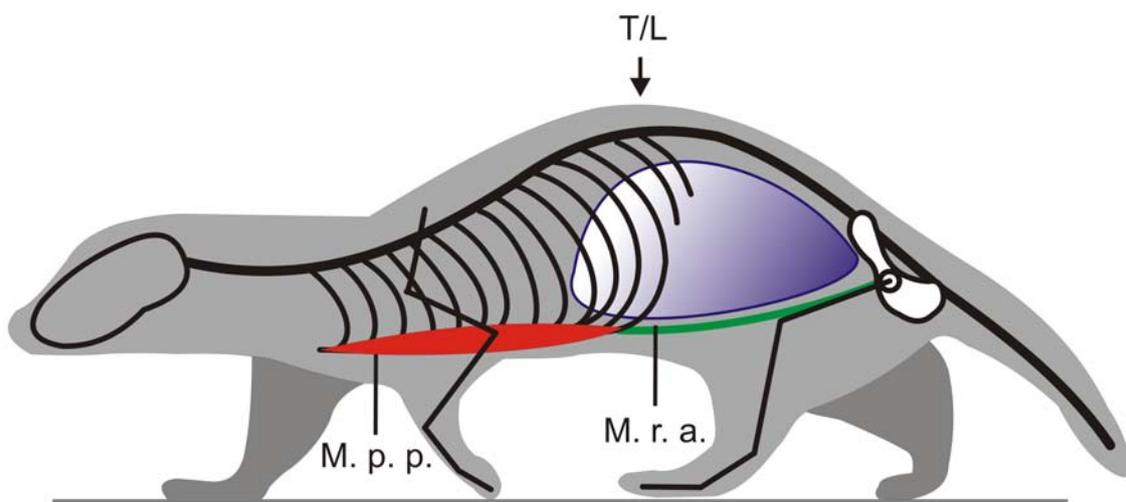


Abbildung 6-48: Aufrechterhaltung der Kyphose bei der oberirdischen Lokomotion des Frettchens. Kontraktion der Mm. pectoralis profundus (M.p.p.) et rectus abdominis (M.r.a.) führen zur Ventralflexion und dem thoracolumbalen Übergang (T/L) als höchsten Punkt (Umrisszeichnung nach HORNER 2011).

Beim Übergang in räumlich begrenzte Umgebungen (Tunnel) wird der Rücken in eine waagrechte Haltung gestreckt, was die maximale Rückenlänge um fast 40% reduziert (Abbildung 6-49). Zusätzlich wird durch verstärkte Extremitätenflexion die maximale

Hüfthöhe und damit die effektive Hinterextremitätenlänge um nahezu 30% reduziert, die maximale Schulterhöhe um fast 20% (HORNER & BIKNEVICIUS 2010, HORNER 2011). Die Streckung der Wirbelsäule bis hin zu einer schwachen Lordose vergrößert den Abstand zwischen Schulter- und Beckengürtel und damit die funktionelle Rumpflänge (MORITZ *et al.* 2007). Das erzeugt größere Biegemomente an Hüfte und Schulter und erhöht so die Stabilitätsanforderungen an die Epaxialmuskulatur, welche bei kleinen Mammalia typischerweise die Wirbelsäule mobilisieren (FISCHER 1994, HORNER 2011), d.h. Biegung in der Horizontalebene während des Gehens und Trabens und in der Sagittalebene während des Galopps ermöglichen (SCHILLING & CARRIER 2010). Weiter erhöht werden die Biegemomente an den Gelenken durch die gewinkelten Extremitäten, wodurch größere Kräfte und mehr Muskelleistung erforderlich sind, um den Körper zu tragen (BIEWENER 1989). Die erhöhten Biegemomente werden teilweise über die Schulter- und Hüftmuskulatur, überwiegend aber über die Rumpfmuskulatur kompensiert. Das Zusammenspiel der Epaxialmuskulatur, ventralen Wirbelsäulenmuskulatur (insbesondere der Mm. psoas) sowie der Rumpfwandmuskulatur erlaubt ein kontrolliertes Absenken des Rumpfes und stabilisiert diese Haltung auch über längere Zeit (MORITZ *et al.* 2007). Durch die Streckung der Wirbelsäule und die in diesem Zusammenhang höhere funktionelle Körperlänge müssen für Richtungskontrolle und Wendemanöver größere Kräfte aufgewandt werden als bei der oberirdischen Fortbewegung (MORITZ *et al.* 2007). Frettchen und wahrscheinlich auch andere rumpfflexible Mammalia nutzen bei der unterirdischen Fortbewegung mit gestreckter Wirbelsäule nur symmetrische Gangarten (HORNER 2011), da asymmetrische Gangarten offenbar eine Aufwölbung der Wirbelsäule voraussetzen.

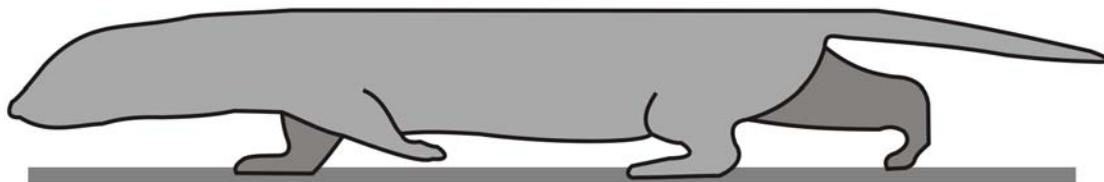


Abbildung 6-49: Fortbewegung des Frettchens bei räumlicher Begrenzung, nach HORNER (2011).

Gedrungene Konstruktionen, wie rezent durch Vielfraß (*Gulo*) und Dachs (*Meles*) vertreten, nutzen im Gegensatz zu den rumpfflexiblen Konstruktionen während asymmetrischer Gangarten Bewegungen der Wirbelsäule in der Sagittalebene (arkive.org; Wolverine: Chasing the Phantom). Bei kleinen Mammalia kann durch diese Wirbelsäulenundulation mehr als 30% Zugewinn zur Schrittlänge erreicht werden (WITTE *et al.* 2003). Laut IUCN

zählen auch *Gulo* und die Dacharten zu den kleinen Carnivora (IUCN - Small Carnivore Specialist Group).

Beide Konstruktionstypen, sowohl die gedrungene als auch die rumpfflexible zeigen die typische Verspannung aller terrestrischer, quadrupeder Mammalia (Abbildung 6-50 und Abbildung 6-51).

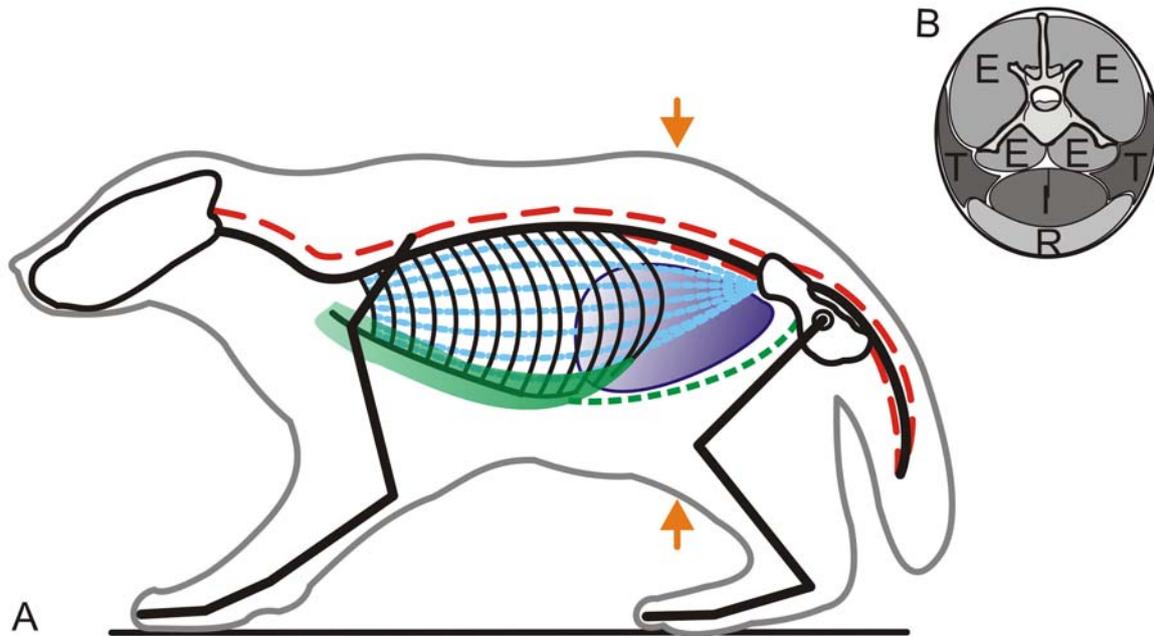


Abbildung 6-50: Rumpferspannung einer gedrungene Vorläuferkonstruktion. Rot: Axialmuskulatur, hellblau: Interkostale und transverse Muskulatur, grün: Ventralmuskulatur (M. pectoralis und rectus abdominis). B) Querschnitt durch den Lumbalbereich (Pfeile), E: Epaxialmuskulatur, T: transverse Muskulatur, I: Eingeweide, R: M. rectus abdominis

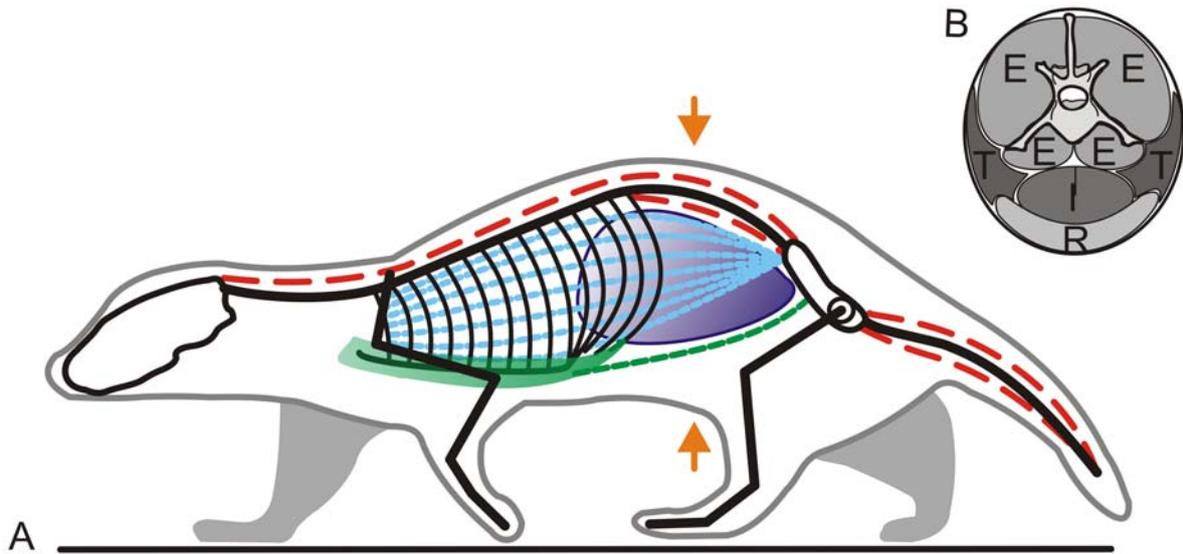


Abbildung 6-51: Rumpferspannung einer rumpfflexiblen Konstruktion. Rot: Axialmuskulatur, hellblau: Interkostale und transverse Muskulatur, grün: Ventralmuskulatur (M. pectoralis und rectus abdominis). B) Querschnitt durch den Lumbalbereich (Pfeile), E: Epaxialmuskulatur, T: transverse Muskulatur, I: Eingeweide, R: M. rectus abdominis

7. Evolutionäres Ablaufmodell

Unabhängig, ob man den Evolutionsablauf der pinnipeden Gruppen von einer gedrungenen oder einer rumpfflexiblen Konstruktion startet (Abbildung 5-17, Abbildung 6-50 und Abbildung 6-51), lassen sich einige Grundeigenschaften der Vorläuferkonstruktion auflisten, welche in Kapitel 5 erarbeitet wurden.

In Ruhe befindet sich der Körperschwerpunkt der Mehrzahl der terrestrischen Mammalia cranial der Mitte der Körperlängsachse (Kapitel 5.1, Abbildung 5-1). Bedenkt man die hochgewölbte Wirbelsäule bei der Landlokomotion rumpfflexibler Konstruktionen (MORITZ *et al.* 2007) ist der Begriff der funktionellen Rumpfmittle passender. Aufgrund dieser Schwerpunktlage wird der Hauptvortrieb an Land über die Hinterextremitäten gewährleistet. Es sind verschiedenen Gangarten möglich, sowohl symmetrisch als auch asymmetrisch. Der pinnipede Vorläufer bevorzugt als ambulatorische, (semi)plantigrade Form symmetrische Gangarten wie Schritt und Trab, setzt gelegentlich aber auch asymmetrische Gangarten wie Sprunggalopp oder Diagonalgalopp ein (GOETHE & RAHM 1965, HORNER 2011). Das Schwimmen erfolgt entweder quadriped mit trab-ähnlichen Bewegungen (DAGG & WINDSOR 1972, FISH 1996a) oder bei der rumpfflexiblen Konstruktion auch biped über die Vorder- oder Hinterextremitäten durch Paddelantrieb („drag-based propulsion“, FISH 1996b, 2001). Eine Dorsoventralundulation wie sie bei einigen rezenten rumpfflexiblen Lutrinae zu beobachten ist, wird aufgrund der Antriebsmodi rezenter Pinnipedia für einen möglichen rumpfflexiblen Vorläufer ausgeschlossen. Schwimmantrieb über Dorsoventralundulation steht in Verbindung mit der Evolution einer horizontalen Schwanzflosse oder horizontal ausgerichteten vergrößerten Pedes, beides kommt bei den rezenten Pinnipedia nicht vor. Hier wird Antrieb entweder über Oszillation der Vorderextremitäten (Otariidae, *Odobenus*) oder laterale Oszillation der Lendenregion mit vertikal gestellten Pedes entsprechend einer funktionellen Schwanzflosse (Phocidae, *Odobenus*) erzeugt.

Ein wahrscheinlicher Ursprung der Pinnipedia in gemäßigten oder (sub)arktischen Regionen (REPENNING 1976, BARNES *et al.* 1985, FISH 2001) stützt die Vermutung, dass der pinnipede Vorläufer einen im Verhältnis zum Körper kurzen Schwanz hat (FISH 2001), schwach bemuskelt, im Querschnitt eher rund und sich nach caudal verjüngend. Ein solcher Schwanz lässt sich im Wasser nicht als Tragfläche nutzen, wodurch ein Wasseraustausch zwischen ventraler und dorsaler Körperseite stattfindet und die Rumpfundulation im Vergleich zu anguilliformen Fischen oder langschwänzigen, tropischen Ottern ineffektiv wird (EBEL 2014b). Ebenfalls im Zusammenhang mit der klimatischen Ursprungsregion lässt sich auf eine Körperisolation über ein Haarkleid aus bis zu 40.000 Haaren/cm² ähnlich rezenter

wärmegeämmter Mammalia schließen (KUHN *et al.* 2010). Unterhautfett ist wie bei allen terrestrischen Mammalia nur wenig ausgeprägt (SCHOLANDER *et al.* 1950) und variiert in seiner Zusammensetzung deutlich vom Blubber mariner Mammalia.

Die Osteologie und Haltung der Extremitätenabschnitte spiegelt die anderer ambulatorischer Mammalia wieder (vgl. Kapitel 5.1, Abbildung 7-1).

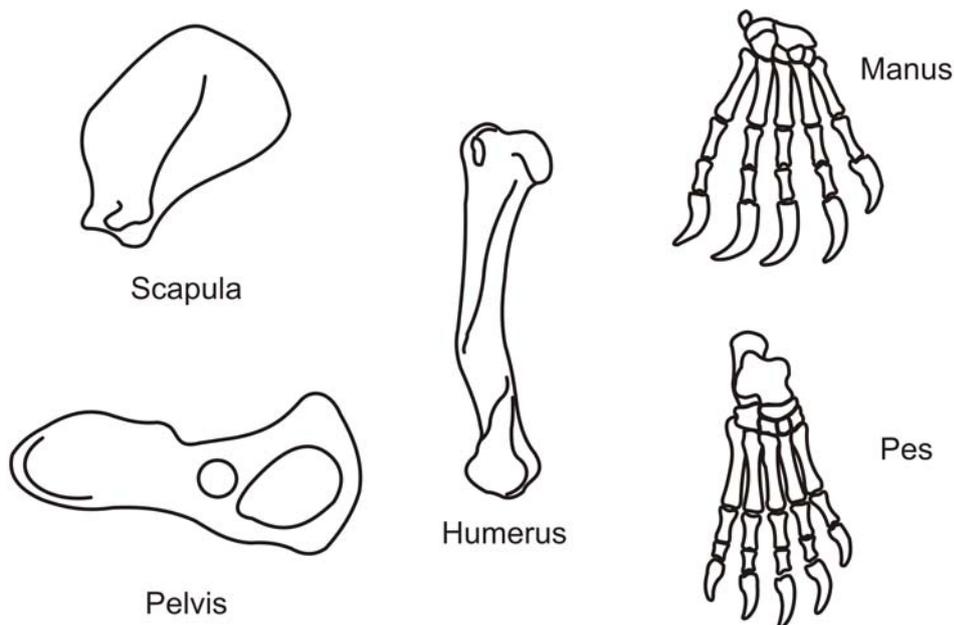


Abbildung 7-1: Hypothetische Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes in den Ausgangskonstruktionen. Die jeweiligen Formen wurden durch Überlagerungen der entsprechenden Knochen arctoider Carnivora ermittelt, welche die in Kapitel 5.1 erarbeiteten Merkmale aufweisen.

Da das Verspannungssystem der rezenten pinnipeden Gruppen prinzipiell dem terrestrischer Mammalia gleicht (Kapitel 6), werden bei den folgenden Evolutionsabläufen keine weiteren Verspannungssysteme aufgezeigt, sondern nur die anatomischen Änderungen innerhalb der Gruppen und deren Konsequenzen für Körperhaltung, Lokomotion und gegebenenfalls auch Verhalten. Übersichten zu den einzelnen hypothetischen Stufen der in Abbildung 7-1 gezeigten Knochen entsprechen den Anhängen 26 bis 40.

7.1. Evolution der Otariidae

Die Ausgangskonstruktion der Otariidae ist entweder gedrungen oder rumpfflexibel mit den oben genannten Grundmerkmalen. Sie weist eine mobile (Bsp. Ursidae, Mustelidae außer Melinae) oder intermediäre Fibula (Bsp. Melinae, Canidae) nach BARNETT & NAPIER (1953) auf, welche eine Außen- bzw Innenrotationen der Fibula gegen die Tibia bei Dorsal- und

Plantarflexionen des Fußes zulässt (vgl. Kapitel 5.1, Abbildung 5-11). Diese Rotationen vergrößern den Spielraum der Art. tarsocruralis, da die Gelenkflächen des artikulierenden Talus mit der Malleolengabel schräg verlaufen. Bei Dorsalflexion erfolgt ein stabiler Gelenkschluss („close-packed-position“ sensu RACKL 2011) für das kräftige Abdrücken des Fußes beim Gehen, Laufen und Springen sowie für einen energiesparenden Stand. Bei starker Plantarflexion werden durch Erhöhung des Gelenkspielraums auch laterale Bewegungen möglich (WEINECK 2003, RACKL 2011). Plantarflexion tritt beim Übergang von der Stand- zur Schwungbeinphase auf.

Ausgehend von einer rumpfflexiblen Vorläuferkonstruktion der Otariidae kommen für die Fortbewegung im Wasser ein quadrupeder (Abbildung 7-2) oder bipeder Paddelantrieb über die Vorderextremitäten (Abbildung 7-3) vergleichbar dem Frettchen (*Mustela putorius fero*) in Betracht. Eine gedrungene Vorläuferkonstruktion nutzt sehr wahrscheinlich einen quadrupeden Paddelantrieb.

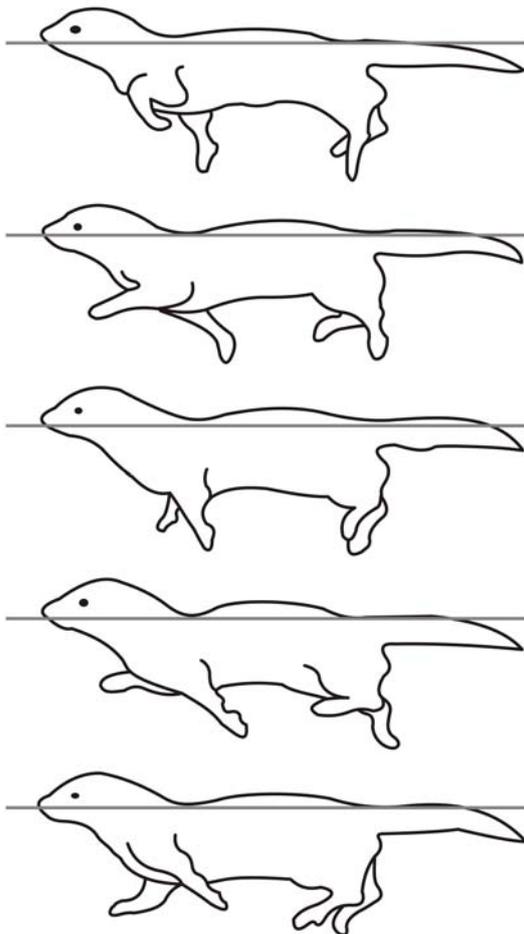


Abbildung 7-2: Quadrupedes Paddeln an der Wasseroberfläche bei einer rumpfflexiblen Konstruktion, nach WILLIAMS (1983). Der Rumpf wird während des Schwimmens versteift.

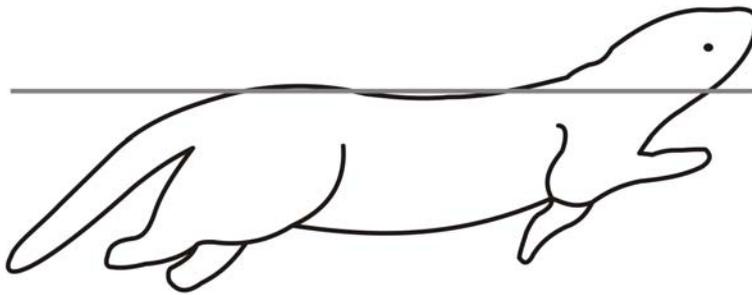


Abbildung 7-3: Bipedes Paddeln mit den Vorderextremitäten an der Wasseroberfläche bei einer rumpfflexiblen Konstruktion, nach LODÉ (1999).

	Gedungen	rumpfflexibel	Otariidae
Humerus	22,5-27,5% d. KL	17,5-20% d. KL	15,9% d. KL
Radius	18,75-20% d. KL	10-12,5% d. KL	17,7% d. KL
Σ Humerus + Radius	41,25-47,5% d. KL	27,5-32,5% d. KL	33,6% d. KL
Femur	22,5-27,5% d. KL	15-20% d. KL	9,7% d. KL
Tibia	22,5-25% d. KL	16,25-20% d. KL	19,5% d. KL
Σ Femur + Tibia	45-52,5% d. KL	31,25-40% d. KL	29,2% d. KL

Tabelle 1: Prozentuale Anteile der Stylo- und Zeugopodien bei rezenten gedungenen Konstruktionen (*Gulo*, *Meles*, SAVAGE 1977), rumpfflexiblen Konstruktionen (*Lutra*, *Mustela*, *Potamotherium*, SAVAGE 1977) und den Otariidae (*Zalophus*, HOWELL 1929) an der Körperlänge (KL = Länge der Cervical-, Thoracal- und Lumbalwirbelsäule).

<i>Mustela</i>	28°
<i>Didelphis</i>	47°
<i>Procyon</i>	47°
<i>Mephitis</i>	43°

Tabelle 2: Winkel der Beckenlängsachse zur Senkrechten (Abbildung 7-4) für gedungene Konstruktionen (Bsp. *Mustela*, nach röntgenvideografischen Standbildern aus MORITZ 2006) und andere ambulatorische Mammalia (*Didelphis*, JENKINS 1971; *Procyon*, JENKINS & CAMAZINE 1977; *Mephitis*, VAN DE GRAAFF *et al.* 1982, nach röntgenvideografischen Standbildern).

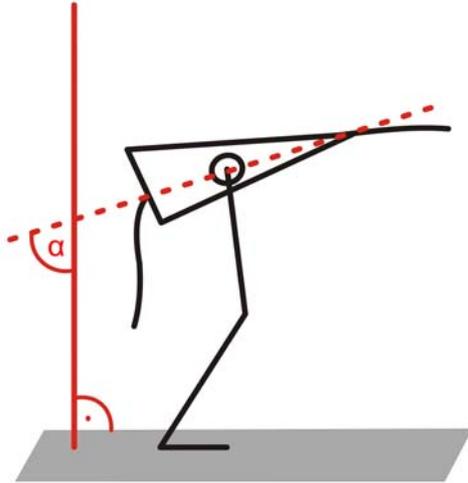


Abbildung 7-4: Winkel (α) der Beckenlängsachse zur Senkrechten, vgl. Tabelle 2.

Ausgehend von einer gedrungenen Konstruktion beginnt hin zu Konstruktionsniveau 1 (Abbildung 7-8) eine Längenreduktion von Humerus und Femur. Bei Annahme einer rumpfflexiblen Vorläuferkonstruktion gilt dasselbe, gleichzeitig muss in der Vorderextremität auch eine Verlängerung des Zeugopodiums erfolgen (vgl. Tabelle 1). Hinweise auf die Längenänderungen der Stylo- und Zeugopodien geben auch die Brachial- und Cruralindizes rumpfflexibler (<100 , ≥ 100), gedrungener (<100 , <100) und otariider Konstruktionen (≥ 100 , 200 ; MURIE 1874, HOWELL 1929, MORI 1958, SAVAGE 1977, GEBO & ROSE 1993). Indizes von <100 bedeuten, dass das Stylopodium länger ist als das Zeugopodium, Werte >100 weisen auf das Gegenteil hin. Beide Ausgangskonstruktionen lassen zudem eine Längenangleichung der Digiti I und II an Digitus III in der Manus und eine Verlängerung der knöchernen Elemente im Pes erwarten. Die graduelle Reduktion der Stylopodien im Vergleich zu den Vorläuferkonstruktionen sowie die Verlängerung der Ossa radii ausgehend von einem rumpfflexiblen Vorläufer wirkt sich in Konstruktionsniveau 1 wahrscheinlich noch nicht auf die Landlokomotion aus. Auch die Längenangleichung der knöchernen Elemente in Digiti manus I und II an Digitus III ändert nichts am Bewegungsablauf der Hand während der Landlokomotion. Nach KÜMMELL (2009) hängt die Längenangleichung der Digiti mit der Bildung des Digitalbogens zusammen (Kapitel 5.1, Abbildung 5-15) und bezieht sich auf die lateralen Digiti. Bei einer Längenanpassung auf der medialen Manussseite geht der Digitalbogen nicht verloren und behält weiterhin seine Federwirkung. Bester Beweis dafür ist der menschliche Fuß, bei dem die medialen Zehen länger sind als die lateralen. Auch im Pes ist die Verlängerung der knöchernen Elemente im Verhältnis zum Femur noch nicht so groß, dass die Abrollbewegung des nach cranial gerichteten Fußes behindert würde. Lag in der Ausgangskonstruktion eine mobile Fibula vor, könnte diese nun intermediär sein, d. h. das

distale Tibiofibulargelenk ist nicht mehr synovial sondern durch eine Syndesmose verbunden. Rotationsbewegung von Tibia und Fibula bleiben dabei weiterhin erhalten. Der Anteil des Ilium an der gesamten Beckenlänge in der Vorläuferkonstruktion, unabhängig ob rumpfflexibel oder gedrunge, beträgt ~ 55% und steht zum Puboischium in einem Winkel von 15-25° (gemessen an Zeichnungen von LUCAE 1876, *Meles*, *Enhydra*, *Lutra*; DAVIS 1964 *Ailuropoda*, *Ursus*; HOWARD 1975 *Enhydra*; JENKINS & CAMAZINE 1977 *Procyon*; HOLMES 1980, div. Mustelidae; NICOLIER 2001 *Ursus*; DÖPPES 2001, *Gulo*; DIEDRICH 2009, *Gulo*). Hin zu Konstruktionsniveau 1 lässt sich eine graduelle Reduktion der Ossa ilii auf etwa 50% annehmen. Die Beckenposition bei der Landlokomotion ausgehend von einer gedrungeenen Ausgangskonstruktion ändert sich dadurch wahrscheinlich noch nicht, da die Gesamtlänge der Stylo- und Zeugopodien in Relation zur Körperlänge den kritischen Bereich von <40% (rumpfflexibel; s. Tabelle 1, Anhang 24) nicht erreicht. Geht man von einer rumpfflexiblen Vorläuferkonstruktion der Otariidae aus, wird das Becken bei der Landlokomotion durch Aufwölbung der Wirbelsäule im Thoracolumbalbereich weiterhin in etwa 28° zur Senkrechten gehalten.

Die mediale Digitalverlängerung der Manus vergrößert die Verdrängungsfläche der Vorderextremität im Wasser, besonders wenn es zusätzlich zur Bildung von Schwimmhäuten kommt. Dadurch kann sie gegebenenfalls mehr Vortrieb leisten als die Hinterextremität, in der die Digiti allgemein etwas länger werden. Ausgehend von einer gedrungeenen Ausgangskonstruktion wird in Konstruktionsniveau 1 Antrieb im Wasser weiterhin vorwiegend durch quadrupedes Paddeln in der Vertikalen erzeugt, gelegentlich kann dieses quadrupede Paddeln durch ein bipedes Paddeln mit den Vorderextremitäten ersetzt werden. Gleiches gilt für eine rumpfflexible Ausgangskonstruktion mit quadrupedem Antrieb. Erfolgte Schwimmen in der rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion über einen Paddelantrieb mit den Vorderextremitäten wie bei *Mustela putorius furo* (FISH & BAUDINETTE 2006) und teilweise auch *Lutra canadensis* (FISH 1994), bleibt es in Konstruktionsniveau 1 bei diesem Antriebsmodus. Vorteile des Vorderextremitätenantriebs sind zum einen die gleichzeitige Manövrierbarkeit mit den nun freien Hinterextremitäten sowie die Bildung einer Auftriebskomponente, um die Nasenlöcher für eine kontinuierliche Atmung über Wasser zu halten (Abbildung 7-5). Diese kontinuierliche Atmung wäre dann auch bei ungünstiger Summe der übrigen Auftriebskomponenten (Lufteinschlüsse in Fell und Lungen) möglich. Im Zusammenhang mit der Ausbildung von Schwimmhäuten steht auch eine Abflachung der Phalangenknochen (RYBCZYNSKI *et al.* 2009).

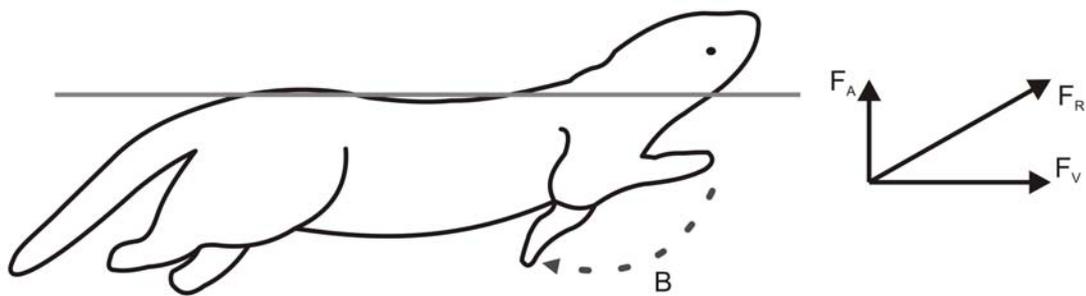


Abbildung 7-5: Kräfte, die beim Paddeln mit den Vorderextremitäten entstehen. Durch die Paddelbewegung der Vorderextremität (B) entsteht eine entgegengesetzte Kraft (F_R), die in eine Vortriebskraft (F_V) und eine Auftriebskraft (F_A) zerlegt werden kann. Letztere hebt den Kopf für eine kontinuierliche Atmung über Wasser.

Ebenfalls wie in der Ausgangskonstruktion wird die Vorderextremität bei der Landlokomotion abduziert gehalten und ermöglicht dem Tier im Wasser durch die Erzeugung einer lateralen Komponente aber auch das Abtauchen. Dabei wird neben Vorschub auch eine Abwärtskraft erzeugt, die den Auftrieb durch die mit Luft gefüllten Lungen und den Lufteingüssen im Fell überwindet (FISH 1996b). Länger andauernde Ruderbewegungen erfordern stärkere Muskeln zur Abduktion der Vorderextremitäten. Damit im Zusammenhang stehen zum einen die Entwicklung einer größeren Tuberositas deltoidea am Humerus sowie eine Vergrößerung der Fossa supraspinata an der Scapula. Gleichzeitig könnte auch verstärkte Fiederung des M. supraspinatus zu einer höheren Kraftentwicklung beitragen.

Das Fell erhält durch Talgsekretion (WILLIAMS *et al.* 1988, ROSELL 2002) erhöhte Wasserabweisung. Die Isolation erfolgt durch eine im Vergleich zu terrestrischen Mammalia dichtere Unterwolle (>300 Haare/ mm^2 , FISH *et al.* 2002), die durch die Deckhaare trocken gehalten wird und im Wasser Luft zur zusätzlichen Isolation einschließt. Die Haare im Unterfell semiaquatischer Mammalia und auch rezenter Seebären weisen typischerweise eine große Zahl an Knicken und ineinander greifenden Schüppchen benachbarter Haare auf, die mechanisch als eine Art Feder wirken, die eine Komprimierung der Luftschicht verhindert (FISH *et al.* 2002; KUHN 2009, LIWANAG *et al.* 2012a, Kapitel 5.1, Abbildung 5-3). Das Luftpolster wirkt sowohl als positive Auftriebskomponente als auch zur besseren Wärmeisolation des Körpers im Wasser und an Land, schränkt aber die Tauchtiefe des Tieres ein. Der Lebensraum dieser Zwischenstufe umfasste wahrscheinlich Flüsse und flache Küstengewässer. Wie bei rezenten Fischottern (*Lutra lutra*) war möglicherweise eine Reinigung des Fells in Süßwasser nach dem Schwimmen im Meerwasser notwendig, um den isolierenden Luftpolstereinschluss beim Tauchen im Fell zu gewährleisten. Salzwasser reduziert die Isolierfähigkeit des Fells, indem es entweder die Sekretion der Talgdrüsen beeinflusst oder seine Salzkristalle die Strukturmerkmale oder Ausrichtung der Haare

beeinträchtigen (KRUUK & BALHARRY 1990). Noch bei einigen rezenten Otariidae (Seebären!) wird Luft zur Isolation im Fell eingeschlossen, was beim Eintauchen ins Wasser und beim schnellen Schwimmen durch das Austreten von Luftblasen zu erkennen ist. Der so entstehende Blasenschleier hinter dem Tier verringert den Widerstand und ermöglicht höhere Geschwindigkeiten (Mikroblaseneffekt, Abbildung 7-6). Das Austreten von Luftblasen aus dem Fell erfolgt auch bei den Seelöwen, die eine deutlich geringere Haardichte als die Seebären (23 Haare/cm² respektive 430 Haare/cm²) aufweisen und bei denen das Fell im Wasser vollständig durchnässt (LIWANAG *et al.* 2012a). Doch auch in diesem Fall ist eine erhöhte Talgsekretion sinnvoll, da das Wasser so beim Landgang schneller aus dem Fell ablaufen kann und eine Unterkühlung verhindert. Nachweislich haben neben Seeotter und *Ursus maritimus* auch die Pinnipedia Talgdrüsen, welche diese Theorie stützen (YOCHEM & STEWART 2009, Abbildung 7-7).

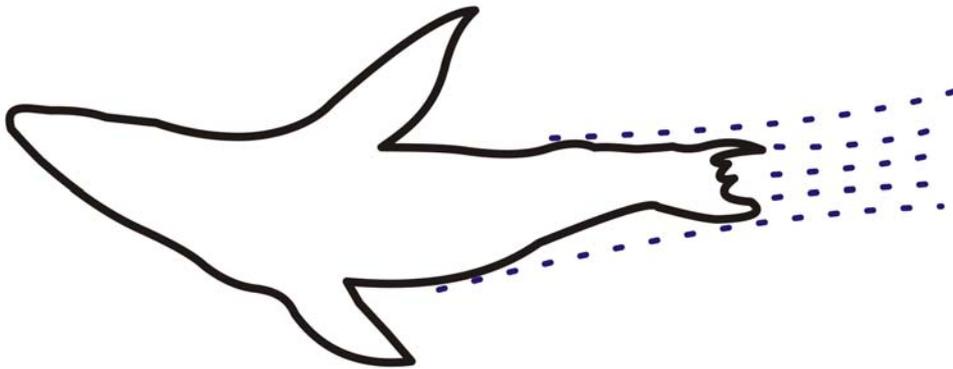


Abbildung 7-6: Grafische Rekonstruktion eines Blasenschleiers hinter einem schnell schwimmenden Seelöwen. Passendes Foto nicht verfügbar.

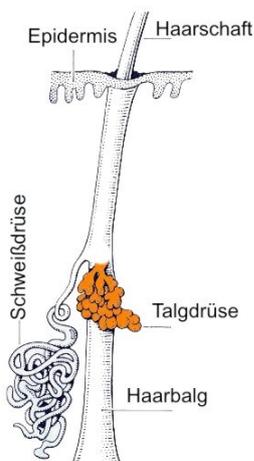
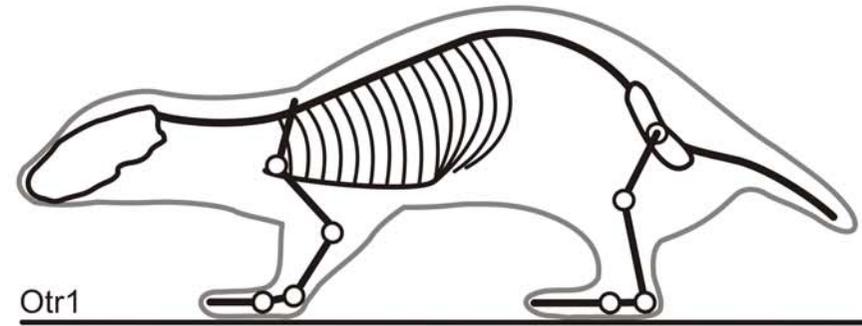
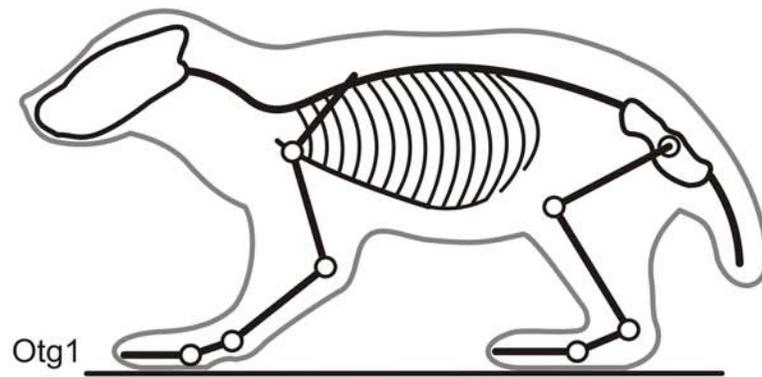


Abbildung 7-7: Haarbalg mit Drüsen, nach WEHNER & GEHRING (1995)



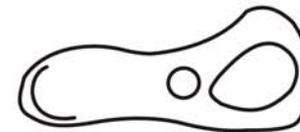
Scapula



Humerus



Manus



Pelvis



Pes

Abbildung 7-8: Erste Evolutionsstufe der Otariidae, Otg1 ausgehend von einer gedrungenen Ausgangskonstruktion, Otr1 ausgehend von einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion, hypothetische Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes

Konstruktionsniveau 2 (Abbildung 7-10) zeigt unabhängig von der Vorläuferkonstruktion weitere Reduktion der proximalen Extremitäten beziehungsweise zusätzliche Verlängerung des Radius ausgehend von einer rumpfflexiblen Konstruktion (Anhang 25). Dies hat vermutlich noch immer keine Auswirkung auf die Lokomotion oder die Extremitätenhaltung. Das Ilium wird weiterhin graduell reduziert und nimmt etwa 45% der gesamten Beckenlänge ein. Das erhöht die Beweglichkeit des Lendenbereichs und macht das Tier im Wasser mobiler, hat aber bezüglich der Ausrichtung des Beckens zur Senkrechten keine Auswirkung. Die Beckenausrichtung wird durch die Extremitätenlänge in Relation zur Körperlänge bestimmt, welche in diesem Konstruktionsniveau ausgehend von einer gedrungenen Konstruktion bei gradueller Längenreduktion den kritischen Wert nicht erreicht (vgl. Konstruktionsniveau 1). Der Pes wird in dieselbe Ausrichtung wie das Femur gezwungen, da das proximale Tibiofibulargelenk zu verknöchern beginnt. Rezente Otariidae haben eine immobile Fibula mit proximaler Verknöcherung zur Tibia und distalem bindegewebigem Zusammenschluss (BARNETT & NAPIER 1953), die eine Rotationsbewegung im Unterschenkel und damit auch im Fußgelenk verhindern. Gleichzeitig beeinflusst dadurch aber auch die durch die Anatomie gegebene Fußposition die Haltung des Femur. In Konstruktionsniveau 2 bleibt trotz Längenänderung einzelner Knochenelemente eine Abrollbewegung des Fußes möglich und der Digitalbogen noch vorhanden und funktionell. Daher lässt sich die gleiche Haltung der Hinterextremität wie in der Ausgangskonstruktion annehmen.

Die knöchernen Elemente in den Digiti manus I und II werden länger, die der Digiti IV und V kürzer. Das betrifft überwiegend die Metacarpalia. In diesem Zusammenhang wird die Manus nach ulnar ausgelenkt, was weiterhin Abrollbewegungen ermöglicht und gleichzeitig die Gelenkbelastung reduziert (Abbildung 7-9). Der Digitalbogen verliert seine Bedeutung, ist eventuell aber noch vorhanden. Als Nebeneffekt hilft die ulnare Auslenkung der Manus, die laterale Stabilität des Körpers bei der Landlokomotion aufrecht zu erhalten. Für die Wasserlokomotion bildet sich durch die Längenänderung der knöchernen Elemente ein effektives Paddel, das durch seine dreieckige Form mit distal breitem Ende zunehmende Antriebswirkung durch Bewegung einer großen Wassermenge erlangt (FISH 2004).

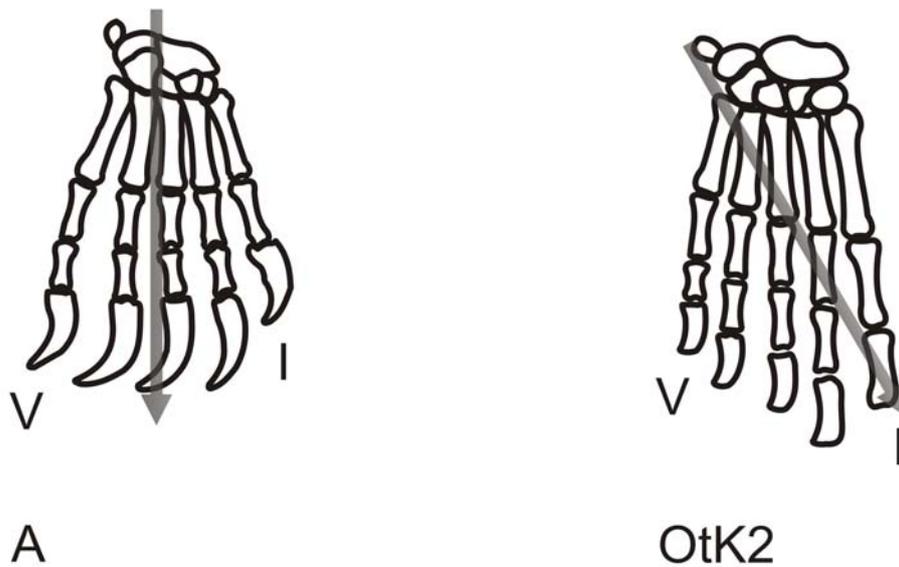
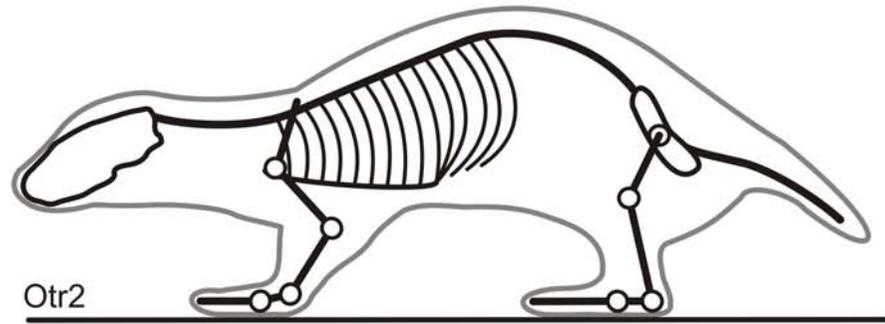
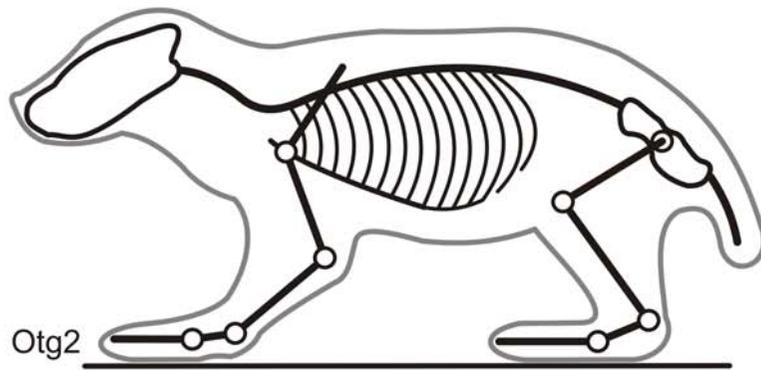


Abbildung 7-9: Abrollrichtung der Manus. Während die Abrollbewegung in der Ausgangskonstruktion (A) von proximal nach distal in der Längsachse stattfindet, erfolgt ab Konstruktionsniveau 2 (OtK2) der Otariidae aufgrund der Anordnung der Fingerglieder und Gelenke eine Abrollbewegung schräg von lateroproximal nach mediodistal.

An der Scapula wird die Fossa supraspinata größer, was die Ursprungsfläche des M. supraspinatus vergrößert. Seinen Ansatz hat der M. supraspinatus am Tuberculum majus des Humerus, welches bei rezenten Otariidae den Caput humeri deutlich überragt. In Verbindung mit einer Vergrößerung des Muskelursprungs lässt sich auch eine graduelle Vergrößerung des Tuberculum majus und einem damit zusammenhängenden vergrößerten Muskelansatz annehmen, was insgesamt auf einen kräftigeren Muskel hinweist. Der M. supraspinatus bewirkt gemeinsam mit dem M. deltoideus eine Abduktion des Oberarms, wichtig für die Ruderbewegung zum Abtauchen. Ebenfalls in diesem Zusammenhang entsteht am Humerus eine Vorstufe der Crista deltopectoralis. Die Ausbildung einer Crista erfolgt als Reaktion auf das mechanische Zusammenspiel von Muskel und Knochen und hängt mit einer erhöhten Muskelmasse zusammen (HO *et al.* 2008). Die Entstehung der Crista deltopectoralis wird demnach durch eine Vergrößerung der Mm. deltoideus et pectoralis ausgelöst, was die durch diese Muskeln gesteuerten Ab- und Adduktionsbewegungen für Ruderbewegungen der Vorderextremität verstärkt. Im Vergleich zum Paddeln ermöglichen Ruderbewegungen, die lateral des Körpers erfolgen, eine Überwindung des Auftriebs durch Erzeugung einer Abwärtskomponente und werden während des Tauchgangs eingesetzt (vgl. Konstruktionsniveau 1). Diese zumeist alternierenden Ruderbewegungen werden ähnlich wie beim rezenten Schnabeltier (*Ornithorhynchus*) zum Beschleunigen synchron bewegt (FISH *et al.* 1997). Ein synchroner Antriebsschlag stabilisiert den Körper im Wasser in der Rollachse (LONG *et al.* 2006). Die

Lokomotion an der Wasseroberfläche in diesem Konstruktionsniveau erfolgt nun wahrscheinlich primär über alternierende Paddelbewegungen der Vorderextremitäten, soweit dies nicht ohnehin der Antriebsmodus einer rumpfflexiblen Vorläuferkonstruktion war. Unter den rezenten Mammalia sind keine Beispiele für synchrones Paddeln mit den Vorderextremitäten bekannt. Da Paddeln mit einem Oberflächenschwimmen zusammenhängt, würde ein synchroner Antriebsschlag mit den Vorderextremitäten zu einem diskontinuierlichen Auftrieb führen und ein konstantes Atmen an der Wasseroberfläche verhindern. Ein bipeder Antrieb reduziert den Energieverbrauch der Fortbewegung im Vergleich zu einem quadrapeden Antrieb auf etwa die Hälfte (LONG *et al.* 2006). Energetisch wäre zwar ein Antrieb über die Hinterextremitäten günstiger, da der Wasserstrom entlang des posterioren Körpers durch die Wirbelschleppen der Vortrieb erzeugenden Vorderextremitäten gestört wird (FISH & BAUDINETTE 2006). Ein energetisch weniger effektiver Vortrieb über die Vorderextremitäten lässt sich jedoch aufgrund deren Größe und den unter Konstruktionsniveau 1 genannten Vorteilen begründen. Die Hinterextremitäten werden frei, um die Steuerung und Stabilisierung (Höhen- und Querruder) während des Schwimmens zu übernehmen (FISH & BAUDINETTE 2006; *Mustela putorius furo*). Mit großer Wahrscheinlichkeit werden die Hinterextremitäten beim Schwimmen wie bei Eisbär (BERTA & SUMICH 1999; *Thalarctos maritimus*) und Frettchen (FISH & BAUDINETTE 2006; *Mustela putorius furo*) in der Körperlängsachse nach caudal gestreckt (Abbildung 7-3). Das reduziert den Widerstand am caudalen Körperende und erhält die laminare Strömung länger aufrecht. Zum Beschleunigen und Abbremsen werden alle vier Extremitäten eingesetzt (LONG *et al.* 2006).



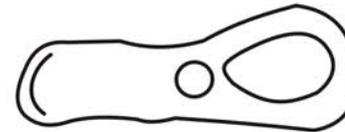
Scapula



Humerus



Manus



Pelvis



Pes

Abbildung 7-10: Zweite Evolutionsstufe der Otariidae, Otg2 ausgehend von einer gedrungeneren Ausgangskonstruktion, Otr2 ausgehend von einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion, hypothetische Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes

In Konstruktionsniveau 3 (Abbildung 7-13) sind Humerus und Femur weiter reduziert und entsprechen 79% / 75% der Ausgangslänge bei gedrungener Vorkonstruktion und 80% / 68% der Ausgangslänge bei rumpfflexibler Vorkonstruktion (Anhang 25). Die knöchernen Autopodienelemente sind um 20-30% der Ausgangslänge in der Manus und 20-35% im Pes verlängert. Längster Finger in der Manus ist Digitus II, im Pes ist Digitus III weiterhin der längste. Sowohl in Manus als auch in Pes ist aufgrund der Anordnung der Knochen keine Abrollbewegung in der Körperlängsachse mehr möglich. In der Manus erfolgt bei der Fortbewegung eine neue Abrollbewegung quer von den Carpometacarpalgelenken der Ulnarseite zum distalen Ende aller fünf Metacarpalia wie bei rezenten Otariidae (ENGLISH 1976b, Abbildung 7-9). Dazu ist die Manus nach lateral ausgelenkt. Anschließende Volarflexion erzeugt die zur Fortbewegung nötige Hebelwirkung der Manus und ersetzt die Funktion des Digitalbogens. Die Lateralstellung der Manus erleichtert den Erhalt des Gleichgewichts, insbesondere wenn es wie bei den rezenten Otariidae während der Landlokomotion zu einer Gewichtsverlagerung zu den Seiten kommt. Im Pes wird die Abrollbewegung in der Körperlängsachse überwiegend durch den stark verlängerten Metatarsus I verhindert. Daher ist eine Lateralstellung des Autopodiums in der Hinterextremität ebenfalls notwendig. Vorstellbar ist auch hier eine neue Abrollbewegung quer über die Metatarsalia mit anschließender Volarflexion zur Hebelwirkung. In Verbindung mit dieser neuen Abrollrichtung kommt es zum Verlust der Digitalbögen in Manus und Pes, was neben der Abflachung der Knochenelemente im Zuge der Bildung von Schwimmhäuten zu einer gesamten Abflachung der Autopodien führt und eine folgende Vergrößerung der Flossen durch knöcherne und knorpelige Elemente ermöglicht.

Durch weitere graduelle Reduktion der Ossa ilii auf etwa 40% der gesamten Beckenlänge, wird der Lendenbereich immer flexibler. Da die Pedes nach lateral ausgedreht werden, erfolgt in der Hinterextremität im Zusammenhang mit der immobilen Fibula auch eine laterale Ausrichtung des Femur, was den Druck auf die inneren Organe erheblich reduziert. Da ausgehend von einer gedrungenen Vorkonstruktion die Extremitätenlänge im Vergleich zur Körperlänge den kritischen Wert von 40% unterschreitet, ist eine Änderung der Beckenstellung in etwa 28° zur Senkrechten ähnlich wie bei rezenten rumpfflexiblen Konstruktionen zu erwarten. Aufgrund des reduzierten Os ilium verschiebt sich die Knickzone, entsprechend dem höchsten Punkt der Körperrückbildung aber sehr wahrscheinlich vom thoracolumbalen Übergangsbereich nach caudal. Dies ist auch im Falle einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion anzunehmen.

Beim Schwimmen erhöhen die verkürzten Stylopodien die Stromlinienform des Tieres, insbesondere im Zusammenhang mit einem Einschluss in die Körperkontur. Die Streckung der Hinterextremitäten nach caudal während des Schwimmens reduziert wie bereits in Konstruktionsniveau 2 den Widerstand des Körpers im Wasser. Die größeren Autopodien,

besonders in der Manus, erweitern die Antriebs- und Steuerfläche und beschleunigen größere Wassermengen. Ab diesem Konstruktionsniveau werden vertikale Paddelbewegungen der Vorderextremitäten vermutlich auch an der Wasseroberfläche durch horizontale Ruderbewegungen ersetzt. Diese sind überwiegend synchron, da so der Körper im Wasser in der Rollachse stabilisiert wird (LONG *et al.* 2006). Gegebenenfalls werden auch kurze Gleitphasen eingesetzt. Vorstellbar ist für dieses Konstruktionsniveau ein zusätzlicher Ruderschlag mit den ebenfalls flossenförmigen, großen Hinterextremitäten zum Beschleunigen und Abbremsen. Dies erhöht den Jagderfolg beim Fischfang, da beim Rudern während des Rückstellschlags kein Vortrieb erzeugt werden kann. Im Zusammenhang mit einem horizontalen Antriebsschlag sind stärkere Abduktoren der Vorderextremität zu erwarten. Dies betrifft neben dem M. deltoideus auch den M. supraspinatus. An der Scapula wird in Verbindung mit einem stärkeren M. supraspinatus neben der in den vorangehenden Konstruktionen bereits auftretenden Vergrößerung der Fossa supraspinata auch die Bildung einer Spina scapulae accessoria begründet. Diese entspricht in Konstruktionsniveau 3 einer breiten Falte, wie sie bei einigen fossilen pinnipeden Formen zu finden ist (*Thalassoleon*, *Enaliarctos*, *Pteronarctos*, *Desmatophoca*, *Pithanotaria*, DEMÉRE & BERTA 2005, Abbildung 7-11). Die Spina ist vermutlich der verknöcherte Ansatz der Aponeurose, die den Muskel teilt und ihn durch Fiederung eine größere Kraft aufbringen lässt. Weitere Vergrößerung des M. deltoideus führt dazu, dass die Crista deltopectoralis am Humerus nach distal erweitert wird (HO *et al.* 2008), was gleichzeitig die Hebelwirkung vergrößert. Durch die distale Knochenerweiterung für den Muskelansatz des M. deltoideus wird außerdem eine Erweiterung des Ansatzes für den antagonistisch wirkenden M. pectoralis möglich.

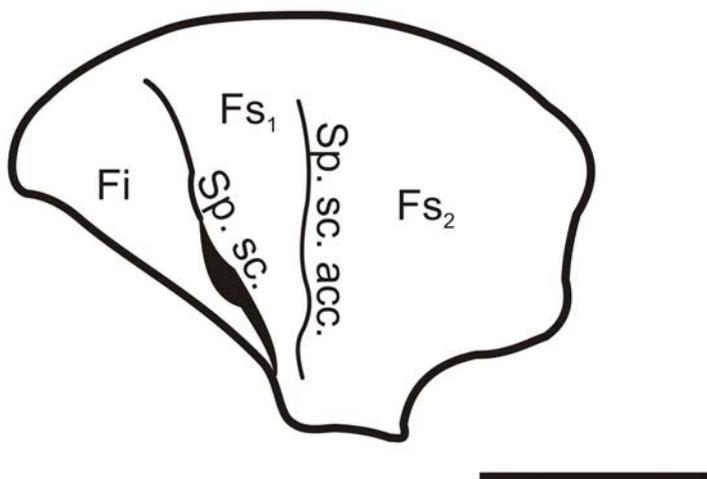


Abbildung 7-11: *Thalassoleon*, Scapula, nach DEMÉRE & BERTA (2005). Maß 10cm. Während sich die Spina scapulae (Sp. sc.) vom Knochen abhebt (keine genauen Angaben verfügbar), ist die Vorstufe der Spina scapulae accessoria (Sp. sc. acc.) eine breite Falte. Fi Fossa infraspinata, Fs Fossa supraspinata.

Zusätzlich zum Fell dient eine dünne Fettschicht (Blubber) zur Isolation sowie als positive Auftriebskomponente (Abbildung 7-12). Dies ermöglicht tiefere und längere Tauchgänge als in den vorhergehenden Konstruktionen, da die Fettschicht den Körper auch dann noch warm hält, wenn Wasser ins Unterfell gelangen sollte. Wie bei den rezenten Seebären (*Arctocephalus*, *Callorhinus*) sind sowohl Dicke als auch isolierender Effekt des Blubbers aber gering (IRVING *et al.* 1962, LIWANAG *et al.* 2012b). Der Blubber agiert vermutlich überwiegend als Energiespeicher (LIWANAG *et al.* 2012b). Der isolierende Effekt des Fells beruht auf einer darin eingeschlossenen Luftschicht, welche bei steigender Tauchtiefe aus dem Fell ausperlt (Experimentell: bis zu 99,6% Verlust bei einer Tauchtiefe von 20m, LIWANAG *et al.* 2012a). Da hierbei der Wärmeverlust auf das Dreifache ansteigt (LIWANAG *et al.* 2012a), ist die Tauchtiefe der Tiere eingeschränkt.

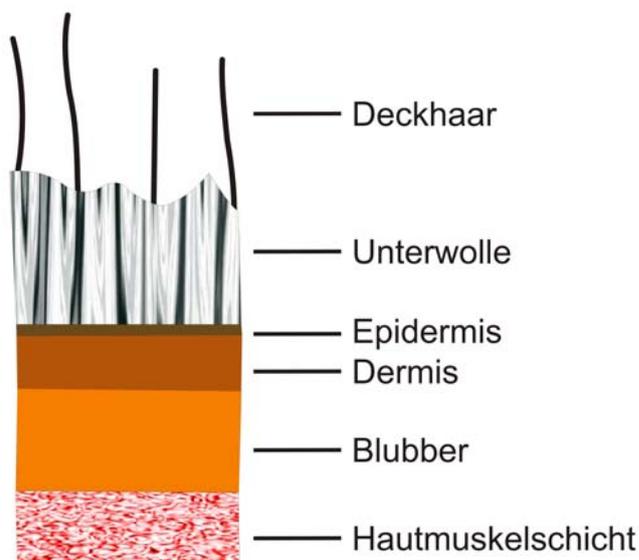
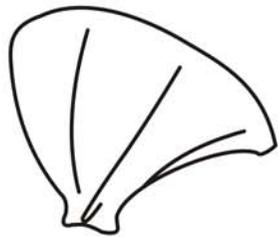
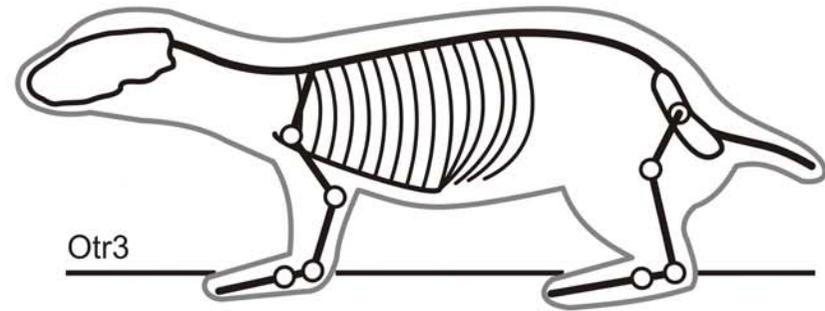
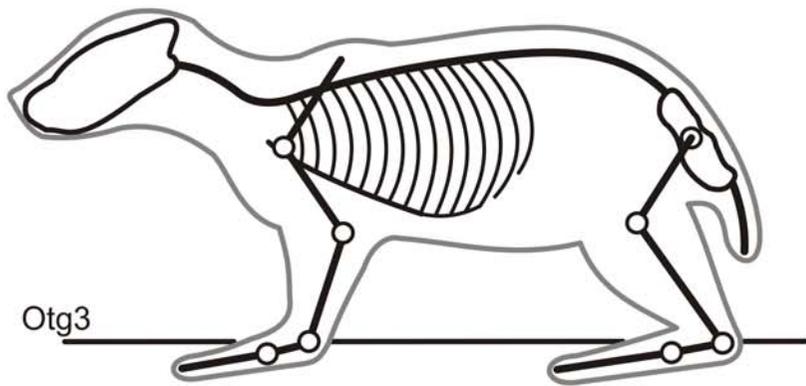


Abbildung 7-12: Querschnitt durch die Haut eines Seebären, angelehnt an KIM (1975)



Scapula



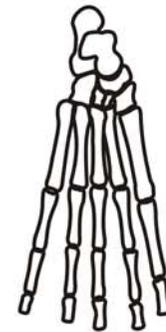
Humerus



Manus



Pelvis



Pes

Abbildung 7-13: Dritte Evolutionsstufe der Otariidae, Otg3 ausgehend von einer gedrungeneren Ausgangskonstruktion, Otr3 ausgehend von einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion, hypothetische Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes

Konstruktionsniveau 4 (Abbildung 7-18) zeigt weitere Reduktion der Stylopodien. Ausgehend von einer rumpfflexiblen Konstruktion erfolgt auch noch weitere graduelle Verlängerung des Radius. Die knöchernen Elemente von Manus und Pes erfahren ebenfalls weitere Änderungen. In der Manus ist Digitus I der längste und gibt der Vorderextremität die Gestalt eines Tragflügels. Dieser ermöglicht einen auftriebsbasierten Antrieb, den Unterwasserflug (ROBINSON 1975, FISH 1996b, Abbildung 7-14). Hierbei wird Vorschub nahezu während des gesamten Schlagzyklus durch eine Kombination aus Auftriebs- und Widerstandskräften erzeugt (WYNEKEN 2000).

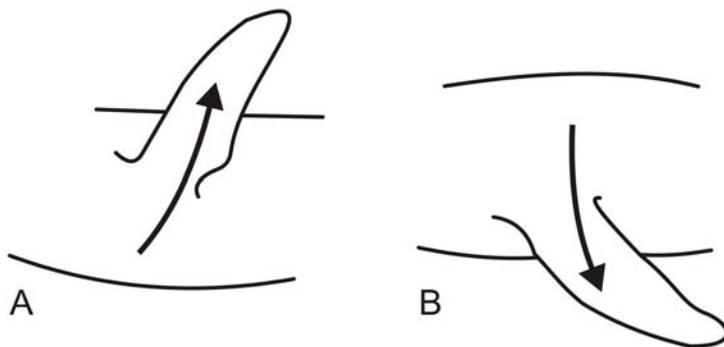


Abbildung 7-14: schematischer Ablauf des Unterwasserflugs am Beispiel des Pinguins, angelehnt an CLARK & BEMIS (1979)

Die bilateral synchron ausgeführten Bewegungen der Vorderflossen stabilisieren das Tier in der Rollachse (LONG *et al.* 2006) und erhöhen die maximale Schwimgeschwindigkeit signifikant (JOHANSSON & LAUDER 2004). Durch die Bildung distaler Knorpelstücke, welche in ihrer Festigkeit dem Ohrknorpel des Menschen ähneln (eigene Beobachtung), erhält der Flossenrand des Tragflügels Elastizität und wirkt beim Schwimmen wie die Winglets der Segelflieger, die die Seitenstabilität verbessern (Abbildung 7-15).

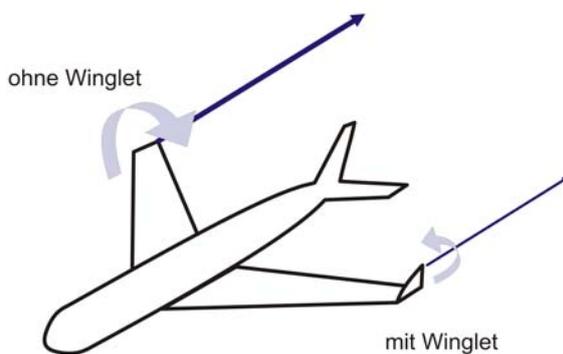


Abbildung 7-15: Einfluss der Winglets auf die Wirbelbildung, angelehnt an Schemazeichnung der Nasa

Längere Flossen verdrängen beim Schwimmen mehr Wasser zur Vortriebserzeugung. Derselbe Vortrieb könnte auch erzeugt werden, indem weniger Wasser schneller beschleunigt würde, sich also die Schlagfrequenz erhöht. Diese Methode wäre energetisch

aber aufwändiger (ENGLISH 1976b). Die Kraft für die Wasserverdrängung beim Unterwasserflug wird durch eine stärkere Muskulatur insbesondere der *Mm. pectorales* für die Adduktion und die *Mm. deltoideus et supraspinatus* für die Abduktion bereitgestellt. In diesem Zusammenhang zieht die *Crista deltopectoralis* nun über die Hälfte der Schaftlänge nach distal. An der *Scapula* wird die *Fossa supraspinata* noch größer und die *Spina scapulae accessoria* ausgeprägter. Der *M. supraspinatus* selbst wird multipennat. Nach Zeichnung von ENGLISH (1977, S. 331) ziehen bei rezenten Otariidae drei gerichtete Muskelstränge zum Ansatz am Humerus. Beim caudalen, zweifach gefiederten Teil setzen die Muskelfasern an der *Spina scapulae* und der *Spina scapulae accessoria* an, beim cranialen mehrfach gefiederten Teil an der *Spina scapulae accessoria* und dem *Margo vertebralis* der *Scapula*. Bei der Landlokomotion erfolgt wie bereits in Konstruktionsniveau 3 die Abrollbewegung der *Manus* quer von den *Carpometacarpalgelenken* der Ulnarseite zum distalen Ende aller fünf *Metacarpalia*, wobei weitere Verlängerungen der *Metacarpalia* insbesondere der Radialseite eine verstärkte ulnare Auslenkung der *Manus* erfordern. Diese wird durch Reduktion der *Carpalia* der ulnaren Seite sowie einem im Vergleich zu terrestrischen *Carnivora* tendenziell in Supination gehaltenen Unterarm erreicht (ENGLISH 1976b). Im *Pes* bleibt *Digitus III* der Längste. Im Vergleich zur *Manus* sind die *Pedes* paddelförmig, werden beim Schwimmen in der Körperlängsachse horizontal gehalten und wirken so wie die gegenläufigen Höhenruder einiger Flugzeuge. Sie werden ab diesem Konstruktionsniveau nicht mehr zur Antriebserzeugung eingesetzt. An Land sind sie wie in den rezenten Otariidae nach cranio-lateral ausgerichtet, was eine Art Abrollbewegung mit finaler Hebelwirkung trotz stark verlängertem *Metatarsus I* ermöglicht. Aufgrund der immobilen *Fibula* wird das *Femur* abduziert in derselben Ausrichtung wie der *Pes* gehalten. Im Zuge der Entwicklung eines energiesparenden, auftriebsbasierten Antriebsmodus mit hohen Schwimgeschwindigkeiten muss die Stromlinienform des Körpers weiter begünstigt werden. Anzunehmen ist daher, dass in dieser Konstruktion der Einschluss der Hinterextremitäten bis zu den *Articulationes talocrurales* erfolgt. Es entsteht eine sogenannte *Cruralverbindung* (Kapitel 6.1, Abbildung 6-20). Diese schränkt die Schrittlänge der Hinterextremitäten bei der Landlokomotion deutlich ein, so dass die Hinterextremitäten bei höheren Geschwindigkeiten (nahezu) synchron gesetzt werden. Gleichzeitig reduziert sie aber den Strömungswiderstand während des Schwimmens. Neben der Bildung einer *Cruralverbindung* kommt es zusätzlich zu einer Erweiterung der Muskelansätze der *Ischiocruralmuskulatur* nach distal (Abbildung 7-16). Die *Ischiocruralmuskulatur*, bestehend aus *Mm. semimembranosus, semitendinosus et biceps femoris*, setzt bei terrestrischen und semiaquatischen *Mammalia* nur schmal an der *Tibia* an (*Enhydra*, HOWARD 1975; *Ailurus*, FISHER *et al.* 2008; *Mustela vison*, Mink dissection guide; *Galictis cuja*, ERCOLI *et al.* 2013). Die distale Erweiterung insbesondere des *M. biceps femoris* führt zu einer fixen Knieflexion

und nähert den Unterschenkel an das Becken an. Der M. gracilis verstärkt durch einen im Vergleich zu terrestrischen Carnivora 3-6x breiteren Ansatz die adduzierte Extremitätenhaltung.

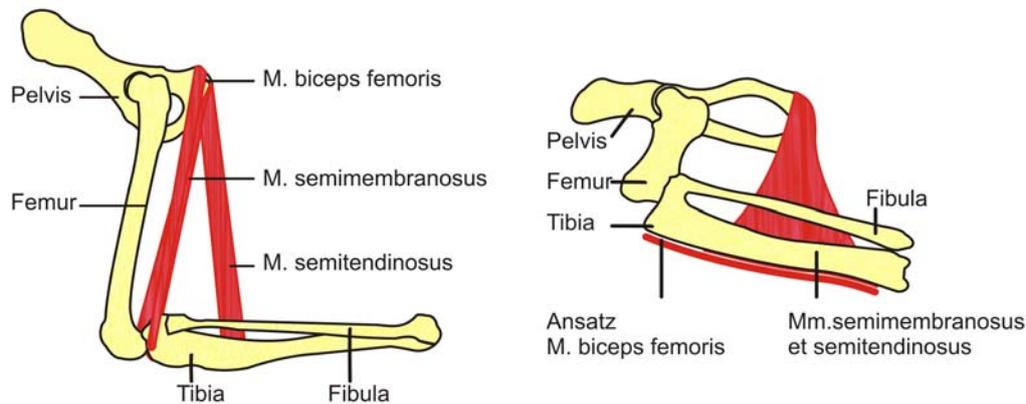


Abbildung 7-16: Ansätze der Ischiocruralmuskulatur bei terrestrischen Carnivora (links) und Otariidae (rechts) im Vergleich

In Verbindung mit dem Einschluss der Hinterextremität in die Körperkontur wird der Femur auch im Hüftgelenk flexiert. Diese permanente Flexion kann jedoch zwischen 70° und etwa 90° variieren (nach Fotos von Otariidae in diversen Zoos). Durch die anatomisch erzwungene Hüft- und Knieflexion muss das Becken bei der Landlokomotion nahezu senkrecht (~5°) zum Boden gestellt werden, um weiterhin Kontakt zwischen Plantarfläche und Untergrund zu ermöglichen. Dies erfolgt über Ventralflexion des hochflexiblen Lendenbereichs im Zusammenhang mit der Reduktion des Ilium auf etwa 35% der Beckenlänge, fast wie in der Zielkonstruktion. Eine weiter cranial erfolgende Ventralflexion der Wirbelsäule wie bei einigen sitzenden Mammalia (SLIJPER 1946) oder auch den rumpfflexiblen Konstruktionen hätte durch die Muskel- und Integumenthemmung der Hinterextremität eine deutlich längere Knickzone und damit enorme Aufwölbung des Rumpfes zur Folge. Diese würde die funktionelle Körperlänge reduzieren und die Flexibilität der Wirbelsäule an Land einschränken (MORITZ *et al.* 2007). Besonders in Verbindung mit der Auswärtsstellung der verlängerten Autopodien wäre eine effektive Fortbewegung an Land nicht mehr möglich. Mit hoher Wahrscheinlichkeit würde die hohe Aufwölbung auch die Funktion der inneren Organe beeinträchtigen. Die weit am caudalen Körperende erfolgende Ventralflexion optimiert dagegen gemeinsam mit den reduzierten Ossa ilii und den abduzierten Femora den Platz für die inneren Organe bei der Landlokomotion. Während der Wasserlokomotion wird insbesondere durch die Kniefixierung die Position der Hinterextremitäten in der Körperlängsachse stabilisiert. Bei den rezenten Otariidae lässt sich die Position der Kniegelenke während des Schwimmens aufgrund einer cranial davon liegenden Einschnürung an der Körperkontur erkennen (Abbildung 7-17). Spätestens in

diesem Konstruktionsniveau kommt es zudem zu einer Erweiterung des Brustkorbes. Dessen knochige Elemente, die Rippen, widerstehen als kompressive Elemente dem steigenden Druck von außen beim Tauchen und schützen so die verhältnismäßig großen Lungen vieler rezenter Otariidae (HOELZEL 2002).

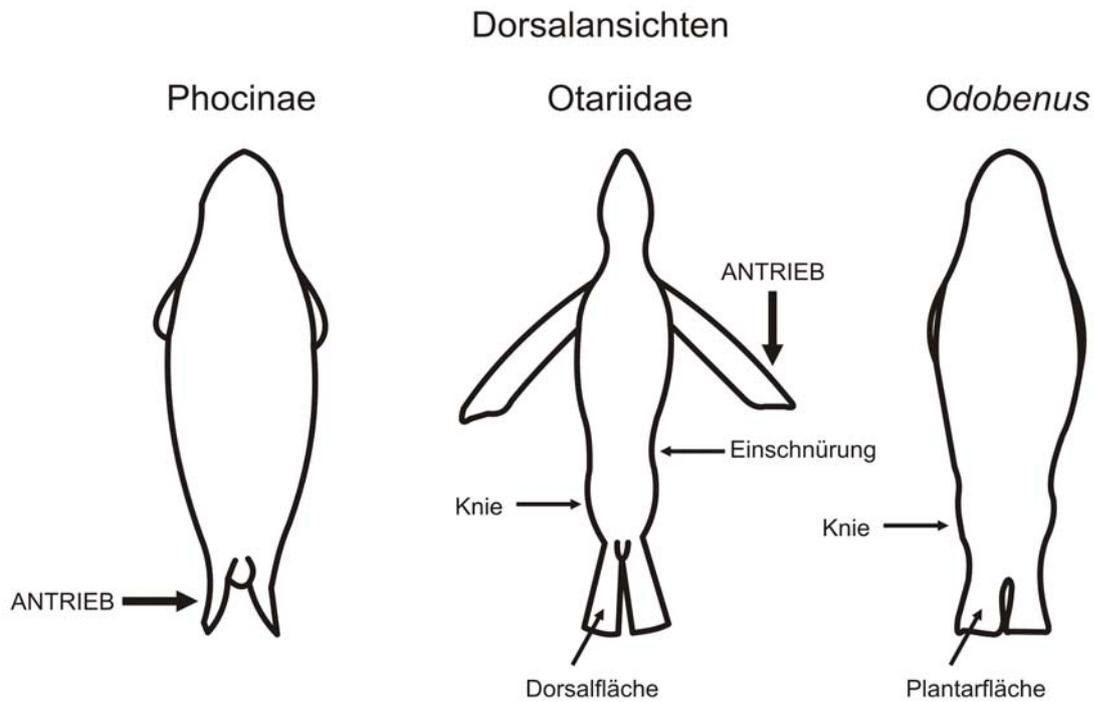
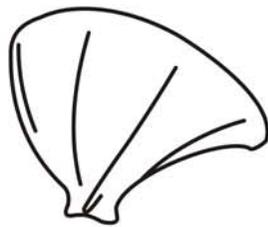
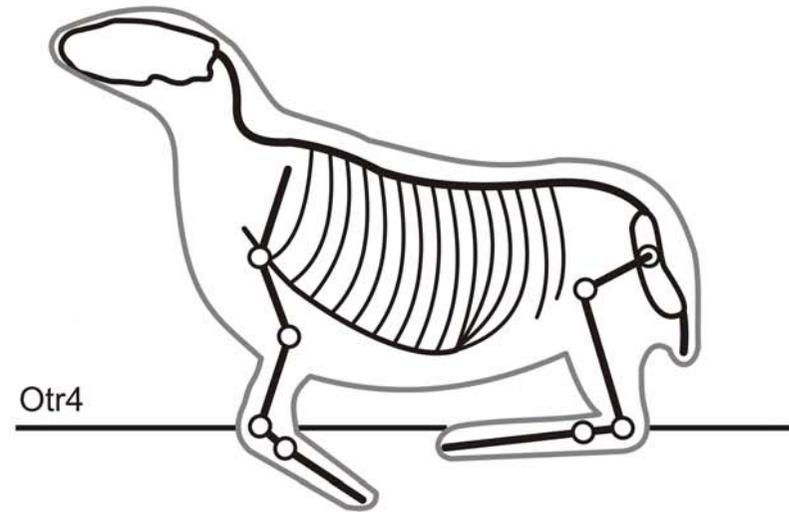
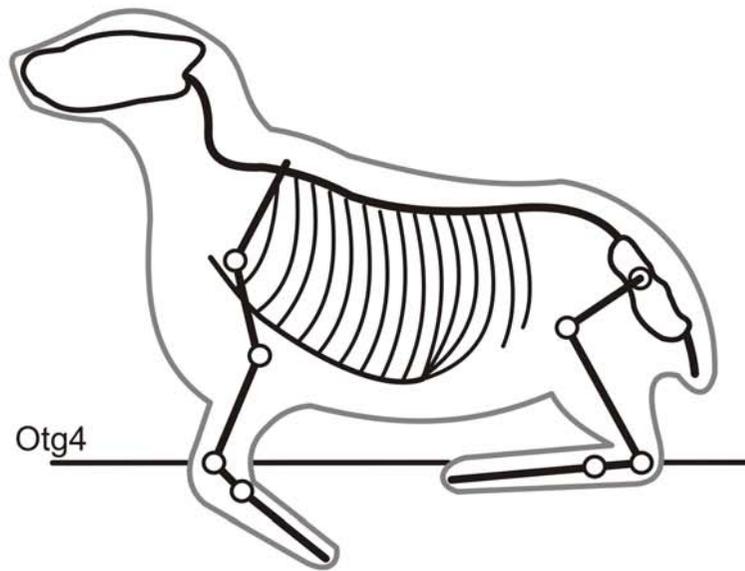


Abbildung 7-17: Dorsalansichten von Phocinae, Otariidae und *Odobenus* zum Vergleich der Körperkonturen. *Odobenus* kann zum Antrieb sowohl die Vorder- als auch die Hinterextremitäten einsetzen. Zur Ausrichtung der Hinterflossen bei den Otariidae und *Odobenus* vergleiche Kapitel 6.1 und 6.4.



Scapula



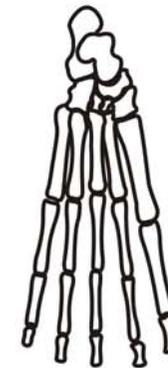
Humerus



Manus



Pelvis



Pes

Abbildung 7-18: Vierte Evolutionsstufe der Otariidae, Otg4 ausgehend von einer gedrungeneren Ausgangskonstruktion, Otr4 ausgehend von einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion, hypothetische Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes

In der Zielkonstruktion (Abbildung 7-20) erreichen die Extremitäten ihre für Otariidae typischen Proportionen. Die Ansätze der Ischiocruralmuskulatur und auch des M. gracilis verbreitern sich weiter. Besonders der M. biceps femoris setzt nun über die komplette Länge der Tibia an. Die Ansätze der Mm. semimembranosus et semitendinosus nehmen die distalen $\frac{3}{4}$ der Tibia ein. Dadurch wird die Hinterextremität mit flexierten Hüft- und Kniegelenken fest in der Körperlängsachse fixiert. Gemeinsam mit dem Einschluss in die Körperkontur erhöht dies wie bereits in der Vorkonstruktion die Stromlinienform und die Heckstabilität beim Schwimmen. Auch Manus und Pes erreichen ihre heutigen Formen mit langen knorpeligen Verlängerungen an den distalen Phalangen. In der Manus wird so eine Verlängerung um bis zu $\frac{3}{4}$ der Fingerlänge erreicht und im Pes gar die Zehenlänge verdoppelt. An Land sind die Digiti manus lateral ausgerichtet, die Pedes etwa 30° nach cranio-lateral ausgestellt. Durch die immobile Fibula steht der Femur ebenfalls etwa 30° in abduziert-flexierter Haltung. Gemeinsam mit den reduzierten Ossa ilii und der weit caudal liegenden Lendenflexion ermöglicht diese Beinstellung eine Landlokomotion in verschiedenen Gangarten und Geschwindigkeiten ohne die Funktion der Organe zu beeinträchtigen. Beim Schwimmen dienen die Hinterextremitäten als Steuerelemente, Höhen- und Querruder. Erstaunlicherweise zeigt die Dorsalseite der Pedes trotz Cruralverbindung und Extremitätenfixierung sowohl bei der Land- als auch der Wasserlokomotion nach dorsal (Abbildung 7-19). Aufgrund der immobilen Fibula ist dies nur durch eine Rotation des im Hüftgelenk abduzierten Femur möglich, was auch beim flachen Liegen an Land zu beobachten ist. Cranial der Kniegelenke befindet sich eine Einschnürung am Rumpf, was die abduziert-rotierte Position der Femora bei nach caudal gestreckten Hinterflossen verdeutlicht. Das Schwimmen wird durch die Taillierung und damit möglichen zusammenhängenden Verwirbelungen vermutlich nicht wesentlich beeinflusst.

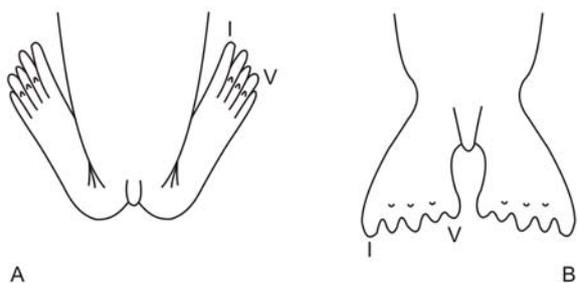


Abbildung 7-19: Fußstellung der Otariidae an Land (A) und im Wasser (B)

Die laterale Position der Manus wird durch die Anordnung der knöchernen Elemente und einer Unterarmhaltung zwischen Pronation und Supination bewirkt (ENGLISH 1976b). Bei der Landlokomotion stützen die nach lateral gerichteten Manus den Körper zu den Seiten, da Kopf und Hals kontralateral zur jeweils in der Hangbeinphase befindlichen Extremität gependelt werden. Die durch Knochen und Knorpel längeren Flossen können effektiv

Wasser zur Vortriebserzeugung verdrängen. Dabei ermöglichen die elastischen, durch Knorpel gestützten Tragflügelenden verbesserte Seitenstabilität und längere Gleitphasen. Antriebs- und Rückstellschlag des Unterwasserflugs werden durch eine Ruderphase ergänzt, wodurch kontinuierlich Vortrieb erzeugt wird (FELDKAMP 1987). Die starken Adduktoren und Abduktoren, welche den Schlagzyklus beim Schwimmen bestimmen, beeinflussen auch die Ansatzstellen an den Knochen. Eine große Fossa supraspinata mit ausgeprägter Spina scapulae accessoria an der Scapula und ein den Caput humeri überragendes Tuberculum majus am Humerus stehen in Verbindung mit einem starken M. supraspinatus. Einerseits ein wichtiger Adduktor für die Unterwasserlokomotion, hält dieser Muskel bei der Fortbewegung an Land auch den Humeruskopf fest in der Schultergelenkpfanne. Der Körperschwerpunkt der Otariidae liegt etwas cranial der Mitte der Körperlängsachse (FISH *et al.* 2003). Die Hauptlast an Land wird daher durch die Vorderextremitäten getragen, bei Tieren mit einem Körpergewicht von bis zu über einer Tonne (*Eumetopias*, LOUGHLIN *et al.* 1987) ist das Schultergelenk daher sehr belastet. Auch der M. deltoideus, als wichtigster Adduktor sowie der M. pectoralis als sein Antagonist beeinflussen die Knochenform des Humerus. Die Crista deltoidea der rezenten Otariidae zieht über $\frac{3}{4}$ der Humeruslänge nach distal. Dadurch vergrößern sich die Hebelarme der Mm. deltoideus et pectoralis im Vergleich zu den vorherigen Konstruktionen und bewirken zusätzliche Rotationen (HOWELL 1929, GORDON 1983). Dabei ist die Adduktion durch den M. pectoralis an eine mediale Rotation gekoppelt, die Abduktion durch den M. deltoideus an eine laterale Rotation. Durch Kontraktion jeweils eines großen Muskels können so gleich zwei entscheidende Bewegungen während des Antriebs- und Rückstellschlags ausgeführt werden. Dies spart einerseits Muskelkraft, andererseits beeinträchtigt es die Manövrierfähigkeit mithilfe der Vorderextremitäten (GORDON 1983). Die Hauptsteuerung beim Schwimmen erfolgt demnach über die Pedes, die wie gegenläufige Höhenruder in der Längs- und Querachse des Körpers wirken. Bezüglich der Körperisolation durch eine Kombination aus wärmendem, dichtem und wasserabweisendem Fell und einer dünnen Blubberschicht ändert sich für die Seebären seit Konstruktionsniveau 3 nichts. Die Haardichte beträgt etwa 430 Haare/cm² (LIWANAG *et al.* 2012a), der Blubber ist etwa 13 mm dick (LIWANAG *et al.* 2012b). Seelöwen haben dagegen eine Haardichte von 23 Haaren/cm² mit einer den terrestrischen Mammalia vergleichbaren Schuppenschicht, die aber offenbar sekundär entstand (LIWANAG *et al.* 2012a). Dafür ist die Blubberschicht gut doppelt so dick wie bei den Seebären (LIWANAG *et al.* 2012b). Da Blubber im Vergleich zu Fell nicht kompressibel ist, schützt sie den Körper auch bei größeren Tauchtiefen gegen ein Auskühlen. Das spiegelt sich im Tauch- und Nahrungsverhalten der rezenten Otariidae wieder. Während Seebären eher epipelagisch leben, sind die meisten Seelöwen mit ihrer geringeren Felldichte und dickeren Blubberschicht benthisch (COSTA & GALES 2000, 2003, COSTA *et al.* 2004, VILLEGAS-AMTMANN *et al.* 2008, GIBBENS 2009).

Nicht diskutiert wurde die Reduktion des Schwanzes auf etwa 5% (MURIE 1972) der Rumpflänge aufgrund Nichtgebrauchs und Optimierung der Stromlinienform sowie Ausbildung einer Cruralverbindung und die tendenzielle Abflachung der Langknochen, insbesondere von Femur und Humerus.

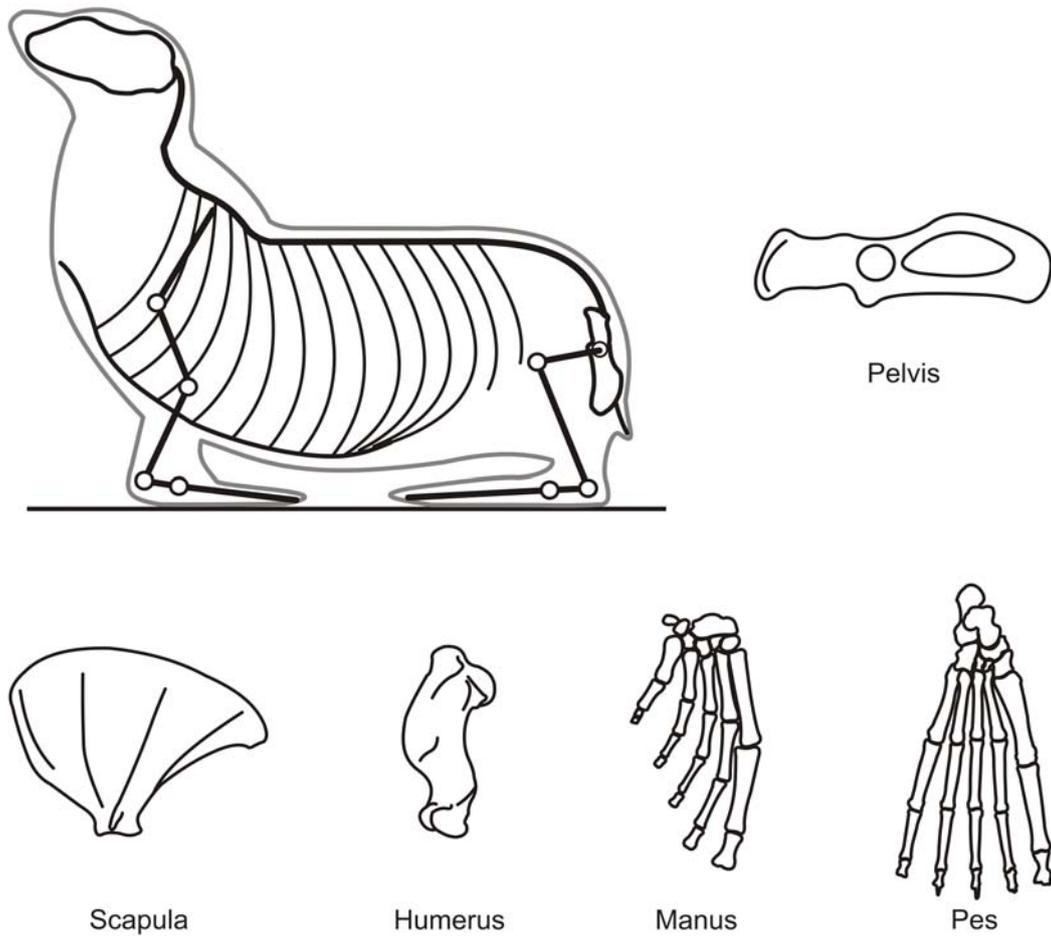


Abbildung 7-20: Otariide Zielkonstruktion und Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes.

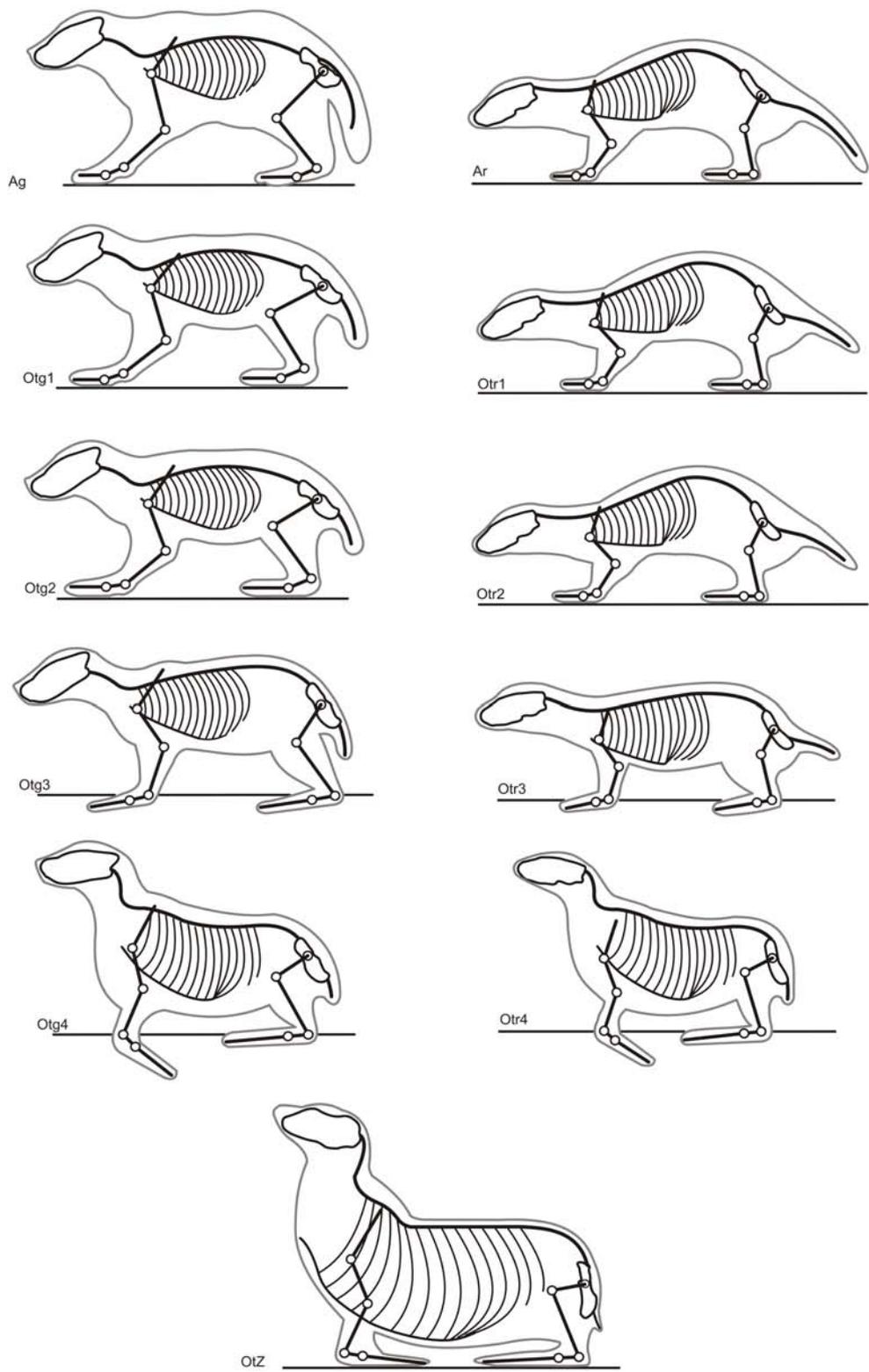


Abbildung 7-21: Übersicht der einzelnen Evolutionsniveaus der Otariidae

7.2. Evolution der Phocinae

Die Ausgangskonstruktion der Phocinae zeigt die in Kap. 5.1 erarbeiteten Grundmerkmale. Es handelt sich wie auch bei den Otariidae um eine gedrungene oder rumpfflexible Konstruktion. Eine mögliche rumpfflexible Vorläuferkonstruktion der Phocinae bewegt sich im Wasser entweder über einen quadrupeden oder bipeden Paddelantrieb der Hinterextremitäten wie ein Fischotter (*Lutra canadensis*, FISH 1994) fort (Abbildung 7-2 und Abbildung 7-22). Eine gedrungene Vorläuferkonstruktion nutzt sehr wahrscheinlich einen quadrupeden Paddelantrieb. Unabhängig von der Ausgangskonstruktion ist die Fibula mobil (Bsp. Ursidae, Mustelidae außer Melinae) oder intermediär (Bsp. Melinae, Canidae, BARNETT & NAPIER 1953). Dadurch sind Außen- und Innenrotationen der Fibula gegen die Tibia bei Dorsal- und Plantarflexionen des Fußes möglich. Der stabile Gelenkschluss („close-packed-position“ sensu RACKL 2011) bei Dorsalflexion des Fußes ermöglicht ein kräftiges Abdrücken des Fußes beim Gehen, Laufen und Springen sowie einen energiesparenden Stand (vgl. 6.2.1).

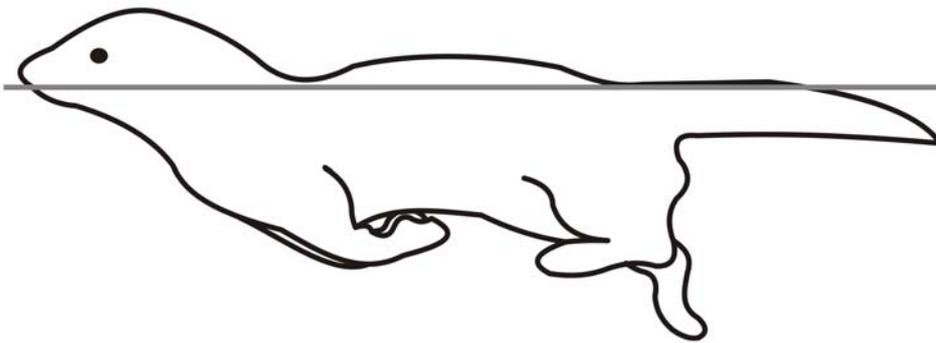


Abbildung 7-22: bipedes Paddeln mit den Hinterextremitäten bei einer rumpfflexiblen Konstruktion

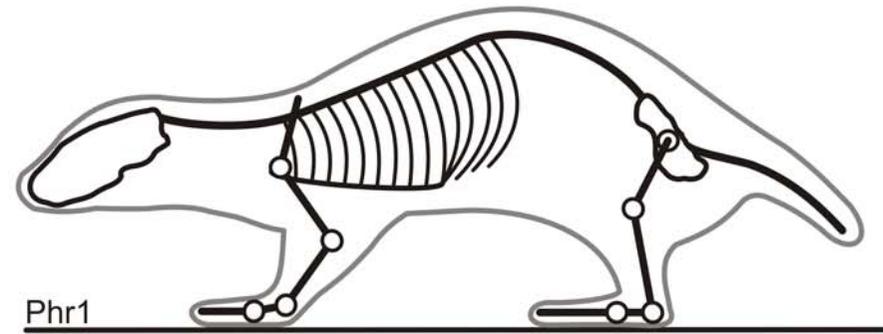
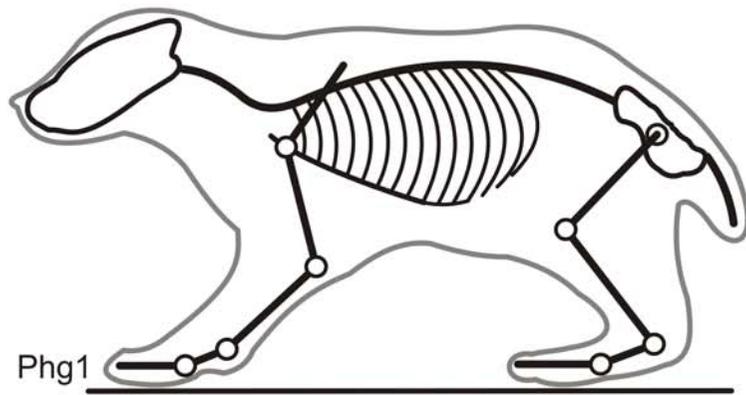
	Gedungen	rumpffflexibel	Phocinae
Humerus	22,5-27,5% d. KL	17,5-20% d. KL	12,8% d. KL
Radius	18,75-20% d. KL	10-12,5% d. KL	12,3% d. KL
Σ Humerus + Radius	41,25-47,5% d. KL	27,5-32,5% d. KL	25,1% d. KL
Femur	22,5-27,5% d. KL	15-20% d. KL	11% d. KL
Tibia	22,5-25% d. KL	16,25-20% d. KL	26,6% d. KL
Σ Femur + Tibia	45-52,5% d. KL	31,25-40% d. KL	27,6% d. KL

Tabelle 3: Prozentuale Anteile der Stylo- und Zeugopodien bei rezenten gedungenen Konstruktionen (*Gulo*, *Meles*, SAVAGE 1977), rumpffflexiblen Konstruktionen (*Lutra*, *Mustela*, *Potamotherium*, SAVAGE 1977) und den Phocinae (*Phoca*, HOWELL 1929) an der Körperlänge (KL = Länge der Cervical-, Thoracal- und Lumbalwirbelsäule).

Von einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion zu Konstruktionsniveau 1 (Abbildung 7-23) erfolgt eine schwache Längenreduktion von Femur und Humerus, zusätzlich eine graduelle Verlängerung der Tibia (Anhang 25). Bei einer gedrungeneren Vorkonstruktion ist die Längenreduktion von Femur und Humerus aufgrund der Verhältnisse der Ausgangskonstruktion deutlicher (Anhang 25) und es kommt zu einer Längenreduktion des Radius. Diese Veränderung in den Extremitäten verändert die Art der Landlokomotion vermutlich kaum. Gegebenenfalls wird die Hinterextremität aufgrund ihrer größeren Länge im Vergleich zur Ausgangskonstruktion weiter in Knie- und Hüftgelenk gewinkelt, um die Schrittlänge an die der Vorderextremität anzupassen. In Hand- und Fußskelett beginnt eine Verlängerung der Digiti und Metapodalia, was sowohl die Antriebs- als auch die Steuerfläche während des Schwimmens leicht erhöht. In der Hand betrifft die Verlängerung die Metacarpalia I-III, die Phalanges proximales I-V, die Phalanges mediales II und III sowie die Phalanx distalis I. Die Metacarpalia IV und V werden dagegen leicht reduziert. Digitus II und III der Manus enden distal wahrscheinlich auf etwa der gleichen Höhe. Der Digitalbogen bleibt erhalten, die Manus bei der Landlokomotion nach cranial ausgerichtet. Im Fuß umfasst die Verlängerung alle Metatarsalia, die Phalanges proximales et mediales und die Phalanx distalis I. Der längste Zeh ist vermutlich weiterhin Digitus III. Auch im Pes bleibt der Digitalbogen vorhanden und ermöglicht durch seine Federfunktion den Vorschub des Körpers bei der Landlokomotion. Der Fuß bleibt bei der Lokomotion nach cranial ausgerichtet. Tibia und Fibula sind distal über eine Syndesmose verbunden (intermediäre Fibula, Kapitel 5.1, Abbildung 5-11), wodurch Rotationsbewegungen zwischen diesen beiden Knochen weiterhin erhalten bleiben. Die Proportionen am Becken verschieben sich, so dass Ilium und der caudale Pelvisbereich jeweils etwa 50% der gesamten Beckenlänge ausmachen. Dadurch entsteht eine größere Ansatzfläche für die Adduktoren von Femur und Tibia am Puboischium und durch die Verschiebung des Acetabulum nach cranial ein längerer Hebelarm für die Femuradduktion (TARASOFF 1972b). Da das Becken parallel zur Wirbelsäule verläuft, wird außerdem die Beweglichkeit im Lendenbereich vergrößert. Sowohl laterale als auch dorsoventrale Flexionen werden dadurch begünstigt. Diese Beweglichkeit kann über die Erweiterung der Intervertebralräume im Lendenbereich verstärkt werden. Ausgehend von einer rumpfflexiblen Konstruktion müssen durch die Aufwölbung des Körpers bei der Landlokomotion die Mm. iliocostales den Körper gemeinsam mit den Bauchmuskeln durch synchrone Kontraktion gegen laterale Pendelbewegungen stabilisieren. Hilfreich dabei ist auch der pneumatohydraulische Inhalt des Bauchraums. Der Antrieb im Wasser erfolgt wie in der Ausgangskonstruktion über Paddelbewegungen der Vorder- und Hinterextremitäten in der Vertikalen oder reinem Hinterextremitätenpaddeln. Abtauchen benötigt eine laterale Komponente. Die anatomische Voraussetzung zu einem lateralen Antriebsschlag ermöglicht paraxial schwimmenden Mammalia wie z.B. Ratten,

Opossums und insbesondere Ottern (TARASOFF *et al.* 1972, PARCHMAN *et al.* 2003), entgegen dem Auftriebseffekt der Lungen abzutauchen, da sonst die Erzeugung eines nach unten gerichteten Schubimpulses nicht möglich wäre (FISH 1996). An Land bewegen sich diese Mammalia mit lateral des Beckengürtels gewinkelten Knien. Die leicht abduzierte Position der Humeri und Femora ambulatorischer Mammalia bei der Landlokomotion (JENKINS 1971, JENKINS & CAMAZINE 1977) ermöglicht die Erzeugung der lateralen Komponente sowohl durch die Vorder- als auch Hinterextremitäten. Hauptvortrieb an der Wasseroberfläche, aber auch während kurzer Tauchgänge erfolgt vermutlich durch einen Paddelschlag der Hinterextremitäten. Diese bilden aufgrund der Längenangleichung der *Digiti pedis* die effektive Paddelform zum Schwimmen (ROBINSON 1975). Die Vorderextremitäten verstärken insbesondere beim Abtauchen die durch die Hinterextremitäten gebildete Abwärtskraft durch Ruderbewegungen. Beim Rückstellschlag werden die *Digiti* adduziert, beim Antriebsschlag dagegen abduziert, um die Antriebs- bzw. Kontrollfläche zu minimieren respektive maximieren. Bipedes Paddeln verhindert mechanische und hydrodynamische Störungen zwischen den Extremitätenpaaren, ist energetisch effektiver als quadrupedes Paddeln und macht im Fall eines Hinterextremitätenantriebs das anteriore Extremitätenpaar für Stabilisierung, Steuerung und gegebenenfalls zur Manipulation frei (FISH 1996). Auftrieb wird überwiegend über die mit Luft gefüllten Lungen erzeugt, was den Tieren im Wasser eine eher schräge Ausrichtung verleiht (SANTORI *et al.* 2008). Paddeln mit den Hinterextremitäten erzeugt neben Vortrieb auch Auftrieb im caudalen Bereich, wodurch der Körper aktiv in eine eher waagrechte Position gebracht werden kann. Auch hydrophobe Hautabsonderungen (WILLIAMS *et al.* 1988, ROSELL 2002, YOCHER & STEWART 2009) haben einen kurzfristig positiven Auftriebseffekt. Um jedoch effektiv Luft im Fell einzuschließen, benötigen die Haare viele Knicke und ineinander greifende Schüppchen (FISH *et al.* 2002; KUHN 2009, LIWANAG *et al.* 2012a). Dies erhöht den Auftrieb über lange Zeit und isoliert den Körper, reduziert aber die Tauchtiefe. Weder terrestrische Mammalia noch die rezenten Phocinae zeigen diese Haarstruktur (LIWANAG *et al.* 2012a). Dadurch durchnässt das Fell wie bei den rezenten Eisbären (*Ursus maritimus*) und einem Wärmeverlust muss durch periphere Vasokonstriktion und aktive Wärmeerzeugung während des Schwimmens entgegengewirkt werden (SCHOLANDER *et al.* 1950). Gleichzeitig wird aber der Auftrieb reduziert, was den Tieren tieferes Tauchen ermöglicht, besonders im Zusammenhang mit der lateralen Komponente des Antriebsschlags. Das Tauchen ist jedoch aufgrund der mangelnden Wärmeisolation zeitlich stark limitiert. Nach den Tauchgängen zum Gewässergrund zum Ergreifen von Beute mit Kiefer oder Vorderextremitäten muss das Tier das Wasser verlassen, um die Körperkerntemperatur weiter aufrecht zu erhalten. Durch die hydrophoben Haare wird das

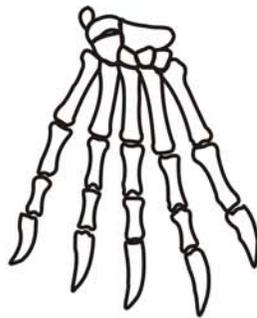
Ablaufen des Wassers aus dem Fell beschleunigt, wodurch wieder ein wärmendes Luftpolster entsteht.



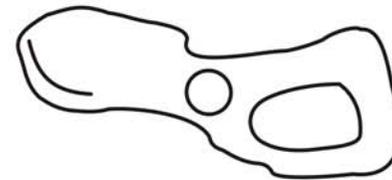
Scapula



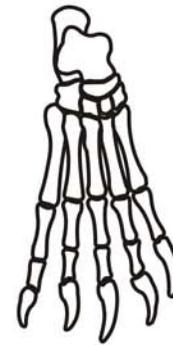
Humerus



Manus



Pelvis



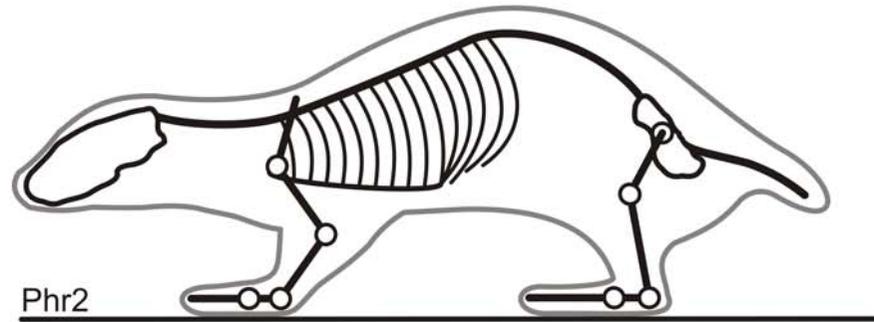
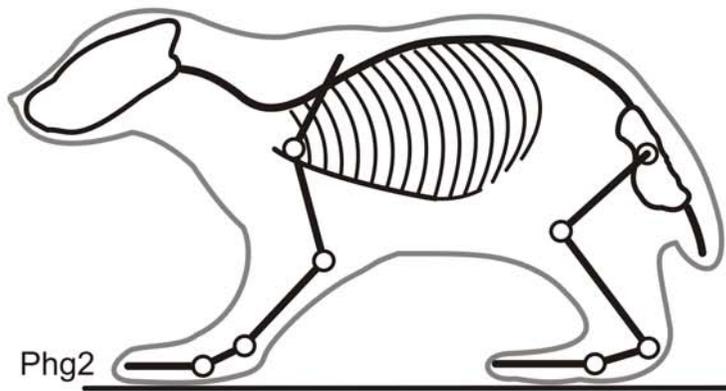
Pes

Abbildung 7-23: Erste Evolutionsstufe der Phocinae, Phg1 ausgehend von einer gedrungene Ausgangskonstruktion, Phr1 ausgehend von einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion, hypothetische Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes

Bei der Evolution zu Konstruktionsniveau 2 (Abbildung 7-24) werden Femur und Humerus weiter reduziert. Für eine gedrungene Ausgangskonstruktion betrifft die Längenreduktion auch die beiden Ossa radii, ausgehend von einer rumpfflexiblen Konstruktion erfolgt weitere Längenzunahme der Tibia. An Land wird die Schrittlänge ausgehend von einer gedrungenen Konstruktion durch die verkürzten Stylopodien vermindert. Für die gleiche Geschwindigkeit wie bei der Ausgangskonstruktion muss die Frequenz der Extremitätenbewegung erhöht werden. Es ist möglich, dass sich die Gangart dabei ändert. Studien von HILDEBRAND (1968) an lang- und kurzbeinigen Hunden (*Canis lupus familiaris*) zeigen, dass kurzbeinige Rassen wie Dackel bei der Landlokomotion einen Kreuzgang nutzen, während langbeinige Rassen wie Dalmatiner eher einen Passgang zeigen. Der Kreuzgang ist stabiler (HILDEBRAND 1968). Alternativ zu einer Frequenzerhöhung kann die Schrittlänge der Ausgangskonstruktion beibehalten werden, indem die Wirbelsäule in die Fortbewegung mit einbezogen wird. Durch eine Lateralbewegung (Undulation) der Wirbelsäule ist pro Schritt eine größere Schrittlänge möglich. Die Erweiterung der Intervertebralaräume im Lendenbereich könnte eine Lateralundulation begünstigen. Eine beträchtliche Pelvisrotation ist während der Landlokomotion bei allen ambulatorischen Mammalia zu beobachten (JENKINS & CAMAZINE 1977, Kapitel 5.1, Abbildung 5-9), was eventuell eine leichte Lateralundulation im Lendenbereich zur Folge hat. Allerdings zeigen die rezenten Phocinae an Land bedingt durch die spannerrauenartige Fortbewegung keine Lateralundulation. Vermutlich fand auch in den Vorstufen keine erhebliche Lateralundulation bei der Landlokomotion statt. Dafür spricht auch, dass die Hinterextremität in diesem Konstruktionsniveau je nach Ausgangskonstruktion 20-30% länger ist als die Vorderextremität (Anhang 25). Dadurch ist den Hinterextremitäten eine größere Schrittlänge möglich als den Vorderextremitäten, was eine Undulation im cranialen Thoracalbereich erfordern würde. Diese ist aufgrund des knöchernen Brustkorbs aber stark eingeschränkt. Vermutlich erfolgt also eine Änderung des Gangbildes in Kombination mit einer Winkelung der Hinterextremitätenabschnitte, welche bei rumpfflexiblem Vorläufer stärker ist als bei gedrungenem Vorläufer. Blicke die Winkelung in der Extremität wie bei den Vorläufern weiter bestehen, würde die Rückenlinie nach cranial abfallen und den Körperschwerpunkt zum Kopf hin verschieben. Verstärkte Winkelung der Hinterextremität hat eine gerade Rückenlinie und eine stabile Körperhaltung bei der Landlokomotion mit tiefliegendem Körperschwerpunkt zur Folge (MCCLEARN 1992). Da aufgrund der deutlich kürzeren Vorderextremität wahrscheinlich eine höhere Auflast auf dem Schultergelenk liegt, wird eine verstärkte Stabilisierung des Gelenks über den M. subscapularis als ventralem Teil der Rotatorenmanschette notwendig. Als Reaktion auf das mechanische Zusammenspiel von M. subscapularis und seinem Ansatz am proximalen Humerus erfolgt möglicherweise in diesem Stadium eine beginnende Vergrößerung des Tuberculum minus. Bei rumpfflexibler Ausgangskonstruktion bleibt in Verbindung mit den

gewinkelten Hinterextremitäten die Wirbelsäule mit höchstem Punkt im Bereich des thoracolumbalen Übergangs aufgewölbt. Da auch die Vorderextremität von Konstruktionsniveau 2 ausgehend von einer gedrungenen Vorläuferkonstruktion die kritische Länge von 40% der Körperlänge unterschreitet (vgl. 6.2.1), ist hier ebenfalls eine Aufwölbung des Rumpfes ähnlich der *Lutrinae* und *Mustela* zu erwarten. In diesem Zusammenhang wird das Becken wie bei den rumpfflexiblen Konstruktionen in etwa 28° zur Senkrechten gestellt. Das Os ilium reduziert sich weiter in seiner Länge und entspricht nun etwa 43° der gesamten Beckenlänge. Das erhöht die Flexion des Lumbalbereichs erheblich, wodurch das Tier beim Schwimmen an Beweglichkeit gewinnt. Während der Landlokomotion wird der Lendenbereich durch synchrone Kontraktion der *Mm. iliocostales lumborum* gemeinsam mit den Bauchmuskeln weitgehend versteift. In der Manus kommt es zu weiteren Verlängerungen der Metacarpalia I und II, der Phalanges proximales I-V, der Phalanges media II und III und der Phalanx distalis I. Der längste Finger ist vermutlich noch Digitus II. In der Manus bleibt der Digitalbogen bis zur Endkonstruktion erhalten. Im Pes umfasst die Verlängerung alle Metatarsalia, die Phalanges proximales et mediales und die Phalanx distalis I. Der längste Zeh in Evolutionsniveau 2 ist vermutlich Digitus V. Dies entspricht der Konstellation im Pes von *Enhydra* und ist ein Charakteristikum, welches bei keinem anderen rezenten Mammalia vorkommt und das Gehen an Land „etwas unbeholfen wirken lässt“ (TUOMI 2001, S. 964). Die Anordnung der Fußknochen gemeinsam mit einer allgemeinen Verlängerung des Pes und einem verkürzten Os femoris verhindert ein cranicaudales Abrollen des Fußes bei der Landlokomotion. Der Digitalbogen geht verloren. Der Pes muss vor dem Abheben und der Führung in die Bewegungsrichtung nach lateral ausgedreht werden oder wird an Land generell in craniolateraler Position gehalten. Da rezente *Phocinae* eine immobile Fibula haben und diese Rotationsbewegungen in Unterschenkel und Fußgelenk verhindert, würde eine Verknöcherung des proximalen Tibiofibulargelenks den Pes in dieselbe Ausrichtung wie das Femur zwingen. Dies spricht für letztere Annahme. Im Wasser führt ein fehlender Digitalbogen zu einem flacheren Autopodium und einer längeren Antriebsfläche. Schwimmen und Tauchen erfolgt nun überwiegend durch Ruderbewegungen der deutlich längeren Hinterextremitäten mit ihren großen Verdrängungsflächen, die Vorderextremitäten übernehmen gemeinsam mit Flexionen des Lendenbereichs die Steuerung. Kontralaterale Bewegungen des Lendenbereichs werden noch nicht eingesetzt. Um Aufenthalte und Tauchgänge im Wasser zu verlängern, die Tauchtiefe aber nicht einzuschränken, ist eine effektive Körperisolierung notwendig. Diese erfolgt über eine noch dünne Blubberschicht, welche zusätzlich den Auftrieb verbessert und so Energie einspart. Außerdem erhöht der Blubber die Stromlinienform. Dies kommt insbesondere dann zur Geltung, wenn bereits Teile der Extremitäten in die Körperkontur eingefasst werden. Das hat wiederum Konsequenzen auf die Schrittlänge bei der Landlokomotion, was wiederum für

eine Aufwölbung des Rumpfes spricht. Beginnender Einschluss der Vorderextremitäten reduziert zwar deren funktionelle Länge, stabilisiert andererseits aber ihre laterale Haltung beim Steuern während des Schwimmens. Die abduzierte Haltung der Vorderextremität steht in Korrelation mit der Verschmelzung der Tuberositas deltoidea mit der Crista tuberculi majoris zu einer Vorstufe der Crista deltopectoralis am Humerus. Der Ansatz des M. pectoralis erweitert sich dadurch weiter nach distal am Humerus auf Höhe des Ansatzes des M. deltoideus. Folglich werden die Hebelwirkungen der Mm. pectoralis et deltoideus erhöht, wodurch im Schultergelenk stärkere Ab- und Adduktions- sowie Rotationsbewegungen möglich sind. Erstere sind für die Haltung der Extremität während der Landlokomotion von Nutzen, letztere für die Steuerbewegungen während des Schwimmens.



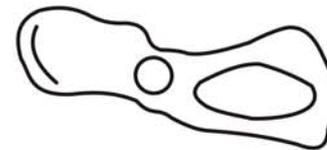
Scapula



Humerus



Manus



Pelvis



Pes

Abbildung 7-24: Zweite Evolutionsstufe der Phocinae, Phg2 ausgehend von einer gedrungenen Ausgangskonstruktion, Phr2 ausgehend von einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion, hypothetische Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes

Bei der Entwicklung zu Konstruktionsniveau 3 (Abbildung 7-27) erfahren Humerus und Femur weitere Längenreduktionen. Durch das kürzere Os femoris wird auch die Länge der Mm. vastus et rectus femoris verringert, wodurch deren Funktion als Unterschenkelstrecker mehr Kraft und weniger Schnelligkeit zukommt (TARASOFF 1972b). Ausgehend von einer gedrungeneren Ausgangskonstruktion werden auch die beiden Ossa radii in ihrer Länge reduziert, bei einer rumpfflexiblen Konstruktion die Tibiae verlängert. Das führt zu einem weiteren Längenunterschied zwischen Vorder- und Hinterextremität von etwa 30-35%. Die Hinterextremität wird in Hüft- und Kniegelenk gewinkelt, um den Körperschwerpunkt nicht zu weit nach cranial zu verlagern. Um trotz kurzer Vorderextremitäten das laterale Gleichgewicht aufrecht zu erhalten, werden Humerus aber auch Femur verglichen zu den vorherigen Konstruktionen in vermehrter Abduktion gehalten. In der Hinterextremität wird aufgrund der immobilen Fibula auch der Pes in die gleiche craniolaterale Ausrichtung gezwungen wie das Femur. Tendenziell könnte es durch die abgespreizten Stylopodien zu einem reptilienartigen Spreizgang kommen. Allerdings ist eine dorsale Aufwölbung des Körpers über eine Ventralflexion bei der Landlokomotion wie bei den rezenten rumpfflexiblen Mammalia wahrscheinlicher (vgl. Konstruktionsniveau 2). An der Ventralflexion ist neben den Mm. rectus et obliqui abdomini möglicherweise auch schon der M. pectoralis profundus beteiligt. Nach Untersuchungen am toten Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) können Muskelfasern vom Xiphisternum in die Linea alba ausstrahlen und dann über die Intersectiones transversii des M. rectus abdominis zum Lateralrand der Rectusscheide ziehen und schließlich an den Ossa ilii ansetzen (Abbildung 7-25).

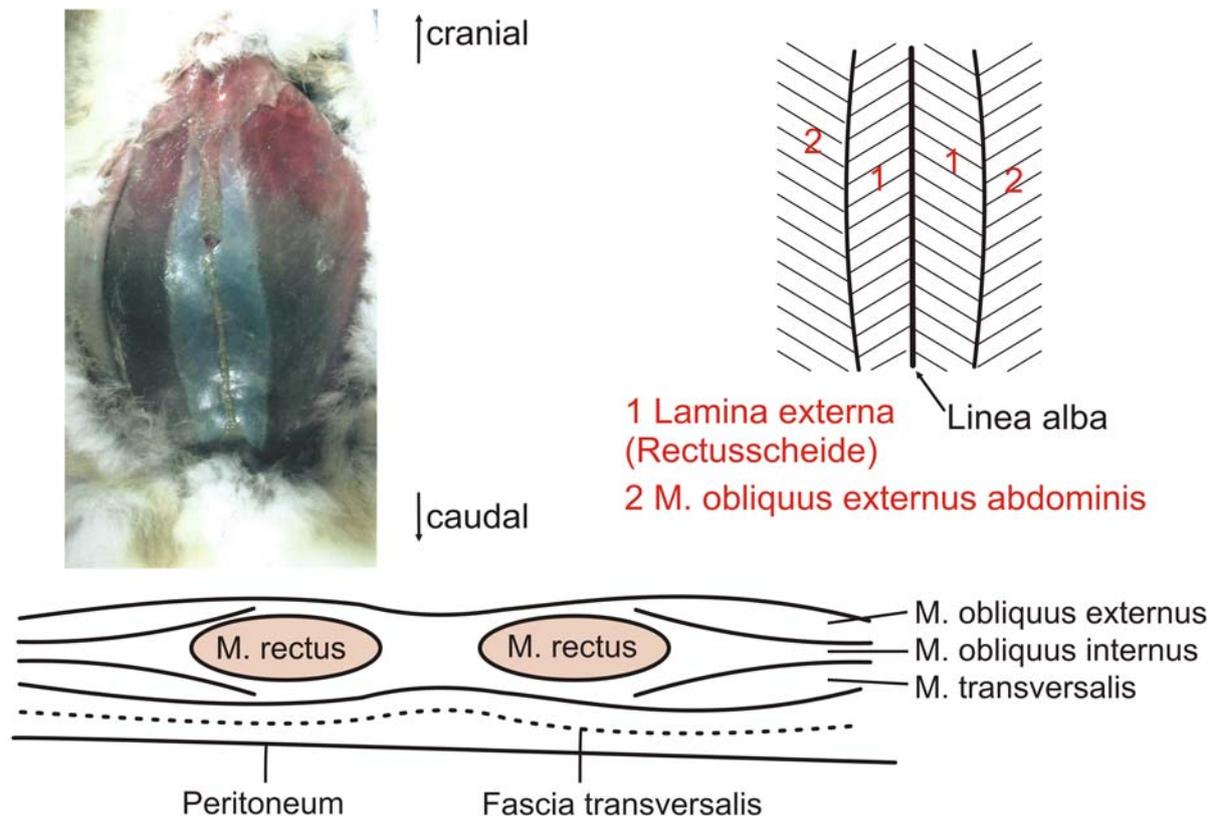


Abbildung 7-25: Bauchmuskeln eines Kaninchens, um die caudale Verlagerung der Ansätze des M. pectoralis profundus bei den Phocinae zu verstehen. Durch Ausstrahlung von Muskelfasern vom Xiphisternum in die Linea alba und über die Intersectiones transversii des M. rectus abdominis zum Lateralrand der Rectusscheide ist ein Ansatz an den Ossa ilii möglich.

Im Fall einer Ventralflexion ist ein Spreizgang zur Gleichgewichtserhaltung nicht notwendig, eine laterale Auswärtsdrehung insbesondere der verlängerten Pedes dagegen schon. Doch auch die Manus erfordern aufgrund der Längenanordnung ihrer knöchernen Elemente eine Ausdrehung nach cranio-lateral, was zudem die Aufrechterhaltung der lateralen Stabilität im cranialen Rumpfbereich bewirkt. Die Metacarpalia I und II, die Phalanges proximales I-V, die Phalanges mediales II und III sowie die Phalanx distalis I werden weiter verlängert. Digitus I wird zum längsten Finger, hin zu Digitus V nimmt die Digitallänge ab, was der Flosse eine schräge Kante verleiht. Eine schräge Flossenkante ermöglicht eine gleichmäßige Druckverteilung über die Flosse, reduziert das Drehmoment und erfordert einen geringeren Kraftaufwand zur stabilen Flossenführung. Die Konfiguration der phocinen Hand ist in diesem Stadium beinahe erreicht. Durch Auswärtsdrehung hemmen sich Vorder- und Hinterextremitäten bei der Fortbewegung trotz des kurzen Abstands zueinander nicht gegenseitig. Vermutlich halten die Mm. gracilis, semitendinosus et semimembranosus Ober- und Unterschenkel in schwach flexierter Position zueinander. Da der Ansatz dieser Muskeln jedoch noch nicht der Breite in der Zielkonstruktion entspricht, ist vermutlich keine starke Fixierung in flexierter Position vorhanden, allerdings auch keine komplette Streckung mehr

möglich. Dies wird durch den beginnenden Einschluss der Extremität in die Körperkontur weiter verstärkt. Durch die gewinkelte Extremitätenhaltung würde eine Aufwölbung des langen Rumpfes den Kontakt der Plantarfläche mit dem Boden bei der Landlokomotion erleichtern. Die Beckenstellung bleibt vermutlich bei etwa 28° zur Senkrechten, die Wirbelsäule während der Landlokomotion hoch aufgewölbt. Die Proportionen am Becken verändern sich weiter. Wie bei den rezenten Phocinae entspricht das Ilium nur noch etwa 35% der gesamten Beckenlänge. Das erhöht die Beweglichkeit im Lendenbereich für Steuerbewegungen (Wenden) während des Tauchens, reduziert gleichzeitig aber gemeinsam mit den abduzierten und flexierten Hinterextremitäten den Druck auf die Organe des Bauchraums bei der Landlokomotion mit aufgewölbtem Rücken. Betreffs der Landlokomotion ist außerdem eine Verschiebung des höchsten Punktes der Wirbelsäule vom thoracolumbalen Übergang nach caudal möglich. Wie bereits in Konstruktionsniveau 2 wird der Lendenbereich während der Landlokomotion durch synchrone Kontraktion der Mm. iliocostalis lumborum weitgehend gegen laterale Abweichungen versteift. Im Pes werden weiterhin die Metatarsalia I und II, die Phalanges proximales I-V, die Phalanges mediales II-V und die Phalanx distalis I verlängert. Digitus I und V sind die längsten Zehen und enden distal etwa auf gleicher Höhe. Die Längen der einzelnen Digiti entsprechen in etwa denen der rezenten Phocinae und weisen die Form einer homozerken Caudalflosse auf. Besonders durch Abduktion der Digiti entsteht hier eine große Spannweite zur Umlenkung von Strömungsverwirbelungen beim Schwimmen (EBEL 2014b). Möglich ist dies aber nur bei einer Bewegung der Hinterflossen in der Horizontalen, d.h. einem Ruderantrieb. Die Plantarflächen der Pedes stehen dabei schräg bis senkrecht zur Bewegungsrichtung, fast wie sie es bei den rezenten Phocinae während des Schwimmens tun. Der Ablauf der Ruderbewegung ist möglicherweise ähnlich dem alternierenden Antrieb von *Enhydra*. „The leg is drawn forward so that the knee is close to the body and at the same time the foot is held with the toes close together and the webs folded. On the backward thrust the toes extend out so that the web is stretched to its full breadth, thus offering a larger surface in resistance to the water. The backward kick may be lateral or lateroventral. (FISHER 1939, S. 31-32)“. Am Antriebsschlag (backward kick) sind die durch das kurze Os femoris stärkeren Unterschenkelstrecker beteiligt (vgl. auch Abbildung 7-39). In der Evolution von Manus und Pes erfahren die Metapodalia und Phalangen besonders in Digitus manus I und den Digiti pedis I und V neben der Verlängerung auch eine Verdickung. Die Verstärkung von Digitus manus I und der Digiti pedis I und V lässt sich dadurch erklären, dass sie beim Schwimmen die Führungs- bzw. Anströmkanten der Flossen bilden. Diese müssen während Antriebs- und Steuerbewegungen großem Druck widerstehen. Eine verdickte, abgerundete Führungskante verhindert dabei einen Strömungsabriss und das Zusammenbrechen des Auf- und Vortriebs.

Als positive Auftriebskomponente während Gleit- und Ruhephasen kommt in dieser Evolutionsphase ein dickerer Blubber zum Einsatz (Abbildung 7-26). Er erhöht außerdem in Verbindung mit den teilweise in die Körperkontur eingeschlossenen Extremitäten die Stromlinienform des Körpers und ermöglicht als nicht kompressibler Isolator längere Aufenthalte im Wasser, ohne die Tauchtiefe zu beeinflussen.

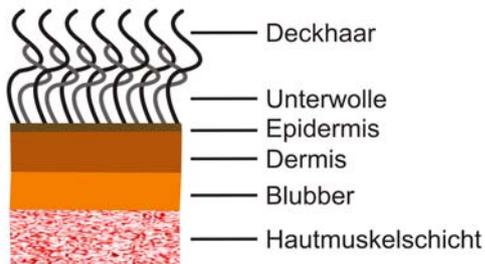


Abbildung 7-26: Hypothetischer Querschnitt durch die Haut von Konstruktionsniveau 3 der Phocinae

Der Körperbau, durch den die Lokomotion an Land wie beschrieben energetisch sehr aufwändig ist, spricht für einen vermehrten Aufenthalt des Tieres im Wasser. In diesem Zusammenhang lässt sich eine zusätzlich zur Längenreduktion beginnende mediolaterale Abflachung der Langknochen begründen. Diese Abflachung spiegelt sich vermutlich durch die damit zusammenhängende Verteilung und Proportion der Muskeln auch in der äußeren Form der Extremität wider. Eine flachere und breitere Extremität erhöht die Verdrängung des Wassers beim Antriebsschlag durch Anstellen der breiten Seite senkrecht zur Bewegungsrichtung. Wird die Extremität am Ende des Antriebsschlags rotiert, erzeugt die schmale Seite der Extremität dagegen einen geringeren Widerstand beim Rückstellschlag. Abflachung der Finger- und Fußknochen hängt mit der Ausbildung von Schwimmhäuten zusammen (RYBCZYNSKI *et al.* 2009), einem Schritt, der sehr wahrscheinlich bereits in einem früheren Evolutionsstadium stattfand.

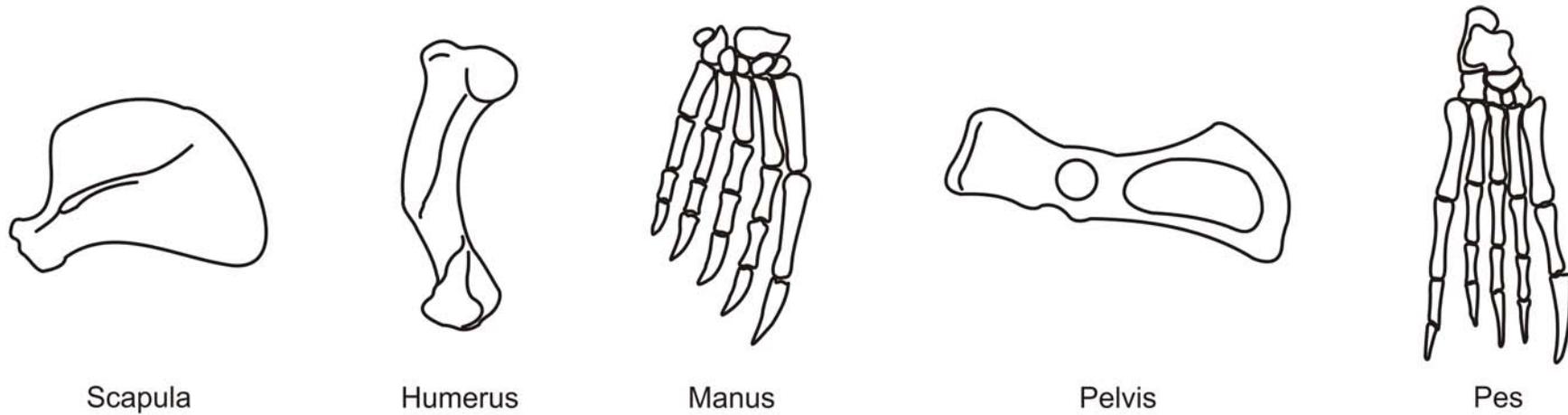
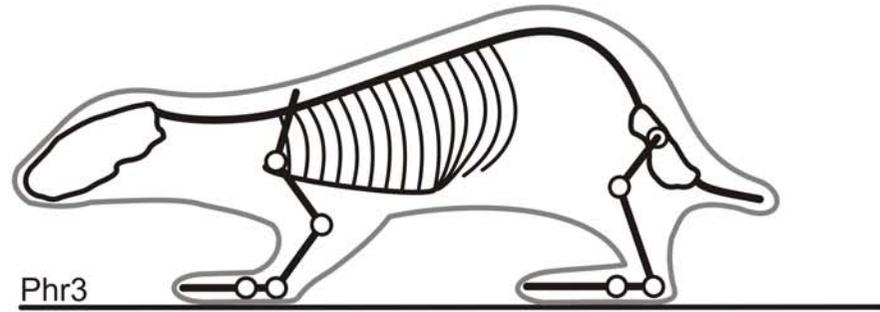
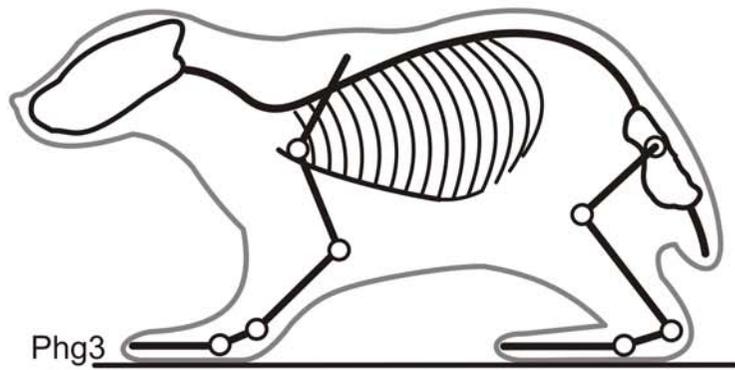


Abbildung 7-27: Dritte Evolutionsstufe der Phocinae, Phg3 ausgehend von einer gedrungenen Ausgangskonstruktion, Phr3 ausgehend von einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion, hypothetische Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes

In Konstruktionsniveau 4 (Abbildung 7-33) erfolgt weitere Längenreduktion der Ossa humeri et femoris und je nach Ausgangskonstruktion Verlängerung der Tibiae respektive Reduktion der Ossa radii. Die Hinterextremität erreicht dadurch eine Länge von um die 140% der Vorderextremität und wird stark gewinkelt (Anhang 25). Um für diese Winkelung möglichst wenig Kraft und Energie aufzuwenden, sind die Ansätze der Mm. gracilis, semimembranosus und semitendinosus am Crus nach distal verbreitert (Abbildung 7-28). Das zieht den Unterschenkel näher ans Becken und fixiert das Kniegelenk in Flexion. Bei gestrecktem Rumpf wie beispielsweise während des Schwimmens ist der Unterschenkel damit in der Horizontalen festgestellt. Die Pedes befinden sich dadurch am caudalen Ende des Körpers in etwa in einer Linie mit der Körperlängsachse. Insbesondere mit dem Einschluss der Hinterextremität bis nahezu zu den Fußgelenken in Verbindung mit einer entstehenden Cruralverbindung, ist ein Ruderschlag über die Extremitäten nicht mehr möglich.

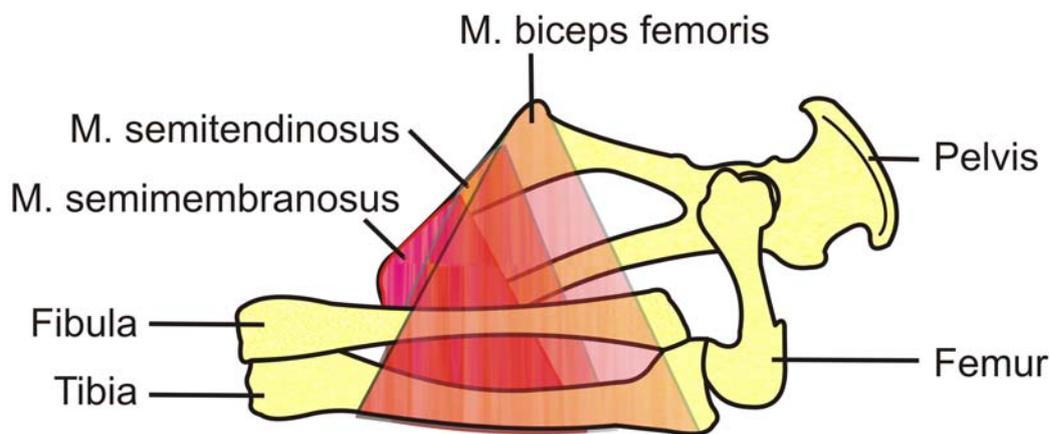


Abbildung 7-28: Ischiocruralmuskulatur in der phocinen Endkonstruktion. Die Mm. semimembranosus, semitendinosus et biceps femoris fixieren das Crus in der Körperlängsachse mit flexiertem Knie.

Die Pedes müssen nun passiv über laterale Oszillation der Lendenregion bewegt werden, da ansonsten kein effektiver Vortrieb über die Hinterextremität mehr möglich ist. Vortrieb entsteht über die Druckunterschiede zwischen den kontralateralen Körperseiten, die Pedes agieren als funktionelle Caudalia wie bei thunniformen Schwimmern. Die freiliegenden Bereiche von Unterschenkel und die Fußwurzel erzeugen am Körperende eine Art Schwanzstiel, an dem die „Schwanzflosse“ ansetzt. Da sich der abgeflachte Schwanz rezenter Phocinae optimal in den Winkel zwischen den aneinandergelegten Plantarflächen der Pedes einfügt (HOWELL 1929), wird der „Schwanzstiel“ dorsal geschlossen (Abbildung 7-29). Die Haare an distaler Extremität und Schwanz haben möglicherweise eine widerstands- und turbulenzhemmende Funktion ähnlich der Finlets einiger Fische (NAUEN & LAUDER 2000) oder auch von Riblets (Abbildung 7-30).



Abbildung 7-29: „Schwanzstiel“ einer Phocinae: Schwanz plus beide Hinterflossen, *Phoca*, OV

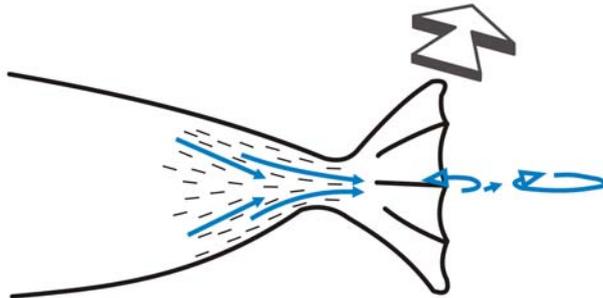


Abbildung 7-30: mögliche Funktion der Haare im caudalen Rumpfbereich der Phocinae. Die Strömung zur Mitte der Flossen gibt einen zusätzlichen Impuls auf den am Körperende gebildeten Wirbel, in Anlehnung an NAUEN & LAUDER (2000).

Möglicherweise wird während des Schwimmens die adduzierte Flosse mit ihrer Plantarfläche bereits an die Plantarfläche der senkrecht stehenden, abduzierten Flosse angelegt. Dadurch wird die abduzierte, Vortrieb erzeugende Flosse gegen den Wasserwiderstand verstärkt und die Strömung mithilfe der entstehenden Aufwölbung über die verstärkten Außenkanten gelenkt. Die Lendenregion ist insbesondere infolge der Verkürzung der *Ossa ilii* sehr beweglich, Vorbedingung für die Lateraloszillation. Auch Erweiterungen der Intervertebralräume im Lendenwirbelbereich spielen eine wichtige Rolle für die Beweglichkeit. Zusätzlich zur Längenreduktion verbessert eine Abwinklung der *Ossa ilii* nach lateral die Effektivität der Lateraloszillation. Dieser Schritt muss jedoch noch nicht in diesem Evolutionsniveau stattfinden. In der phocinen Zielkonstruktion beträgt der Winkel der *Ossa ilii* zur Beckenlängsachse bis zu 65° (TARASOFF 1972a). Die Abwinklung vergrößert die Ansatzwinkel der *Mm. iliocostalis lumborum* an der *Crista iliaca*, die dadurch mehr Kraft entwickeln können als in den vorherigen Konstruktionen (Kapitel 4.2.2, Abbildung 4-38). Alternierende Kontraktion dieser Muskeln erzeugt die für die Lendenoszillation notwendigen lateralen und kontralateralen Flexionen des Lendenbereichs. Beteiligt sind eventuell auch weitere alternierend kontrahierte Muskeln wie die *Mm. obliqui*, das Epaxialsystem und der *M. iliopsoas*. Die *Digiti pedis* entsprechen in ihrer Anordnung und Länge nahezu denen der Zielkonstruktion. Im Fußgelenk ist jedoch noch eine Dorsalflexion möglich, so dass sich das

Tier durch Ventralflexion der Wirbelsäule mit den Hinterextremitäten vom Untergrund abdrücken kann (Abbildung 7-31).

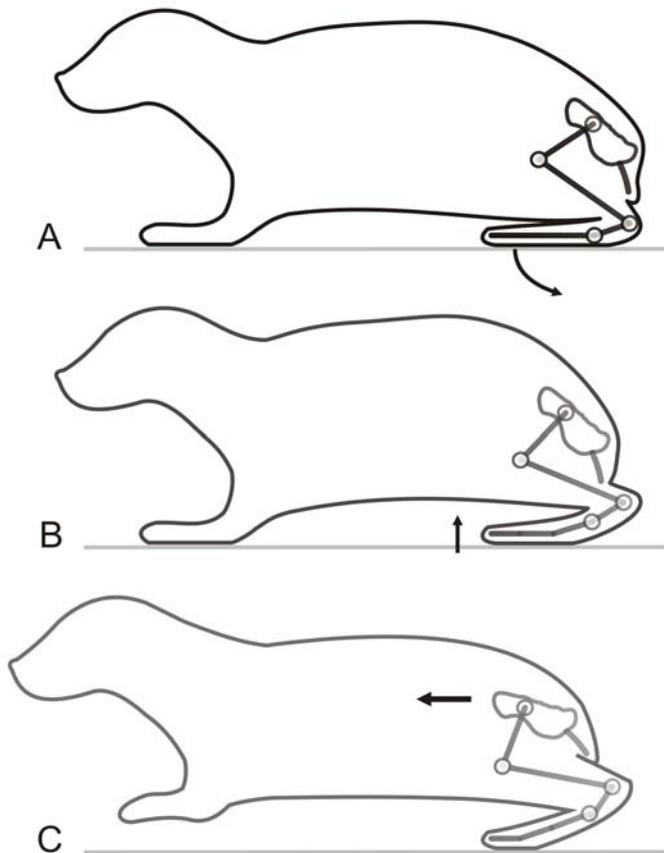


Abbildung 7-31: Abdruckbewegung der Hinterextremitäten durch Dorsalflexion. A) Druck gegen das Substrat hebt die Hinterextremität durch eine Abrollbewegung vom Untergrund ab. B) Der Rumpf wird ventral flexiert, der Bauch abgehoben. C) Weitere Schuberzeugung und Rumpfstreckung bewegt das Tier vorwärts, die Vorderextremitäten drücken den anterioren Rumpf zusätzlich ab. Hierbei handelt es sich um eine Vorstufe der Dorsoventralundulation, bei der jedoch die Hinterextremitäten als Anker agieren.

Die Manus erreicht in Konstruktionsniveau 4 vermutlich die typisch phocine Form, wird beim Schwimmen und Tauchen teilweise in Zusammenarbeit mit dem Rumpf zum Steuern eingesetzt und während der geradlinigen Schwimmbewegung an den Körper angelegt. Die Vorderextremitäten liegen vor der maximalen Körperdicke und haben nur einen geringen Strömungseinfluss (ORTHMANN 2000). Bei *Phoca* liegt die maximale Dicke des umströmten Körpers bei etwa 40-50% der Körperlänge und ermöglicht im anterior davon gelegenen Bereich eine laminare, eng anliegende Strömung (ORTHMANN 2000). Diese Dicke wird teilweise durch den Blubber erreicht, welche den Rumpf umschließt. Auch für Konstruktionsniveau 4 sind bereits ähnliche Körperproportionen wie in der Zielkonstruktion anzunehmen, der Blubber ist wahrscheinlich noch nicht im gleichen Maße ausgeprägt. Da die Vorderextremität nur 26-29% der Körperlänge ausmacht, ist sie möglicherweise zu kurz,

um den Rumpf im anterioren Bereich für einen Stemmgang vom Untergrund abzudrücken. In diesem Fall spielt der Blubber nicht nur für die Körperisolation und Stromlinienform im Wasser eine Rolle, sondern auch bei der Landlokomotion. Hier übernimmt er wie in der Zielkonstruktion gemeinsam mit der ventralen Muskulatur, insbesondere dem *M. pectoralis profundus* und dem *M. rectus abdominis*, die Stoßdämpferfunktion besonders der Vorderextremitäten. Der *M. pectoralis profundus* zieht entlang dem lateralen Blatt der Rectusscheide bis nahezu zum Ilium und unterstützt die Ventralflexion des Rumpfes. Außerdem ist er gemeinsam mit dem *M. latissimus dorsi* an den rhythmischen lateralen Schwimmbewegungen des Lumbalbereichs beteiligt (HOWELL 1929). Der Verlust ihrer Rolle als Abfangeinrichtung erlaubt den Vorderextremitäten trotzdem, den Körper cranialwärts zu ziehen. Dies erklärt, warum sich das Adduktoren- und Retraktorensystem der Vorderextremität der Phocinae wie auch das Vorhandensein langer Krallen im Laufe der Evolution nicht verändern musste. In diesem frühen Stadium der spannerrauenartigen Fortbewegung werden die Vorderextremitäten vermutlich gleichzeitig mit einer Wurfbewegung des Thorax nach cranial bewegt und dienen dann als Rückgleitanker, während der Körper nachgezogen wird. Durch die noch mögliche Dorsalflexion der Fußgelenke und ebenfalls langen Krallen wie in der Manus können die Pedes zum Verankern im Untergrund eingesetzt werden und den Körper zu Beginn der Dorsoventralundulation vorwärtskatapultieren oder auf glatten Flächen (z.B. Eis) vorwärtsschieben. Ein wichtiger Muskel für Zugbewegungen der Vorderextremität ist der *M. subscapularis*, der an dem bereits vergrößerten Tuberculum minus ansetzt. Gemeinsam mit dem *M. subscapularis* verläuft auch der als dessen Abkömmling geltende *M. teres major* zum proximalen Humerus (MCMINN 1994). Auch er spielt bei Zugbewegungen mit den Vorderextremitäten eine große Rolle. Im Zusammenhang mit der Vergrößerung und funktionellen Bedeutung des *M. teres major* für die Fortbewegung bildet sich die Fossa teres major als Ursprungsfläche an der Fascia lateralis der Scapula. Desweiteren ist auch der *M. pectoralis* an Zugbewegungen beteiligt. Er setzt breit craniomedial an der Crista deltopectoralis des Humerus an und kann dadurch große Kraft aufbringen. Zunächst im Zusammenhang mit der abduziert gehaltenen Extremität entstanden, wandelt sich also nun die Funktion der Crista deltopectoralis. Da der *M. pectoralis* außerdem wie bereits erwähnt durch alternierende, kontralaterale Kontraktion an der Lumbaloszillation beteiligt ist, übernimmt die Crista deltopectoralis zusätzlich die Funktion als statischer Hebelpunkt bei immobilisierten Humeri während des Schwimmens (Abbildung 7-32). Die Immobilisierung erfolgt durch die an der Lateralseite der Crista ansetzenden *Mm. omotransversarius* et *trapezius* (HOWELL 1929).

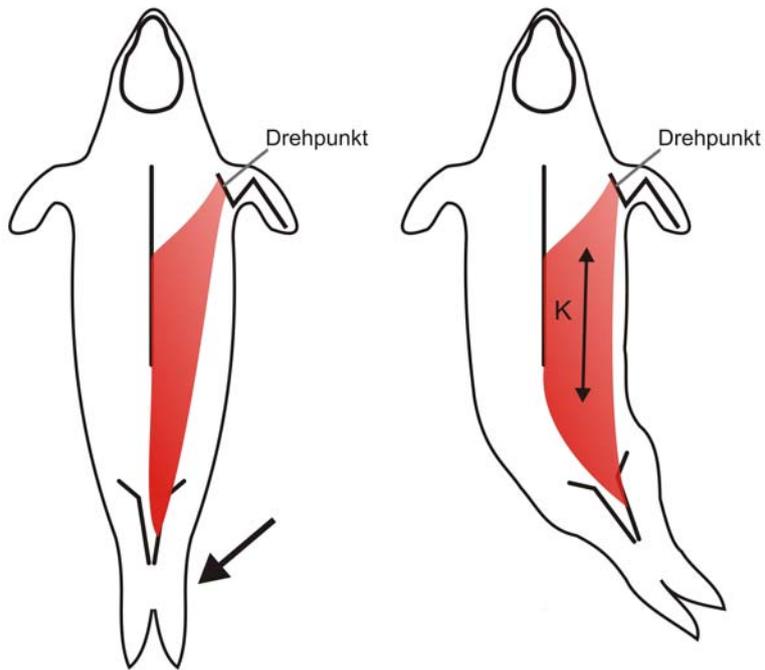
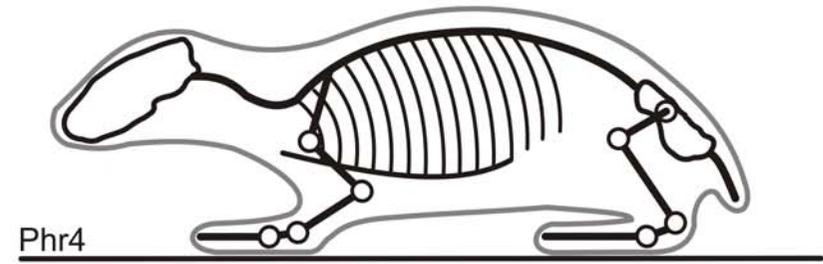
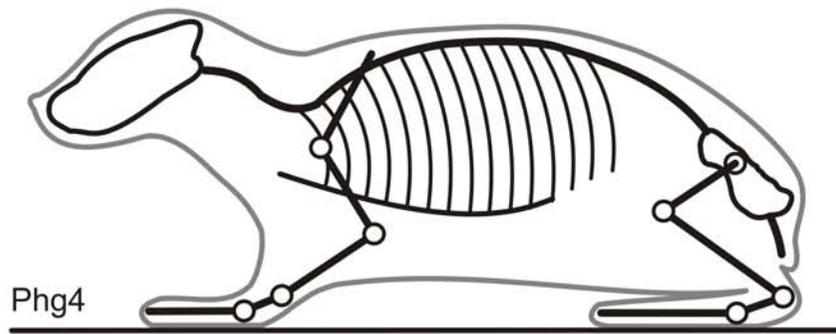


Abbildung 7-32: Funktion der Crista deltopectoralis als statischer Hebelpunkt (Drehpunkt) bei der Lateraloszillation der Phocinae im Wasser. Dorsalansicht. Unilaterale Kontraktion (K) des M. pectoralis profundus (rot) führt zur Lateralflexion. Die Bewegung verläuft gegen den Wasserwiderstand (Pfeil). Da die Kraft (Muskel) zwischen Drehpunkt (Crista deltopectoralis) und Last (Wasserwiderstand) liegt, wird nach dem Hebelgesetz das caudale Körperende nach lateral beschleunigt.



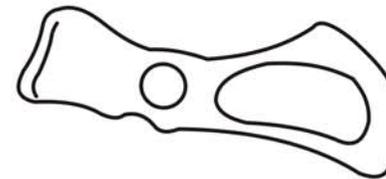
Scapula



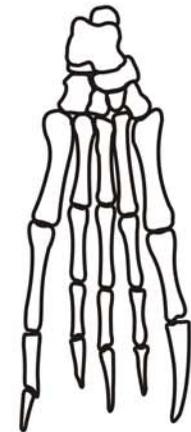
Humerus



Manus



Pelvis



Pes

Abbildung 7-33: Vierte Evolutionsstufe der Phocinae, Phg4 ausgehend von einer gedrungenen Ausgangskonstruktion, Phr4 ausgehend von einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion, hypothetische Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes

Neben weiterer Längenänderung der Extremitätenabschnitte ist die wohl wichtigste Änderung zur phocinen Zielkonstruktion (Abbildung 7-34) die Bildung eines Processus am dorsalen Ende des Talus. Über einen Sulcus an diesem Processus wird die Sehne des M. flexor hallucis longus geleitet. Da sich an der Sehnenlänge nichts ändert, verhindert der Sehnenpfad des M. flexor hallucis longus eine Dorsalflexion des Fußgelenks und hemmt gemeinsam mit den Beinadduktoren (Mm. adductores, pectineus et gracilis) und -extensoren (Mm. semimembranosus et semitendinosus) den Einsatz der Hinterextremität an Land. Außerdem werden die Hinterextremitäten während des Schwimmens in einer nach caudal gerichteten Position fixiert, was eine stabile Schwimmlage erzeugt. Beide Hinterflossen bilden zusammen eine funktionelle Schwanzflosse, die nun steife, nach caudal gerichtete Fußwurzel entspricht dem Schwanzstiel schnell schwimmender Fische. Da weiterhin beide Pedes bei der Lokomotion eingesetzt werden, wird hier von einem pseudoaxialem Antrieb gesprochen. Die Körpergröße der rezenten Phocinae wird nicht länger durch den Antriebsmodus begrenzt. Der Kraftanstieg für die Vorschuberzeugung erforderte aber stärkere Lendenmuskeln in Verbindung mit einer lateralen Erweiterung der Iliumschaufeln in einem Winkel von bis zu 65° (TARASOFF 1972a). Dies bedeutet, dass die laterale Eversion der Ossa ilii möglicherweise die letzte Änderung in der Evolution der Phocinae darstellt. Die Bewegung der Hinterflossen ist anatomisch stark eingeschränkt. Die Adduktoren der Hinterextremitäten (Mm. adductores, pectineus et gracilis) wie auch die Extensoren der Hüfte (Mm. semimembranosus et semitendinosus) setzen weit distal an der Tibia an, ziehen so das Crus an das Pelvis und verhindern eine Streckung des Kniegelenks (Kapitel 6.2). Hinzu kommt ein Einschluss der Hinterextremität bis zu den Fußgelenken in die Körperkontur, wodurch die Stromlinienform in Verbindung mit einer dicken Blubberschicht optimiert ist. Starke dorsale, ventrale und laterale Bewegungen der Hinterextremitäten sind nur noch in Kombination mit jeweiligen Bewegungen des Körpers möglich, speziell der Lumbalregion. Die Konfiguration der Hinterextremitätenmuskeln bilden eine funktionelle Einheit mit den Axial- und Beckenmuskeln und ermöglichen eine laterale Oszillation mit einem Minimum an Muskelkontrolle. Wie bereits in Konstruktionsniveau 4 erfolgt die Landlokomotion durch vertikale Rumpfbeugung mit anschließender Rumpfstreckung wie bei asymmetrischen Gangarten. Becken und Brust bilden die Auflagepunkte und werden durch die Stoßdämpferfunktion von Blubber und Muskulatur geschützt (Kapitel 6.2). Die Hinterextremitäten verlieren ihre Bedeutung bei der Landlokomotion. Die Vorderextremitäten können den Körper bei seitlichen Rollbewegungen in die Balance zurückstoßen und ihn je nach Untergrund abfangen, werden aber überwiegend für Zugbewegungen eingesetzt. Besonders die Mm. subscapularis et teres major unterstützen den Zug des Körpers über Unebenheiten des Bodens und Wasserkanten. In diesem Zusammenhang überragt das Tuberculum minus proximal deutlich den Caput humeri und die Fossa infraspinata zeigt die

phocidentypische Fossa teres major. Einsatz bei Zugbewegungen der Extremität finden auch die Mm. deltoideus et pectoralis superficialis, die an der 40% der Humeruslänge umfassenden Crista deltopectoralis ansetzen und zudem starke Ab-/ Adduktionsbewegungen sowie Rotationen und Ante-/ Retroversionen des Schultergelenks ermöglichen.

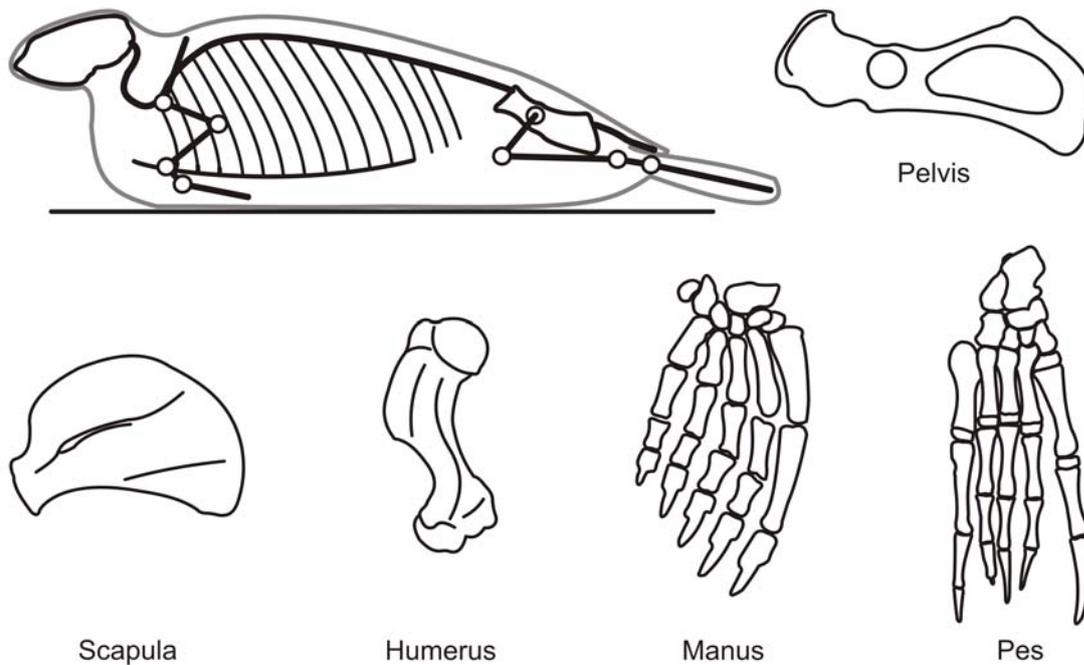


Abbildung 7-34: Phocine Zielkonstruktion und Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes. Durch den nun vorhandenen Processus am Talus lässt sich der Pes nicht mehr ventral flexieren, hat keinen Kontakt zum Boden mehr und wird in Verlängerung zur Körperlängsachse gehalten

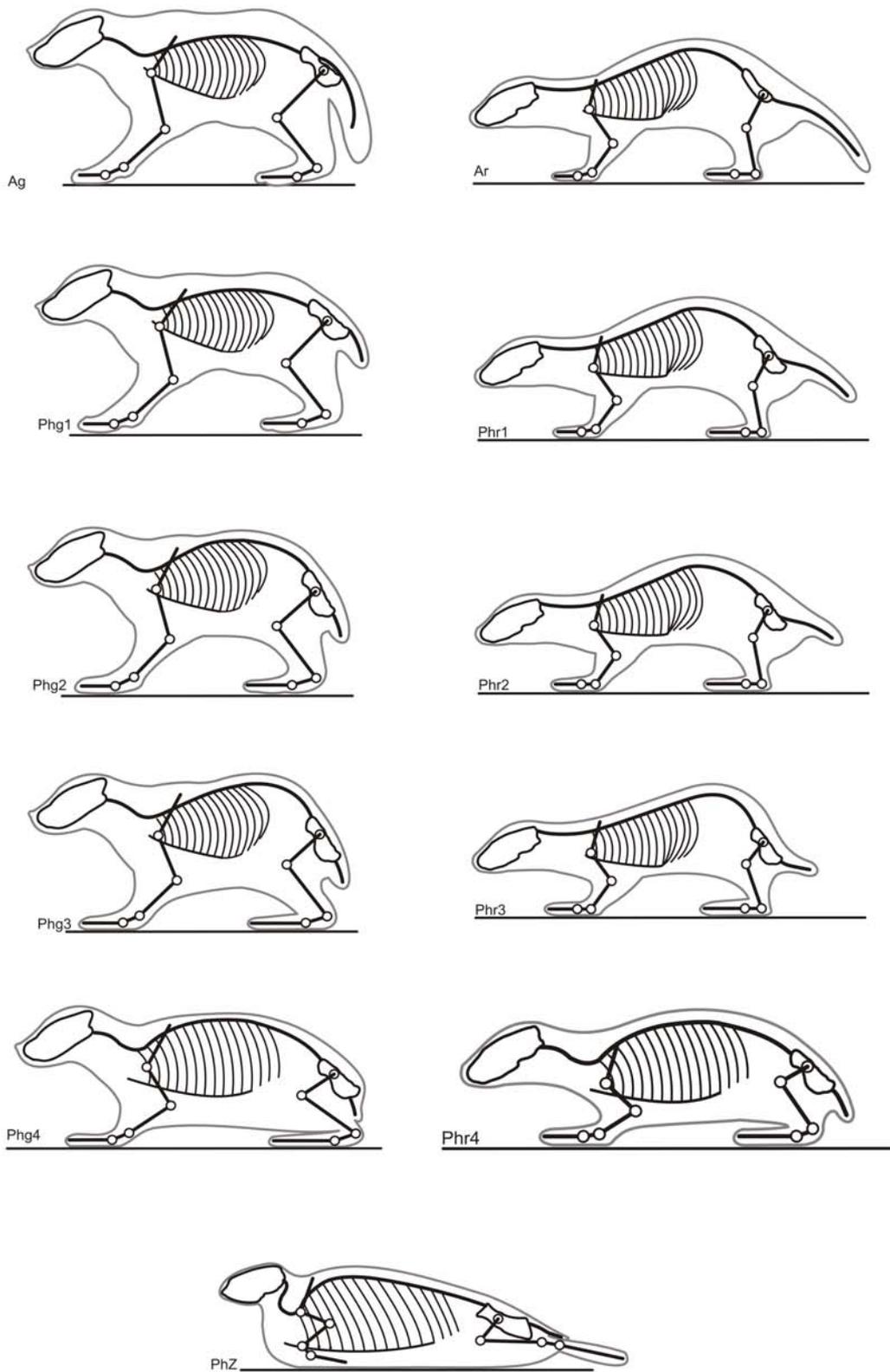


Abbildung 7-35: Übersicht der einzelnen Evolutionsniveaus der Phocinae. Von den Konstruktionsniveaus 4 zur Zielkonstruktion entsteht der Processus am Talus, so dass eine Dorsalflexion der Pedes unmöglich wird und diese nach caudal gestreckt werden.

7.3. Evolution der Monachinae

Für die Monachinae gelten mit hoher Wahrscheinlichkeit dieselben Anforderungen an die Ausgangskonstruktion wie für die Phocinae. Eventuell ist auch der Evolutionsablauf bis zu Konstruktionsniveau 4 mit dem der Phocinae identisch. Hier entsteht die laterale Lendenoszillation zur Wasserlokomotion, welche auch die Monachinae zeigen. Allerdings kommt es bei den Monachinae nicht zur lateralen Eversion der Ossa ilii (King 1983, Wyss 1988). Außerdem wird in Evolutionsniveau 4 der Phocinae die Federfunktion der Extremitäten bei der Landlokomotion durch die ventrale Muskulatur und Blubber übernommen, was das für alle Phocidae typische Verspannungssystem ausmacht (vgl. Kapitel 6.2 und 6.3). Ebenfalls wie die Phocinae zeigen auch die Monachinae einen Processus am Talus, welcher durch den Verlauf der Sehne des *M. flexor hallucis longus* an der Verspannung der Hinterextremität beteiligt und für den Verlust einer Dorsalflexion im Fußgelenk verantwortlich ist. Für die Evolution der Phocinae wurde dieser Schritt erst für die Endkonstruktion vermutet, weshalb diese ebenfalls als Zwischenstufe der monachinen Evolution betrachtet werden könnte. In diesem Fall muss aufgrund von strukturell irreversiblen Veränderungen oder konstruktiven Rückveränderungssperre innerhalb einer kontinuierlichen Transformationsreihe (HERKNER 1999) die laterale Abwinklung der Ossa ilii der Phocinae als letzter Schritt in der Evolution dieser Unterfamilie betrachtet werden. Da die Monachinae deutlich größere Körper aufweisen als ihre Schwestergruppe, ist eine laterale Ausstellung der Ossa ilii nicht notwendig, da längere Muskeln auch einen längeren Hebelarm haben. Je länger der Hebelarm, desto weniger Kraft muss für eine Bewegung aufgebracht werden. Die Entstehung der großen monachinen Arten wie *Mirounga* ist erst dann möglich, nachdem der phocide Antriebsmodus für Land und Wasser feststeht. Im Gegensatz zu den Phocinae zeigen einige Monachinae zur Fortbewegung an Land eine Lateralundulation, welche dem Oszillationsantrieb im Wasser ähnelt. Sehr wahrscheinlich ist der Einsatz einer Lateralundulation an Land an die Entstehung der lateralen Lendenoszillation bei der Wasserlokomotion gekoppelt und entstand erst nach dieser. Unterstützt wird der laterale Undulationsantrieb an Land durch ein alternierendes, nach caudal gerichtetes Abstoßen mit den Vorderextremitäten. Im Gegensatz zu den Phocinae sind diese bei einigen Monachinae länger (Tabelle 1). Die Verlängerung findet überwiegend in der Manus statt, teilweise auch durch knorpelige distale Elemente (*Ommatophoca*, *Hydrurga*; KING 1983) ähnlich der Otariidae. In diesem Zusammenhang kommt es zunächst zu einer Reduktion der fest mit den Endphalangen verbundenen Krallen zu Fingernägeln. Außerdem geht hierdurch der Digitalbogen in der Manus verloren. Auch der Fuß der Monachinae zeigt eine Reduktion der Krallen (WYSS 1988). Obwohl WYSS (1988) annimmt, die Krallen der Phocinae seien ein apomorphes (abgeleitetes) Merkmal, zeigen sehr wahrscheinlich bereits die phociden

Vorläufer Krallen. Damit sind die Monachinae nicht „primitiver“ als die Phocinae, wie es häufig in der Literatur angenommen wird (WYSS 1988, BERTA & SUMICH 1999, ARNASON *et al.* 1995, LENTO *et al.* 1995), sondern gegebenenfalls evolutiv betrachtet sogar jünger.

Für eine gemeinsame Evolution und Schwestergruppenstatus der Phocinae und Monachinae spricht auch die Tatsache, dass sie behaarte Palmar- und Plantarflächen haben (KING 1983). Die Haare durchnässen jedoch im Wasser, spielen demnach keine Rolle bei der Isolation. Die Manus und Pedes haben an Land keine tragende Funktion. Auch hier kommen den Haaren keinen Nutzen bezüglich Isolation oder Rutschschutz zu. Behaarte Fußsohlen findet man rezent nur bei Tieren extrem temperierter Lebensräume wie Wüste (Bsp. Fennek) oder Polarbereich (Bsp. Eisbär) oder solchen aus Lebensräumen mit kalten, schneereichen Wintern, wie *Ailurus* (REID *et al.* 1991) oder *Lynx* (HOMYACK *et al.* 2008). Es ist anzunehmen, dass bereits der terrestrische Vorläufer der Phocidae behaarte Sohlen aufwies, was mit einem Ursprung im subarktischen Bereich korreliert (REPENNING 1976, BARNES *et al.* 1985, FISH 2001).

	Phocinae	Leptonychotes	Ommatophoca
Humerus	12,8% d. KL	10,5-10,6% d. KL	9,6-10,7% d. KL
Radius	12,3% d. KL	10,5-11,4% d. KL	9,6-10,3% d. KL
Manus	17,4 d. KL	16,3-16,7% d. KL	20,1-21,1% d. KL
Femur	11% d. KL	8,1% d. KL	7,6-8,7% d. KL
Tibia	26,6% d. KL	19,5% d. KL	19,7-20,2% d. KL

Tabelle 4: Prozentuale Anteile der Stylo- und Zeugopodien sowie der Manus der Phocinae (*Phoca*, HOWELL 1929) sowie Monachinae (Leptonychotes, Ommatophoca, PIÉRARD 1971, PIÉRARD & BISAILLON 1978) an der Körperlänge (KL = Länge der Cervical-, Thoracal- und Lumbalwirbelsäule).

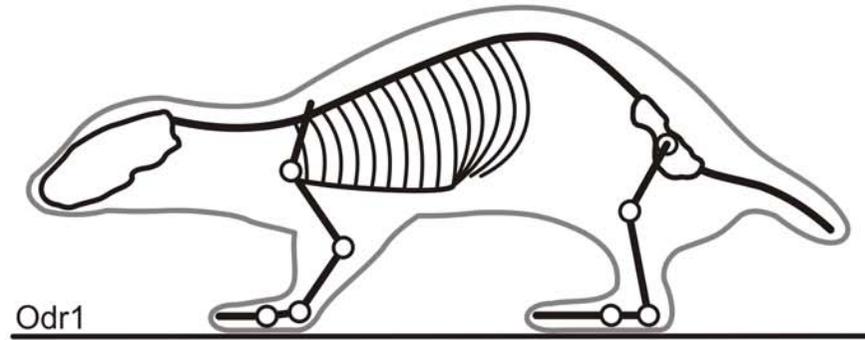
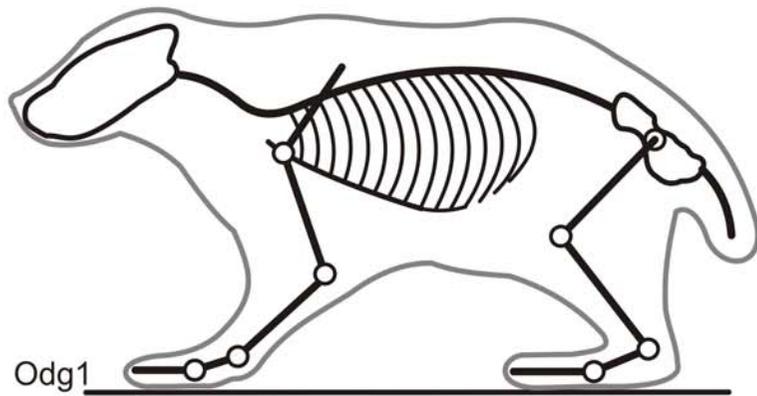
7.4. Evolution von *Odobenus* (Odobenidae)

Bei der Ausgangskonstruktion von *Odobenus* handelt sich es wie bei denen der anderen Gruppen um eine gedrungene oder rumpfflexible Konstruktion mit den in Kap. 5.1 erarbeiteten Grundmerkmalen. Da *Odobenus* im Wasser sowohl einen Vorder- als auch Hinterextremitätenantrieb zeigt, ist für die Ausgangskonstruktion ein quadrupeder Paddelantrieb anzunehmen (Abbildung 7-2). Unabhängig von der Ausgangskonstruktion ist die Fibula mobil (Bsp. Ursidae, Mustelidae außer Melinae, BARNETT & NAPIER 1953). Dies bleibt auch der aktuelle Zustand bei *Odobenus* (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Bei plantigraden Mammalia ermöglicht die mobile Fibula durch Außenrotation gegen die Tibia einen stabilen Gelenkschluss („close-packed-position“ sensu RACKL 2011) bei der Dorsalflexion des Fußes (BARNETT & NAPIER 1953) und bewirkt ein kräftiges Abdrücken des Fußes beim Gehen, Laufen und Springen sowie einen energiesparenden Stand (vgl. 6.2.1).

Ausgehend von einer gedrungenen Konstruktion kommt es in Konstruktionsniveau 1 (Abbildung 7-36) zu einer leichten Längenreduktion der Stylo- und Zeugopodien und somit zu einer Gesamtreduktion der Länge der Vorder- und Hinterextremitäten (Anhang 25). An Land hat die Extremitätenreduktion in diesem Niveau kaum Auswirkung auf die Fortbewegung. Diese erfolgt weiterhin wie in der Ausgangskonstruktion, auch wenn der Körper durch die verkürzten Stylo- und Zeugopodien insgesamt näher zum Boden gebracht wird. Möglicherweise erfolgt eine Änderung von einem Pass- zu einem Kreuzgang, da letzterer stabiler ist (HILDEBRAND 1968; vgl. Diskussion Kapitel 7.2). Ausgehend von einer rumpfflexiblen Konstruktion ist die Reduktion auf die Stylopodien begrenzt, die Zeugopodien werden dagegen verlängert. Diese Änderung hat ebenfalls keine Folgen für die Landlokomotion. Die Positionen von Körper und Extremitäten sowie die Stellung des Pelvis bleiben ausgehend von beiden Ausgangskonstruktionen während der Landlokomotion jeweils erhalten. In der Manus erfolgt eine beginnende Längenangleichung der Digni I und II an Dignus III insbesondere durch Verlängerung der Metacarpalia und Phalanges proximales. Wie bei den Otariidae hat die Längenangleichung der medialen Digni keinen Einfluss auf den Digitalbogen. Dieser bleibt erhalten und behält seine Federwirkung. Die im Vergleich zu den lateralen Metacarpalia längeren Metacarpalia der Medialseite erfordern möglicherweise eine leicht ulnare Ausrichtung der Manus bei der Landlokomotion, um die Abrollbewegung aufrechtzuerhalten. Im Pes werden insbesondere die lateralen Digni durch allgemeine Verlängerung der Metatarsalia und Phalanges proximales et mediae länger. Die Anordnung der Metatarsophalangeal- und Interphalangealgelenke erlauben weiterhin eine Abrollbewegung und Ausrichtung des Fußes nach cranial wie in der Ausgangskonstruktion. Auch in den Pedes bleiben die Digitalbögen noch vorhanden und funktionsfähig. In

Verbindung mit der Ausbildung von Schwimmhäuten aufgrund einer semiaquatischen Lebensweise erfolgt eine dorsovolare Abflachung der Phalangenknochen (RYBCZYNSKI *et al.* 2009).

Die Wasserlokomotion erfolgt weiterhin durch quadrupedes Paddeln. Zum Abtauchen muss jedoch eine Ruderkomponente eingesetzt werden, um den Auftrieb durch die mit Luft gefüllten Lungen und den Lufteinschlüssen im Fell zu überwinden, indem neben Vorschub auch eine Abwärtskraft erzeugt wird (FISH 1996b). Da sowohl Vorder- als auch Hinterextremitäten ambulatorischer Mammalia bei der Landlokomotion in abduzierter Position stehen, weisen beide Extremitätenpaare die notwendigen anatomischen Voraussetzungen auf. Aufgrund der größeren Verdrängungsfläche der Pedes im Vergleich zu den Manus wird die laterale Ruderkomponente vermutlich vorwiegend mit den Hinterextremitäten erzeugt und durch die Vorderextremitäten verstärkt. Da die Fläche der Manus kleiner ist als die des Pes erfordert die Ruderbewegung durch die Vorderextremität in der Horizontalen stärkere Muskeln für die Abduktion. In diesem Zusammenhang lässt sich sowohl eine beginnende Erhabenheit der Tuberositas deltoidea am Humerus für den M. deltoideus sowie eine graduelle Vergrößerung der Fossa supraspinata an der Scapula und des Tuberculum majus am Humerus für den M. supraspinatus erklären. Durch Reduktion des Ilium an der Gesamtlänge des Pelvis von etwa 55% in der Ausgangskonstruktion auf etwa 50% in Konstruktionsniveau 1 wird die Flexibilität im Lendenbereich und damit die Wendigkeit im Wasser zum Beutefang und zur Feindvermeidung erhöht. Für die Landlokomotion hat das verkürzte Ilium in diesem Konstruktionsniveau noch keine Konsequenzen, erhöht bei rumpfflexibler Ausgangskonstruktion möglicherweise aber den Platz für die inneren Organe. Die Beckenposition während des quadrupeden Standes und der Lokomotion bleibt abhängig von der Ausgangskonstruktion bei 45° bzw. 28° zur Senkrechten. Das Fell wird durch hydrophobe Hautabsonderungen wasserabweisend. Dies ist teilweise auch bei terrestrischen Mammalia der Fall, um das Fell beispielsweise trotz Regens trocken zu halten. Auch wenn das Fell durch seine Haarstruktur im Wasser durchnässt wie bei den Eisbären (*Ursus maritimus*), trocknet es durch die hydrophoben Hautabsonderungen an Land schneller und ermöglicht die Aufrechterhaltung der Körperkerntemperatur. Da rezente Walrosse nahezu unbehaart sind, lässt sich über die Haarstruktur und einem damit im Zusammenhang stehenden Lufteinschluss zur Körperisolation und als positive Auftriebskomponente keine konkrete Aussage machen.



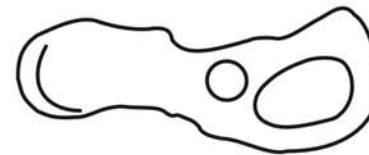
Scapula



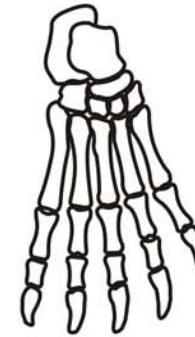
Humerus



Manus



Pelvis



Pes

Abbildung 7-36: Erste Evolutionsstufe der Odobeninae, Odg1 ausgehend von einer gedrungenen Ausgangskonstruktion, Odr1 ausgehend von einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion, hypothetische Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes

Konstruktionsniveau 2 (Abbildung 7-38) zeigt ausgehend von einer gedrungenen Konstruktion weitere Längenreduktion der Stylo- und Zeugopodien, wobei das Femur etwa 80% der Länge der Ausgangskonstruktion entspricht. Ausgehend von einer rumpfflexiblen Konstruktion erfolgt weitere graduelle Reduktion der Stylopodien und Verlängerung der Zeugopodien. Kürzere Extremitäten führen zu kürzeren Hebelarmen der gelenkübergreifenden Muskulatur und erfordern erhöhten Kraftaufwand. Um den Körper trotz verkürzter Extremitäten zu tragen, ist eine Vergrößerung der Muskulatur insbesondere im Schulterbereich (Rotatorenmanschette) notwendig, da die Vorderextremität dem Körperschwerpunkt näher ist als die Hinterextremität. Das Zusammenspiel von Muskulatur und Knochen bewirkt osteologische Änderungen (HO *et al.* 2008). Der zunächst aufgrund der Ruderbewegung größer werdende M. supraspinatus arbeitet bei der Landlokomotion als Teil der Rotatorenmanschette, was eine weitere Vergrößerung der Fossa supraspinata an der Scapula und des Tuberculum majus am Humerus zur Folge hat. Eine Vergrößerung des M. subscapularis als weiterer Teil der Rotatorenmanschette führt zu einer Vergrößerung des Tuberculum minus. Diese steht sehr wahrscheinlich im Zusammenhang mit einer Zunahme der Körpergröße, welche bereits in frühen fossilen Formen der Odobenidae entstanden (Churchill *et al.* 2014). Da die Vorderextremität wie bereits in den ambulatorischen Ausgangskonstruktionen in Abduktion gehalten wird (JENKINS 1971), benötigt auch der M. deltoideus mehr Kraft als in der vorhergehenden Konstruktion, was eine Vergrößerung der Tuberositas deltoidea begründet.

Digitus manus II ist nun am längsten, tendenziell entsteht eine Paddelform mit schräger mediolateraler Kante. Die Anordnung der Articulationes metacarpophalangeae et interphalangeae führt zum Verlust des Digitalbogens und macht eine laterale Auswärtsdrehung der Manus notwendig, um weiterhin Abrollbewegungen zu ermöglichen (Abbildung 7-37). Diese erfolgen nicht mehr in der Körperlängsachse sondern schräg über das Carpalgelenk von lateral nach medial. Die Metacarpalia und Digiti manus werden dabei sowohl in der Hangbein- als auch der Standbeinphase nach lateral gehalten und hyperextendiert (eigene Beobachtung).

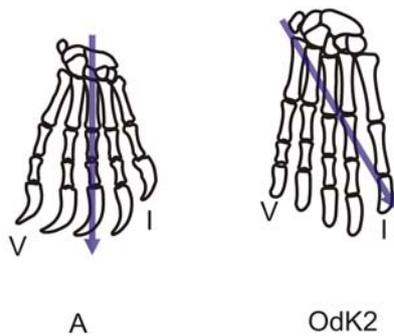
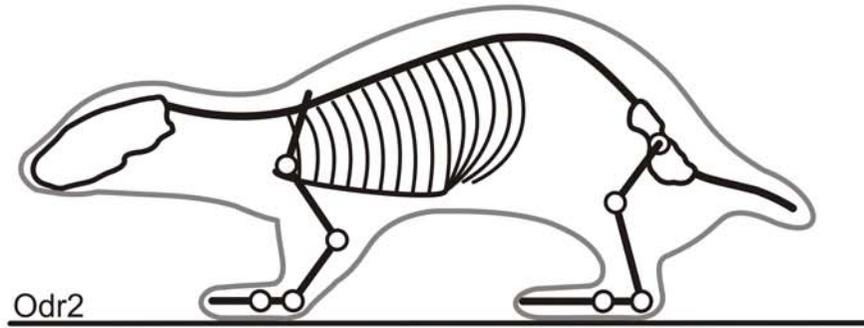
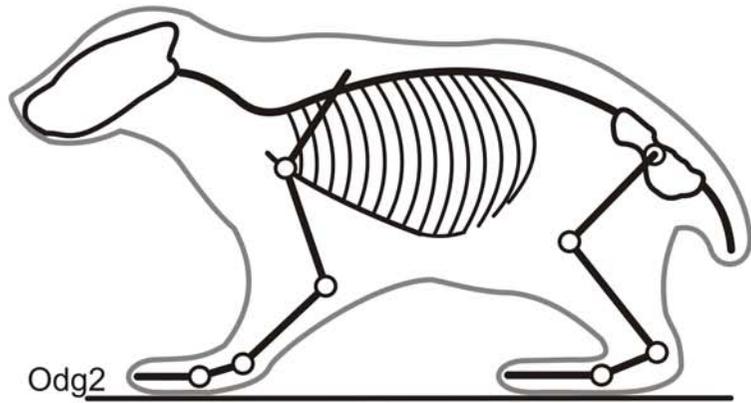


Abbildung 7-37: Richtung des Abrollens der Manus in der Ausgangskonstruktion (A) und Konstruktionsniveau 2 (K2) von *Odobenus*

In den Pedes enden die Digiti II-V etwa auf gleicher Höhe, Digitus I ist der Kürzeste. Die Anordnung der Articulationes metatarsophalangeae et interphalangeae ermöglichen eine Abrollbewegung nach cranial und der Digitalbogen mit seiner Federfunktion bleibt erhalten. Der Fuß selbst zeigt wie die Manus eine beginnende Paddelform. Insgesamt erfolgt eine Verlängerung von Manus und Pes um bis zu 5% respektive 12-22%. Der größere Fuß hat eine größere Antriebsfläche zur Folge, weshalb ein bipeder Antrieb über die Pedes effizienter ist als über die Vorderextremitäten. Trotz des höheren energetischen Aufwands bleiben sowohl der quadrupede Antriebsmodus als auch der bipede Vorderextremitätenantrieb erhalten. Ein quadrupeder Antrieb ermöglicht ein im Vergleich zum bipeden Antrieb schnelles Starten und Bremsen im Wasser (LONG *et al.* 2006). Ein bipeder Antrieb verhindert allgemein mechanische und hydrodynamische Störungen zwischen den Extremitätenpaaren und macht ein Extremitätenpaar für Stabilisierung, Steuerung und gegebenenfalls auch zur Manipulation frei (FISH 1996b). Außerdem reduziert ein bipeder Antrieb den Energieverbrauch der Fortbewegung im Vergleich zu einem quadrupeden Antrieb auf etwa die Hälfte (LONG *et al.* 2006). Ein Hinterextremitätenantrieb ist energetisch günstiger als ein Vorderextremitätenantrieb, da der Wasserstrom entlang des posterioren Körpers durch die Wirbelschleppen der Vortrieb erzeugenden Vorderextremitäten gestört wird (FISH 1993b, FISH & BAUDINETTE 2006). Der Vorderextremitätenantrieb hat aufgrund der Lage der Kontroll- und Antriebsflächen nahe des Körperschwerpunkts im Vergleich zum Hinterextremitätenantrieb eine höhere Manövrierfähigkeit mit gleichzeitigem Stabilitätsverlust zur Folge (FISH *et al.* 2003). Beobachtungen an Lutrinae zeigen, dass die Wahl des Antriebsmodus durch Bewegungsmuster und Wassertiefe bestimmt wird (FISH 1994). Paddeln mit den Hinterextremitäten erfolgt bei geradlinigem Schwimmen, während Vorderextremitätenantrieb eher bei Manövern eingesetzt wird. Ähnliches lässt sich auch für *Odobenus* und die Vorläuferkonstruktionen annehmen. Für schnelles Starten und Stoppen zum Beutefang oder bei der Flucht vor Fressfeinden wird demnach ein quadrupeder Antrieb eingesetzt, für

geradliniges, energiesparendes Schwimmen ein Antrieb über die Hinterextremitäten und ebenfalls zum Beutefang oder anderweitigem Manövrieren ein Vorderextremitätenantrieb. Insbesondere in Verbindung mit der Manövrierfähigkeit ist eine flexible Wirbelsäule von Vorteil, was durch weitere Reduktion des Ilium am Pelvis für den Lendenbereich ermöglicht wird. Die im Rahmen der Landlokomotion nach cranial vergrößerte Tuberositas deltoidea am Humerus verändert in Verbindung mit einer lateralen Ruderkomponente der Vorderextremität den Hebelarm des M. deltoideus, so dass diesem neben der Funktion als Abduktor auch eine Rolle bei der Innenrotation des Oberarms zukommt (GORDON 1983).

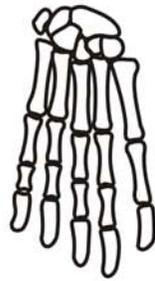
Im Zusammenhang mit einem vermehrten Aufenthalt im Wasser bildet sich eine Fettschicht, die neben der Isolation auch als nicht kompressible Auftriebskomponente dient und tieferes Tauchen ermöglicht, vorausgesetzt das Fell kann aufgrund der Haarstruktur keine Luftschicht halten und durchnässt im Wasser. In ihrer Zusammensetzung weicht die Fettschicht vom Blubber mariner Mammalia ab und ihre Dicke ist vermutlich stark vom Ernährungszustand des Einzeltieres abhängig.



Scapula



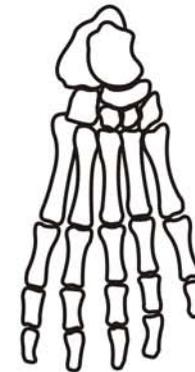
Humerus



Manus



Pelvis



Pes

Abbildung 7-38: Zweite Evolutionsstufe der Odobeninae, Odg2 ausgehend von einer gedrungenen Ausgangskonstruktion, Odr2 ausgehend von einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion, hypothetische Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes

In Konstruktionsniveau 3 (Abbildung 7-41) sind ausgehend von einer gedrungenen Konstruktion Stylo- und Zeugopodien weiter reduziert, bei rumpfflexibler Ausgangskonstruktion erfolgt weitere graduelle Reduktion der Stylopodien und Verlängerung der Zeugopodien. Da nun ausgehend von einer gedrungenen Ausgangskonstruktion die Summe der Länge von Stylo- und Zeugopodien kürzer als 40% der Körperlänge ist (vgl. Kapitel 7.1), erfolgt eine Aufwölbung des Körpers bei der Landlokomotion wie bei rumpfflexiblen Konstruktionen. Im Zusammenhang damit wird auch das Becken wie bei den rumpfflexiblen Konstruktionen $\sim 28^\circ$ zur Senkrechten gestellt. Besonders bei beginnendem Einschluss der Stylo- und Zeugopodien in die Rumpfkantur wird eine Aufwölbung des Körpers notwendig. Durch weitere Reduktion des Iliumanteils am Pelvis auf etwa 45% ist eine Verschiebung des höchsten Punktes des Körpers bei der Landlokomotion vom thoracolumbalen Übergang nach caudal möglich, ohne den Platz der inneren Organe des Bauchraums und deren Funktion einzuschränken. Verstärkte Abduktion der im Vergleich zur gedrungenen Ausgangskonstruktion um fast 30% reduzierten Ossa femoris verringert ebenfalls den Druck auf die Eingeweide bei der Landlokomotion. Durch die abduzierte Haltung der Femora zeigen die Knie nach lateral. Da bei *Odobenus* die mobile Fibula der Ausgangskonstruktion im Gegensatz zu den Otariidae und Phocinae beibehalten wird, nimmt der Pes nicht zwangsläufig dieselbe Ausrichtung wie das Femur an. Leichte Rotationen im Fußgelenk sind möglich. Aufgrund des im Vergleich zur gedrungenen Ausgangskonstruktion um etwa 35% längeren Fußes und der Anordnung der Articulationes interphalangeae ist im Fuß eine craniocaudale Abrollbewegung aber nicht mehr möglich, so dass auch der Fuß leicht nach lateral ausgedreht werden muss. Dabei entsteht wahrscheinlich eine neue Abrollbewegung quer über die Metatarsalia mit anschließender Volarflexion zur Hebelwirkung. In Verbindung mit dieser neuen Abrollrichtung kommt es zum Verlust der Digitalbögen und deren Federfunktion in den Pedes. Der Fuß selbst nimmt immer mehr Paddelform an, wobei die drei lateralen Digi in etwa auf gleicher Höhe enden. In Relation zur Gesamtlänge der Vorderextremität ist die Manus im Vergleich zur Ausgangskonstruktion nur schwach verlängert, zeigt aber ausgehend von Digitus II nach V eine mediolateral schräg verlaufende Flossenkante. Aufgrund der Längenreduktion der Vorderextremität ausgehend von einer gedrungenen Konstruktion wird diese bei der Landlokomotion verstärkt in abduzierter Position gehalten, um die laterale Stabilität aufrecht zu erhalten. Auch die Manus ist wie bereits in Konstruktionsniveau 2 durch die Anordnung der Articulationes metacarpophalangeae et interphalangeae nach lateral ausgedreht. An der Abduktion der Vorderextremität sind die Mm. deltoideus et supraspinatus beteiligt, deren wichtigster Antagonist, der M. pectoralis, die Stützfunktion der Extremität bei der Landlokomotion aufrechterhält. Ein stärkerer Muskel erfordert Änderungen am Knochen. In der Ausgangskonstruktion setzt der M. pectoralis an der Crista tuberculi majoris des Humerus

an. Diese zieht in Konstruktionsniveau 3 aufgrund des erhöhten Kräfteerfordernisses weiter nach distal als in den vorherigen Konstruktionen. Die größeren Muskeln für Ab- und Adduktionen begünstigen starke Ruder- und Steuerbewegungen während des Schwimmens. Diese Ruderbewegungen der Vorderextremitäten lösen den alternierenden Paddelschlag der vorherigen Konstruktionen ab und erfolgen wahrscheinlich ebenfalls alternierend. Während ein synchroner Paddelantrieb mit den Füßen bei Vögeln häufiger zu finden ist (verschiedene Enten, RIBAK *et al.* 2010 oder *Phalacrocorax*, arkive.com), tritt dieser Antriebsmodus bei Mammalia nur als Bestandteil der Dorsoventralundulation bei den Lutrinae auf (FISH 1996b). Dies betrifft die Hinterextremitäten, über mögliches synchrones Paddeln mit den Vorderextremitäten bei Mammalia ist dagegen nichts bekannt. Unabhängig vom Antriebsmodus sind in Konstruktionsniveau 3 die Hinterextremitäten in Verlängerung der Körperlängsachse nach caudal gestreckt und führen zum Antrieb alternierende Ruderschläge in der Horizontalebene aus. Während des Rückstellschlags wird das Hüftgelenk flexiert und nach caudoventral gezogen, das Knie leicht gestreckt, die Digiti pedis sind adduziert. Beim Antriebsschlag erfolgt eine Extension in Hüft- und Flexion im Kniegelenk, die Digiti pedis sind maximal abduziert (Abbildung 7-39). Entscheidend über den Einsatz welchen Extremitätenpaares ist der in Niveau 2 diskutierte Aspekt. Beim Schwimmen ist durch die Reduktion der Ossa ilii die laterale sowie dorsoventrale Beweglichkeit zum Manövrieren erhöht. Während des aquatischen Antriebsmodus über die Hinterextremitäten ist der bewegliche Lendenbereich selbst in der Zielkonstruktion nicht an der Bewegung beteiligt.

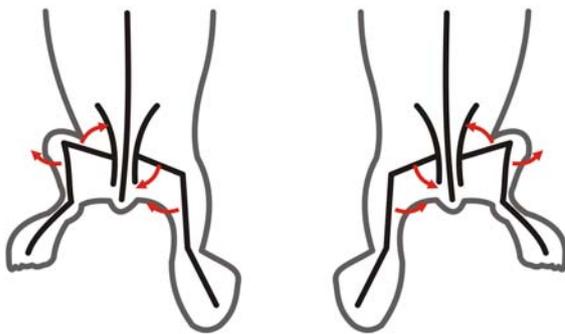


Abbildung 7-39: Rekonstruktion des Hinterextremitätenantriebs des odobeninen Konstruktionsniveaus 3. Der Antriebsmodus des phocinen Konstruktionsniveaus 3 (siehe oben) verläuft entsprechend.

Die Dicke der Fettschicht nimmt zu und trägt immer stärker zur Isolation des Körpers im Wasser bei (Abbildung 7-40). Wahrscheinlich ändert sich auch ihre Zusammensetzung. Blubber ist nur bei voll aquatischen Mammalia zu finden (Cetacea, Pinnipedia, Sirenia) und ermöglicht lange Aufenthalte im Wasser ohne Wärmeverluste. Die Haardichte reduziert sich weiter mit Zunahme der Blubberdicke.

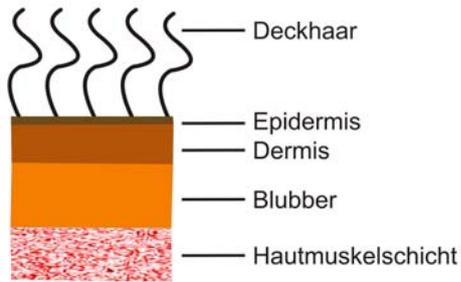
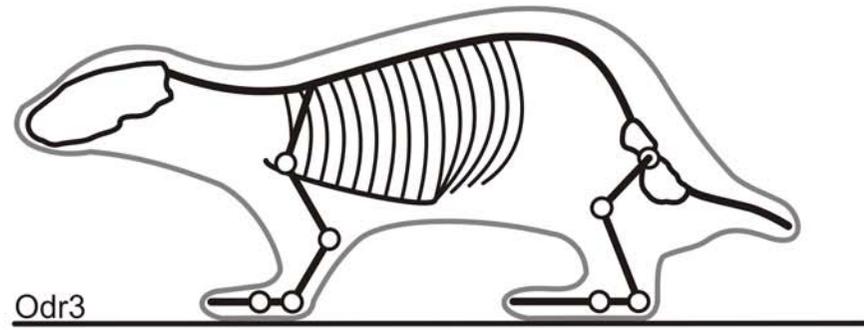
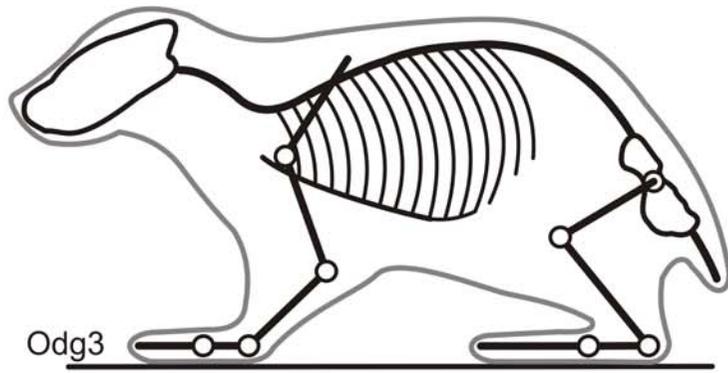


Abbildung 7-40: Hypothetischer Querschnitt durch die Haut von Konstruktionsniveau 3



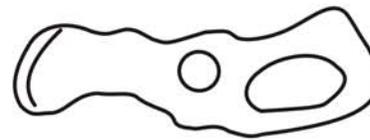
Scapula



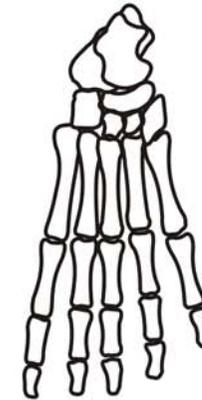
Humerus



Manus



Pelvis



Pes

Abbildung 7-41: Dritte Evolutionsstufe der Odobeninae, Odg3 ausgehend von einer gedrungenen Ausgangskonstruktion, Odr3 ausgehend von einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion, hypothetische Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes

Die Länge des Femur von Konstruktionsniveau 4 (Abbildung 7-43) umfasst nur noch etwa 65% der gedrunghenen Ausgangskonstruktion (Anhang 25). Summiert man die Länge der Stylo- und Zeugopodien, ist die Hinterextremität in diesem Konstruktionsniveau im Gesamten nur noch minimal länger als die Vorderextremität. Allerdings wirkt bei allen Theria die Scapula am Vortrieb der Vorderextremität mit und vergrößert so ihre funktionelle Länge (FISCHER *et al.* 2010). Anatomische Änderungen in der Manus betreffen eine weitere Längen Anpassung von Digitus I an II, wobei Digitus II weiterhin am längsten bleibt. Im Pes nehmen die Digiti pedis von I nach V graduell in ihrer Länge zu. Damit entsteht wie in der Manus eine schräge Flossenkante, allerdings in umgekehrter Richtung von medial nach lateral. Beim Schwimmen sorgen die schrägen Flossenkanten wie bei einem asymmetrischen Paddel für eine gleichmäßige Druckverteilung über die Flosse, reduzieren so das Drehmoment und erfordern weniger Kraftaufwand für eine stabile Flossenführung während des Antriebsschlags.

Der Antrieb im Wasser erfolgt bevorzugt durch alternierende Ruderschläge über die Hinterextremitäten nicht nur aufgrund der bereits diskutierten energetischen Vorteile sondern auch wegen der größeren Antriebsfläche der Pedes bei abduzierten Zehen. Für den Ruderantrieb werden die Knie alternierend flexiert, die ipsilaterale Hüfte gestreckt und die senkrecht gestellte, abduzierte Hinterflosse zur Medianebene bewegt. In diesem Zusammenhang erfolgt wahrscheinlich eine Verschiebung der Ansätze der Ischiocruralmuskulatur nach distal an der Tibia, was längere Hebelarme für die Hüftstreckung und Knieflexion und damit einen geringeren Kraftaufwand für diese Bewegungen nach sich zieht (Kapitel 6.4, Abbildung 6-47). Die Extensionsfähigkeit im Kniegelenk wird jedoch durch den verbreiterten Ansatz der Ischiocruralmuskulatur reduziert, eine vollständige Streckung ist nicht möglich. Im Wasser erfolgt so eine passive Ausrichtung der Hinterextremität in der Körperlängsachse für einen stabileren und energiesparenden Antriebsschlag. Eine Fixierung der Knie in Flexion wirkt sich auch auf die Landlokomotion aus. Im Zusammenhang mit der Reduktion der Extremitätenlänge besonders der Hinterextremität sowie dem beginnenden Einschluss der Crura in die Körperkontur kommt es zu einer Änderung der Rumpfhaltung. Um den Kontakt der Pedes beim Stehen und Gehen mit dem Untergrund aufrechtzuerhalten, ist eine Stellung des Beckens weiter zur Senkrechten notwendig. Die längenreduzierten Ossa ilii am Pelvis ermöglichen neben einer erhöhten Flexibilität des Lendenbereichs im Rahmen der Manövrierfähigkeit im Wasser auch ein Abknicken der Wirbelsäule caudal des thoracolumbalen Übergangs bei der Landlokomotion. Im Vergleich zu den Otariidae sind die Ossa ilii aber weniger in ihrer Länge reduziert, weshalb das Pelvis nicht in gleichem Maße senkrecht gestellt werden kann, da es sonst zu einer Beeinträchtigung der inneren Organe käme. Über die Beckenposition von *Odobenus* gibt es keine zuverlässigen Aussagen. Da der Rumpf von *Odobenus* von einer bis

zu 60 mm dicken Blubberschicht umgeben ist (LIWANAG *et al.* 2012b), lässt sich die Orientierung des Beckens auch anhand von Fotos nicht sicher rekonstruieren. Bilder von stehenden Skeletten sind nur in begrenztem Maße zu finden und zudem meist nicht anatomisch korrekt montiert (vergleiche Kapitel 4.4.1) Während die Hinterextremitäten an Land Stützfunktion übernehmen, wird die Rückenlinie insbesondere im caudalen Thoracalbereich jedoch nahezu waagrecht gehalten.

Der neben dem alternierenden Hinterextremitätenantrieb eingesetzte Ruderantrieb über die Vorderextremitäten wird synchronisiert und weiterhin dann eingesetzt, wenn eher Wendigkeit als Geschwindigkeit gefragt ist. Ein synchroner Antrieb stabilisiert das Tier in der Rollachse (JOHANSSON & LAUDER 2004). Die Ansätze der an der Ruderbewegung beteiligten Mm. deltoideus et pectoralis an der erhabenen Tuberositas deltoidea und einer weiter nach distal ziehenden Crista tuberculi majoris befinden sich cranial der Humeruslängsachse und ihre Hebelarme bewirken wie auch bei den Otariidae neben Ab- und Adduktionen auch Rotationen (GORDON 1983). Allerdings sind die Hebelarme bei *Odobenus* kürzer als bei den Otariidae, wodurch die Ab- und Adduktionsbewegungen von den Rotationsbewegungen entkoppelt werden können. Reine Ab- und Adduktionsbewegungen der Vorderextremität ermöglichen Drehungen in der Körperlängsachse während der Kopfüberposition von 45° bei der Nahrungssuche am Meeresboden bei gleichzeitig geringer Vortriebsleistung (GORDON 1983, Kapitel 3.2, Abbildung 3-120). Bewegungen der Vorderextremitäten unabhängig voneinander werden außerdem eingesetzt, um die oberste Schlammschicht am Meeresgrund aufzuwirbeln und darin eingegrabene Invertebraten (*Bivalvia*) aufzudecken (LEVERMANN *et al.* 2003). Möglicherweise verschiebt sich das Beutespektrum von zunächst freischwimmenden Fischen und Wirbellosen zu vermehrt sessiler Beute (Bsp. Muscheln). Der Einschluss der Stylo- und Zeugopodien in die Rumpfkontur erhöht die Stromlinienform der mittlerweile aquatischen Tieren. In Verbindung mit einem dominierenden Ruderantrieb und den cranial der Humeruslängsachse liegenden knöchernen Ansatzstellen der Mm. deltoideus et pectoralis steht eine lateromediale Abflachung der Extremitätenknochen, die gegebenenfalls bereits in Konstruktionsniveau 3 erfolgt. Die Verlängerung der Crista tuberculi majoris, welche in der Zielkonstruktion mit der Tuberositas deltoidea verschmilzt, steht im Zusammenhang mit der Vergrößerung des M. pectoralis superficialis. Diese lässt sich durch starke Adduktionsbewegungen beim Ruderantrieb erklären, hat jedoch auch Konsequenzen für die Landlokomotion. Der Ursprung des M. pectoralis liegt ventral am Sternum. Sein Verlauf zu den Cristae tuberculi majoris der Humeri hebt das Sternum vom Untergrund ab und spielt damit eine Rolle bei der Stützfunktion der Vorderextremitäten bei der Landlokomotion (FUJIWARA *et al.* 2009, Abbildung 7-42).

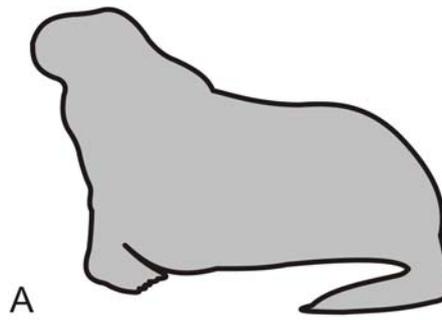
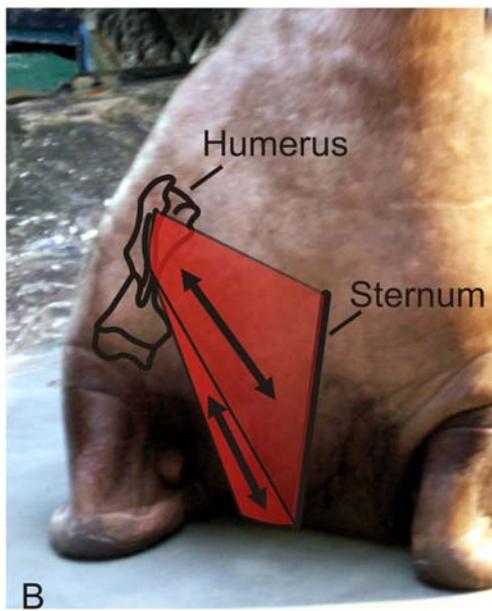


Abbildung 7-42: Funktion des M. pectoralis bei der Landlokomotion von *Odobenus*, OV

Die Dicke der Blubberschicht zur Isolation des Körpers im Wasser nimmt weiterhin zu, die Körperbehaarung dagegen ab.

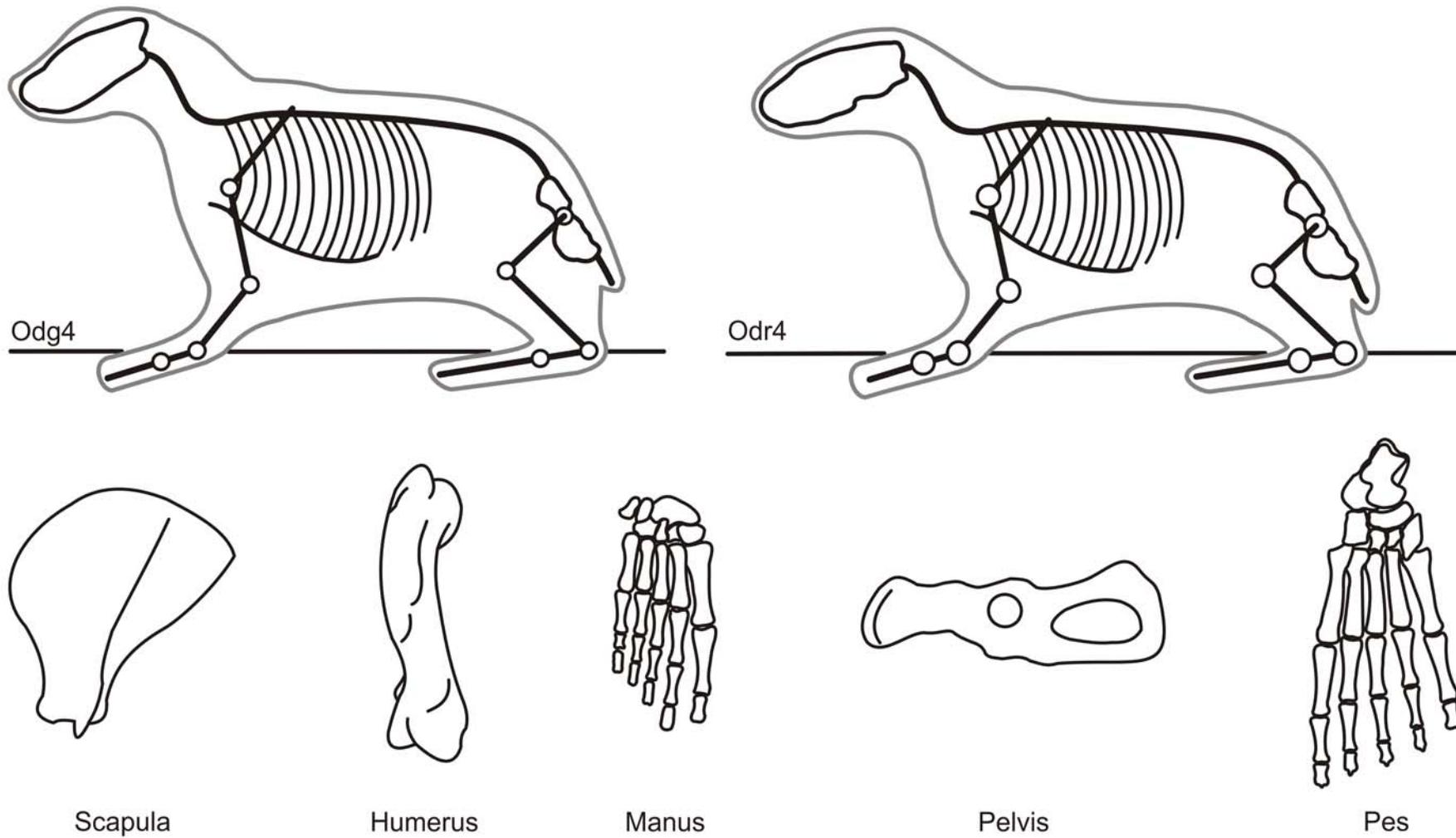


Abbildung 7-43: Vierte Evolutionsstufe der Odobeninae, Odg4 ausgehend von einer gedrungenen Ausgangskonstruktion, Odr4 ausgehend von einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion, hypothetische Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes

Die Zielkonstruktion (Abbildung 7-47) wird repräsentiert durch die einzige rezente Art, *Odobenus rosmarus*. Adulte Männchen erreichen Körpergrößen von 2 - 3,5 m und ein Gesamtgewicht von bis zu 1700 kg (FAY 1985). CHURCHILL *et al.* (2015) rekonstruierten die Gesamtlängen ursprünglicher Odobenidae auf knapp 2 m, die der miozänen Imagotariinae auf etwa 2- 2,25 m und die der Dusignathinae auf 2,5 – 3,35 m. Die Odobeninae zeigen eine höhere Größenvarianz von etwa 2 m (*Aivukus*) bis zu 3,5 m bei rezenten *Odobenus* (CHURCHILL *et al.* 2015). Es ist daher anzunehmen, dass es im Laufe der Evolution von *Odobenus* bereits in den vorherigen Zwischenkonstruktionen zu einer Größenzunahme zu kam, die verschiedenen Konstruktionstypen aber auch kleinere Arten umfassten. Bei *Odobenus* erreichen die Stylo- und Zeugopodien durch Reduktion bzw. Verlängerung ihre endgültige Länge und sie sind in ihrer Summe in Vorder- und Hinterextremität gleich lang. Für die Fortbewegung der Theria spielt jedoch auch die Scapula eine Rolle, so dass letztendlich die Vorderextremität die Hinterextremität in ihrer Länge übertrifft. Der Einschluss der Vorderextremität bis auf etwa halbe Humeruslänge und der Hinterextremität bis zur *Articulatio tarsocruralis* in die Rumpfkontur (KING 1983) erhöht einerseits die Stromlinienform im Wasser, schränkt gleichzeitig aber auch die Landlokomotion ein. Die am caudalen Körperende entstandene Cruralverbindung umschließt selbst die Cauda, so dass der Schwanz bei *Odobenus* äußerlich kaum sichtbar ist (Abbildung 7-44).



Abbildung 7-44: Cruralverbindung bei *Odobenus* (OV). Der Schwanz ist in die Hautfalte der Cruralverbindung eingeschlossen.

Die Größen- und Gewichtszunahme in Verbindung mit Extremitätenlänge, -haltung und dermalem Einschluss reduziert die mögliche Geschwindigkeit an Land. Die Zielkonstruktion *Odobenus* ist nicht mehr zum Galopp in der Lage.

Das Femur ist innerhalb der Rumpfkontur abduziert. Dadurch zeigt das Knie deutlich nach lateral und ist bedingt durch die dermale Begrenzung und die Verbreiterung der Ansätze der Ischiocruralmuskulatur über die gesamte Länge der Tibia weitgehend in Flexion fixiert (geschätzt zwischen 67° und $\sim 115^\circ$ anhand von Beobachtungen am lebenden Tier, Kapitel 6.4, Abbildung 6-43). Dies stabilisiert den Ruderschlag durch die Hinterextremitäten in der Horizontalebene. Durch die Fixierung der Knie in Flexion, wirken die langen Hebelarme der Ischiocruralmuskulatur insbesondere auf die Hüftstreckung, welche den ipsilateralen Pes beim Antriebsschlag mit geringem Kraftaufwand zur Medianachse führt. An Land zwingt die Anatomie der Hinterextremitäten das Pelvis wie bereits in Konstruktionsniveau 4 in eine möglichst vertikale Ausrichtung (geschätzt $25\text{-}35^\circ$ zur Senkrechten anhand von Beobachtungen am lebenden Tier), um den Kontakt der Plantarflächen zum Untergrund während des Stemmgangs aufrechtzuerhalten. Um den Rumpf vom Untergrund abzuheben, wird der Lumbalbereich mithilfe der Mm. rectus et obliqui abdominalis ventral flexiert (Abbildung 7-45).

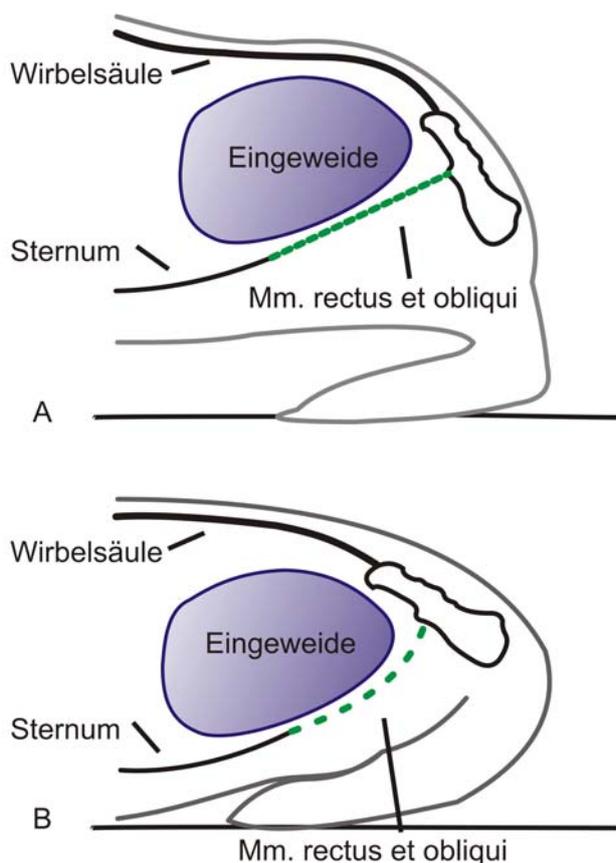


Abbildung 7-45: Funktion der Mm. rectus et obliqui. A) Kontraktion führt zur Ventralflexion im Lendenbereich, das Pelvis wird nahezu senkrecht gestellt und der Bauch vom Boden weggezogen. B) Entspannung lässt eine Extension des Lendenbereichs zu, das Becken gelangt Richtung Horizontale und der Bauch wird auf dem Boden abgelegt.

Aufgrund des hohen Gewichtes adulter Tiere tritt kein echter Stemmang mehr auf. Zwar stehen die Plantarflächen der Pedes weiterhin in Kontakt zum Untergrund und die Gelenke der Hinterextremität sowie das Becken sind in ihrer Position mit denen beim Stemmang vergleichbar, jedoch wird die Ventralseite des Körpers nicht mehr vom Boden abgedrückt, sondern liegt diesem auf. Die nach laterocranial gerichteten Pedes dienen als Ankerpunkte, um den Körper nach cranial zu werfen („forward lunge“, GORDON 1981). Die Abstoßbewegung wird durch die mobile Fibula möglich. Im cranialen Körperbereich bleibt die Stützfunktion des Rumpfes durch die Vorderextremitäten erhalten. Hier erfolgt die Aufhängung des Rumpfes wie bei allen Theria muskulär zwischen den Vorderextremitäten unter anderem mithilfe des M. serratus ventralis und der Mm. pectorales (FUJIWARA *et al.* 2009). Der im Zusammenhang mit der allgemeinen Größen- und Gewichtszunahme große Brustkorb von *Odobenus* erhöht die Ursprungsfläche des M. serratus ventralis und erhält die Stützfunktion der Vorderextremitäten an Land aufrecht. Der Muskelursprung des M. pectoralis ist bei *Odobenus* wahrscheinlich ebenfalls im Zusammenhang mit der Körpergröße bis etwa 15 cm caudal des Processus xiphoideus an die Linea alba erweitert (MURIE 1871, Kapitel 4.4.2). Kontraktion des M. pectoralis hebt die craniale Rumpfhälfte vom Untergrund ab (FUJIWARA *et al.* 2009) und könnte daher im Zusammenspiel mit einer Ellenbogenstreckung und Humerusadduktion (GORDON 1981) am sogenannten „forward lunge“ beteiligt sein, welcher den Körper nach cranial katapultiert. Beim Aufsetzen des Körpers im Anschluss an den „forward lunge“ könnten dem M. pectoralis im Bereich des Brustkorbs gemeinsam mit der bis zu 15 cm dicken Blubber und der bis zu 10 mm dicken Haut (FAY 1985) wie bei den Phocidae eine Art Stoßdämpferfunktion zukommen, welche den durch die Vorderextremitäten gebildeten Auffangapparat unterstützen (Abbildung 7-46).

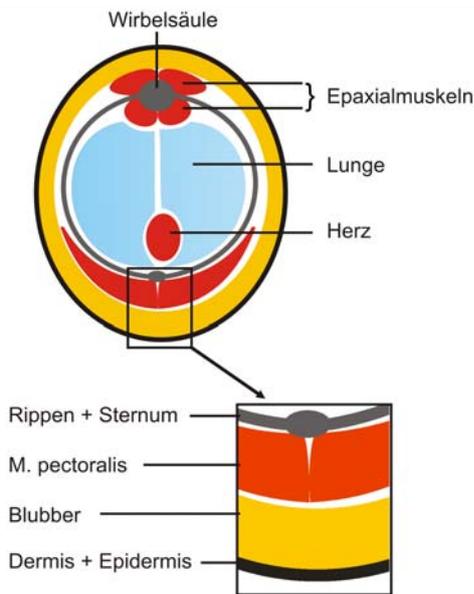


Abbildung 7-46: Querschnitt durch den Brustbereich von *Odobenus* und Detail mit dem M. pectoralis und der darüber liegenden Blubberschicht. Die weißen Bereiche innerhalb des Rumpfes sind mit Bindegewebe verfüllt. An den Rippen setzen zudem Muskeln an. Aufgrund fehlender anatomischer Daten entsprechen die Formen und Positionen der inneren Organe nicht zwangsläufig den natürlichen Gegebenheiten. Diese Skizze soll veranschaulichen, dass die dicke Blubberschicht gemeinsam mit dem M. pectoralis im Brustbereich adulter Walrosse sehr wahrscheinlich eine Stoßdämpferfunktion am Ende des „forward-lunge“ hat.

Vermutlich ebenfalls im Zuge der Größenzunahme und in Verbindung mit dem vergrößerten M. pectoralis zieht seine knöcherne Ansatzstelle, die Crista tuberculi majoris, am Humerus weiter nach distal und verbindet sich mit der Tuberositas deltoidea (BISAILLON & PIÉRARD 1981). Möglicherweise entspricht dies einer Vorstufe der Crista deltopectoralis, wie sie die übrigen Pinnipedia zeigen. Bei der aquatischen Fortbewegung koppeln die Ansätze der M. pectoralis et deltoideus cranial der Humeruslängsachse Ab- und Adduktionen während des synchronen Ruderschlags an Rotationsbewegungen und reduzieren den Energieverbrauch beim Vorderextremitätenantrieb. Für eine verbesserte Manövrierfähigkeit bei der Kopfüberposition während der Nahrungssuche am Meeresboden lassen sich die beiden Bewegungen aber weiterhin voneinander entkoppeln (GORDON 1983).

Manus und Pes werden durch die Entstehung distaler Knorpelstäbe ähnlich der Otariidae weiter verlängert. Die knorpeligen Verlängerungen, in ihrer Festigkeit ähnlich dem menschlichen Ohrknorpel, geben dem Flossenrand Elastizität und wirken beim langsamen Schwimmen wie Winglets, welche den induzierten Widerstand aufgrund geringerer Wirbelbildung an den Flossenenden reduzieren und Energie sparen. Im Pes verändern die knorpeligen Verlängerungen die Flossenform, so dass der aufgrund seiner knöchernen Elemente eigentlich kürzeste Digitus I (LUCAE 1876, BISAILLON & PIÉRARD 1981) die drei mittleren Digi überträgt und die Form einer homozerken Flosse wie bei den Phocidae

entsteht. *Odobenus* erreicht beim Schwimmen wahrscheinlich nur über den Hinterextremitätenantrieb maximale Geschwindigkeiten von 30-35 km/h (www.marinemammalscience.org).

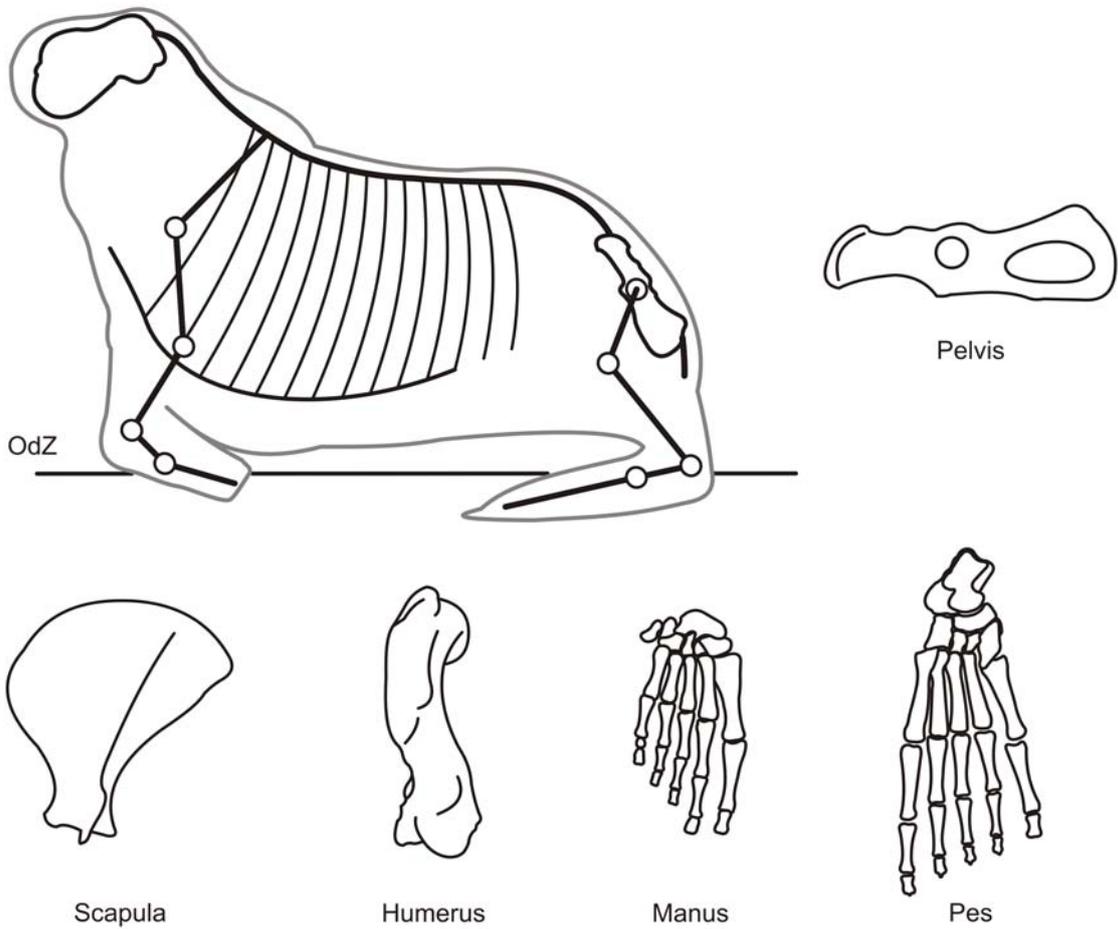


Abbildung 7-47: Zielkonstruktion *Odobenus* und Formen von Scapula, Humerus, Manus, Pelvis und Pes

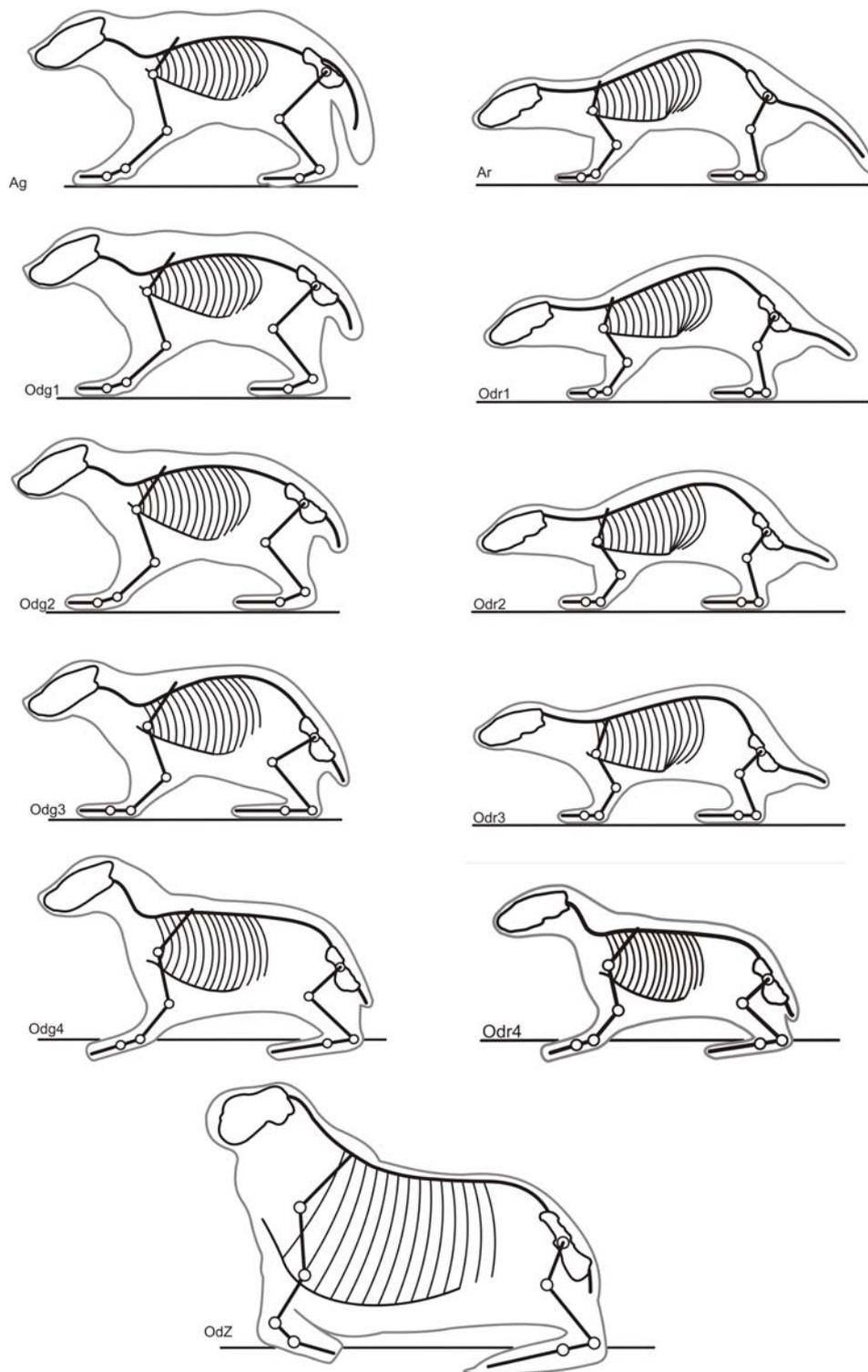


Abbildung 7-48: Übersicht der einzelnen Evolutionsniveaus in der Evolution von *Odobenus*

7.5. Zusammenfassung der pinnipeden Ablaufmodelle

Wie Kapitel 7.1 bis 7.3 zeigen, lassen sich alle rezenten Gruppen der Pinnipedia von den gleichen in Kapitel 5 erarbeiteten terrestrischen Vorläuferkonstruktionen ableiten – zum einen einer gedrungenen Konstruktion, zum anderen einer rumpfflexiblen Konstruktion ähnlich vieler Mustelidae.

In ihrem Habitus ähneln sich die Konstruktionsniveaus in den Evolutionsabläufen der verschiedenen pinnipeden Gruppen bis etwa zu Niveau 2 oder 3. Diese Ähnlichkeiten betreffen insbesondere die Beckenposition und Aufwölbung der Wirbelsäule im Zusammenhang mit einer Reduktion der Extremitätenlängen auf weniger als 40% der Körperlänge und die Verschiebung der prä- und postacetabularen Pelvisbereiche hin zu einem kürzeren Iliumanteil. Die Längenreduktion der Ossa ilii bewirkt in allen Gruppen eine im Vergleich zu den terrestrischen Vorläufern erhöhte Flexibilität im Lumbalbereich für Wenden im Wasser, für die Landlokomotion der Otariidae und *Odobenus* sowie die Lateraloszillation bei der aquatischen Fortbewegung der Phocidae.

Schwierig ist die Eingliederung fossiler Formen in diese verschiedenen Abläufe. Grund dafür ist insbesondere die geringe Anzahl insbesondere postcranialer Skelettelemente pinnipedimorpher Fossilien und die Verfügbarkeit entsprechend verwertbaren Bildmaterials.

Betrachtet man die Evolution der pinnipeden Pelves genauer, zeigen die Konstruktionsniveaus 1 der Otariidae und von *Odobenus* besonders im Verhältnis der Ossa ilii zu den postacetabularen Ossa coxae große Ähnlichkeit. Im Gegensatz zu *Odobenus* erfolgt bei den Otariidae ab Konstruktionsniveau 2 jedoch eine Reduktion des Tuber ischiadicum und der Spina ischiadica. Bei den Phocinae ist das Tuber ischiadicum in der Zielkonstruktion im Vergleich zu den anderen Gruppen besonders ausgeprägt, auch das Tuberculum pubicum ventrale an der Symphyse ist deutlich nach caudal ausgezogen. Spätestens mit der phocinen Zielkonstruktion erfolgt außerdem eine laterale Eversion der Ossa ilii, welche die Ansatzwinkel der Mm. iliocostalis lumborum vergrößert und so die Lateraloszillation im Lumbalbereich verbessert. Bei den Monachinae ist die laterale Eversion der Ossa ilii nur angedeutet und der postacetabulare Bereich ähnelt eher der Ausgangskonstruktion oder dem von *Odobenus*.

An fossilem Material klar zuzuordnen, obwohl nicht vollständig erhalten ist das Pelvis von *Kawas* (COZZUOL 2001) zu den Phocinae durch die laterale Eversion der Ossa ilii und das ausgezogene Tuber ischiadicum. *Allodesmus* (MITCHELL 1966), *Enaliarctos* (BERTA & RAY

1990) und *Thalassoleon* (REPENNING & TEDFORD 1977) zeigen dagegen Merkmale verschiedener Evolutionsstadien der Otariidae und Odobeninae. Welchen der beiden Gruppen sie sich näher zuordnen lassen ist nicht sicher zu sagen, möglicherweise bilden sie auch eigene evolutive Linien (Abbildung 7-49).

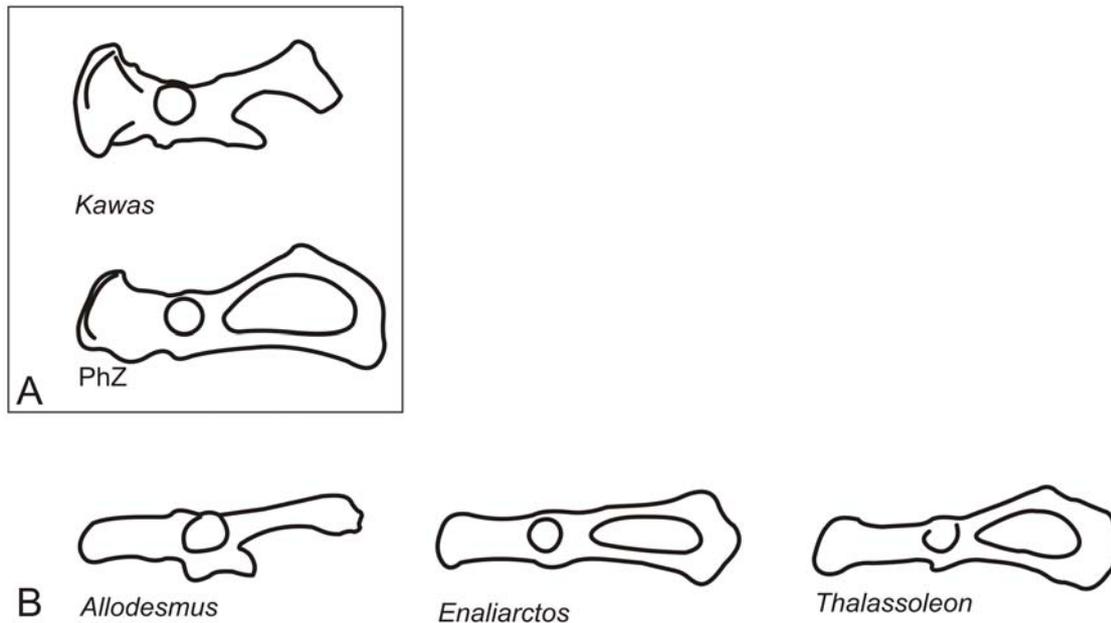


Abbildung 7-49: Pelves fossiler Pinnipedimorpha. A) *Kawas* last sich aufgrund des ausgezogenen Tuber ischiadicum eindeutig den rezenten Phocidae zuordnen. B) *Allodesmus*, *Enaliarctos* und *Thalassoleon* zeigen Merkmale verschiedener Evolutionsstadien der Otariidae (OtK3 - OtZ) und Odobeninae (OdK3 - OdZ). Allerdings bleibt unklar, welcher der beiden Gruppen sie sich jeweils näher zuordnen lassen.

Die Ähnlichkeit in den ersten Konstruktionsniveaus zwischen den Otariidae und *Odobenus* macht sich auch in der Anordnung der Knochen der Pedes (bis zu Niveau 2) und Manus (bis Konstruktionsniveau 3) bemerkbar. Im Pes kommt es zunächst zu einer Längenangleichung der Metatarsalia. Bei den Otariidae ist die anschließende Verlängerung von Metatarsus I stärker ausgeprägt als bei *Odobenus*, Digitus I überragt in der Zielkonstruktion alle anderen Digiti. Bei *Odobenus* wird in der Zielkonstruktion Digitus I von Digitus II in der Länge übertroffen. Insgesamt bilden die Metatarsalia der Otariidae ab Konstruktionsniveau 3 einen schwachen, nach distal konkaven Bogen entlang der Querachse des Fußes. Bei den Phocinae entsteht dieser nach distal konkave Bogen bereits in Konstruktionsniveau 2 und trägt in der Zielkonstruktion zur Bildung der homozerken Flossenform bei. Ab Konstruktionsniveau 4 ist bei den Otariidae Digitus manus I am längsten, bei *Odobenus* bleibt es Digitus manus II. Durch die Anordnung der Metacarpalia und Phalangen erfolgt in beiden Gruppen ab Konstruktionsniveau 2 eine laterale bzw. ulnare Auslenkung der Manus

für die Landlokomotion. Damit entsteht eine neue Abrollbewegung schräg über das Carpalgelenk von lateral nach medial. Ab diesem Niveau, spätestens jedoch mit der Bildung knorpeliger Verlängerungen an den Phalanges terminales, geht der Digitalbogen der Otariidae und von *Odobenus* verloren. Bei den Phocinae ähnelt die Anordnung der Knochen in der Manus auf dem ersten Blick bis in die Zielkonstruktion ebenfalls der der Otariidae, die Anordnung der Metacarpalia und Phalangen ermöglicht jedoch bis zum Verlust der Stützfunktion der Vorderextremität eine Abrollbewegung wie in der Ausgangskonstruktion. Dadurch, und da bei den Phocinae keine terminale Verlängerung der Digiti manus über Knorpel entsteht, bleibt der Digitalbogen bis in die Zielkonstruktion erhalten. Dieser übernimmt aufgrund des Verlustes der Stützfunktion nicht mehr die Funktion zum Abfedern des Körpergewichtes bei der Landlokomotion, sondern wird stattdessen als Feder mit Vorspannung für Zugbewegungen über kleinere Hindernisse und Gewässerränder eingesetzt. Als Anker hierfür wirken die langen, kräftigen Krallen der Manus. Einige Monachinae (z.B. *Ommatophoca*, *Hydrurga*) entwickeln ähnlich der Otariidae und *Odobenus* kurze knorpelige Verlängerungen an den terminalen Digiti. In diesem Zusammenhang werden die Krallen reduziert und es kommt möglicherweise ebenfalls zu einem Verlust des Digitalbogens. Damit ist es sehr wahrscheinlich der Digitalbogen der Phocinae, der diesen im Vergleich zu den Monachinae einen „haulage grip“ ermöglicht.

Aussagekräftige Knochenelemente von Manus und Pes fossiler Formen sind nur wenige zu finden. Auch hier lässt sich *Kawas* (COZZUOL 2001) sicher den Phocinae zuordnen und passt sich aufgrund der Anordnung der Knochen im Evolutionsablauf zwischen Konstruktionsniveau 2 und 3 ein. Schwieriger ist die Zuordnung der nur unvollständig erhaltenen Manus von *Allodesmus* (MITCHELL 1966) und *Imagotaria* (REPENNING & TEDFORD 1977). Da hier ein Teil der distalen Digiti fehlen, könnten beide ihrem Konstruktionstyp nach zu den Otariidae oder Odobeninae geordnet werden, bei *Odobenus* zwischen Konstruktionsniveaus 2 und 4, bei den Otariidae etwa zu Konstruktionsniveau 3 (Abbildung 7-50). Fragmentierte Pedes waren verfügbar von *Pontolis* (KELLOGG 1925), *Allodesmus* (MITCHELL 1966) und *Proneotherium* (DEMÉRÉ & BERTA 2001). Der von *Allodesmus* vorhandene Tarsus passt in der Anordnung seiner Knochen bis in etwa Konstruktionsniveau 3 der Otariidae und *Odobenus*. *Pontolis* (KELLOGG 1925), von dem ebenfalls nur ein Tarsus vorliegt, könnte in alle Evolutionsabläufe der rezenten Pinnipedia eingeordnet werden, entspricht aber definitiv nicht der phociden Zielkonstruktion, da der Talus keinen Processus aufweist. Die Metatarsalia von *Proneotherium* (DEMÉRÉ & BERTA 2001) bilden im distalen Bereich einen nach distal konkaven Bogen. Diesen findet man auch in den Evolutionsabläufen der Otariidae und Phocinae, was eine Zuordnung zu diesen Konstruktionstypen zulässt (Abbildung 7-51).

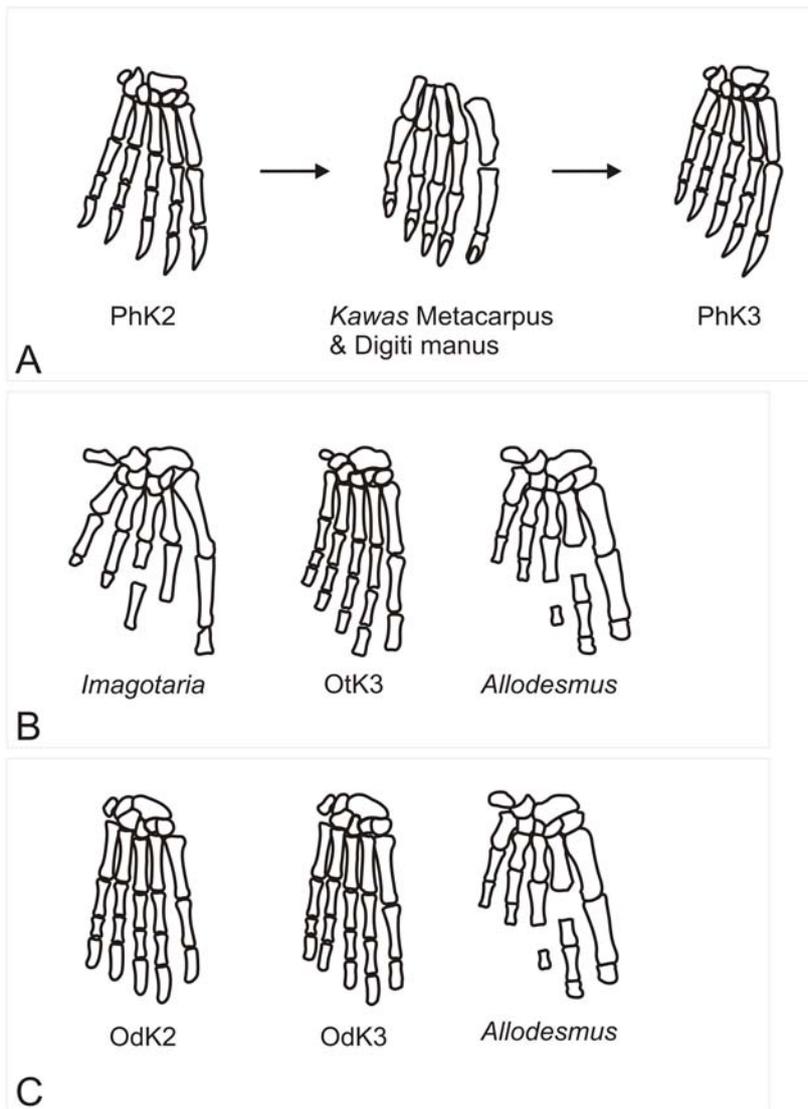


Abbildung 7-50: Manus fossiler Pinnipedimorpha. A) *Kawas* lässt sich aufgrund der Manussegmente in den Evolutionsablauf der Phocidae zwischen PhK2 und PhK3 einordnen. B) Die vorhandenen Bereiche der Manus von *Imagotaria* und *Allodesmus* ähneln denen des hypothetischen otariiden dritten Konstruktionsniveaus. C) Für *Allodesmus* finden sich auch Ähnlichkeiten zu den odobeniden Zwischenstufen OdK2 und OdK3. Bis zu Konstruktionsniveau 3 ähneln sich jedoch auch die Manus der Otariidae und Odobenidae.



A *Pontolis* Tarsus



B *Allodesmus* Tarsus



C *Proneotherium*
Metatarsus

Abbildung 7-51: Tarsalia und Metatarsalia fossiler Pinnipedimorpha. A) Der Tarsus von *Pontolis* könnte in alle pinnipeden Evolutionsabläufe eingeordnet werden, entspricht aber aufgrund der Form des Talus definitiv nicht der phociden Zielkonstruktion. B) *Allodesmus* passt mit seinem Tarsus in die Anfangsstadien der Otariidae und von *Odobenus*. C) *Proneotherium* lässt sich anhand der Anordnung der Metatarsalia entweder in den Evolutionsablauf der Phocidae (PhK2 – PhK3) oder Otariidae (OtK2 – OtK3) einordnen.

Hinsichtlich der Anatomie der Scapulae erfolgt sowohl bei den Otariidae, *Odobenus* als auch bei den Phocinae zunächst eine Abrundung des Angulus cranialis. Dann kommt es jedoch zu unterschiedlichen Ausprägungen der osteologischen Charakteristika. Dazu zählt die Vergrößerung der Fossa supraspinata der Otariidae, in schwächerer Form auch bei *Odobenus*, durch Wölbung des Margo cranialis im Zusammenhang mit einem größeren und stärkeren M. supraspinatus. Bei den Phocinae erfolgt dagegen eine Verlagerung der Spina scapula nach cranial, was eine Reduktion der Fossa supraspinata und Vergrößerung der Fossa infraspinata nach sich zieht. Bei den Otariidae bildet sich vermutlich ab Konstruktionsniveau 3 die Spina scapulae accessoria, wodurch eine weitere Vergrößerung des M. supraspinatus durch Vergrößerung des Muskelansatzes über eine Aponeurose möglich wird. Der M. supraspinatus ist bei den Otariidae besonders wichtig für die Wasserlokomotion, dient aber auch als Stabilisator des Schultergelenks während der Landlokomotion. Bei *Odobenus* übernimmt der M. supraspinatus überwiegend die Rolle als Schulterstabilisator bei der Fortbewegung an Land. Möglicherweise im Zusammenhang mit dem Verlust der Stützfunktion und der damit notwendig werdenden Zugbewegung zur Überwindung von Hindernissen, entsteht bei den Phocinae ab Konstruktionsniveau 4 im Bereich des Angulus caudalis die Fossa teres major. Der daran ansetzende M. teres major erhält so eine größere Ursprungsfläche und einen größeren Muskelquerschnitt, wodurch er eine höhere Kontraktionskraft erreicht.

Von fünf Gattungen fossiler Pinnipedimorpha sind die Scapulae zum Vergleich verfügbar (Abbildung 7-53). Trotz stark fragmentierten Zustands und fehlendem Angulus medialis bei *Pinnarctidion* (BERTA 1994a) ist die Form der Scapula in den Evolutionsablauf der Phocinae

eingliederbar. Da jedoch auch zentrale Bereiche der Scapula fehlen, ist der exakte Verlauf der Spina scapulae und damit auch die Verteilung der beiden Fossae auf der Facies lateralis nicht sicher. *Pteronarctos* (BERTA 1994b) lässt sich aufgrund der im Vergleich zur Fossa infraspinata großen Fossa supraspinata und dem Verlauf der Spina scapulae dem Evolutionsablauf von *Odobenus* zuordnen. Diese Form der Scapula deutet auf einen ähnlichen Körperbau wie bei *Odobenus* hin mit einem massiven, schweren anterioren Rumpfbereich, der im Schulterbereich bei der Landlokomotion stabilisiert werden muss. *Thalassoleon* (REPENNING & TEDFORD 1977) zeigt in seiner Scapula typisch otariide Merkmale mit vergrößerter Fossa supraspinata und einer Andeutung der Spina scapulae accessoria wie sie für Konstruktionsniveau 3 angenommen wird (vgl. Kapitel 7.1). Der Umriss der Scapula weicht jedoch von der hypothetischen Konstruktion ab. Die Scapulae von *Enaliarctos* (BERTA & RAY 1990) und *Allodesmus* (MITCHELL 1966) lassen sich keinem der entwickelten hypothetischen Konstruktionsniveaus zuordnen. Möglicherweise bilden sie eigene Konstruktionen und Evolutionsstufen eines in seiner Konstruktion gleichen Vorläufers (Abbildung 7-52). Auffällig ist jedoch, dass wie bei den Otariidae und *Odobenus* die Fossa supraspinata größer ist als die Fossa infraspinata.

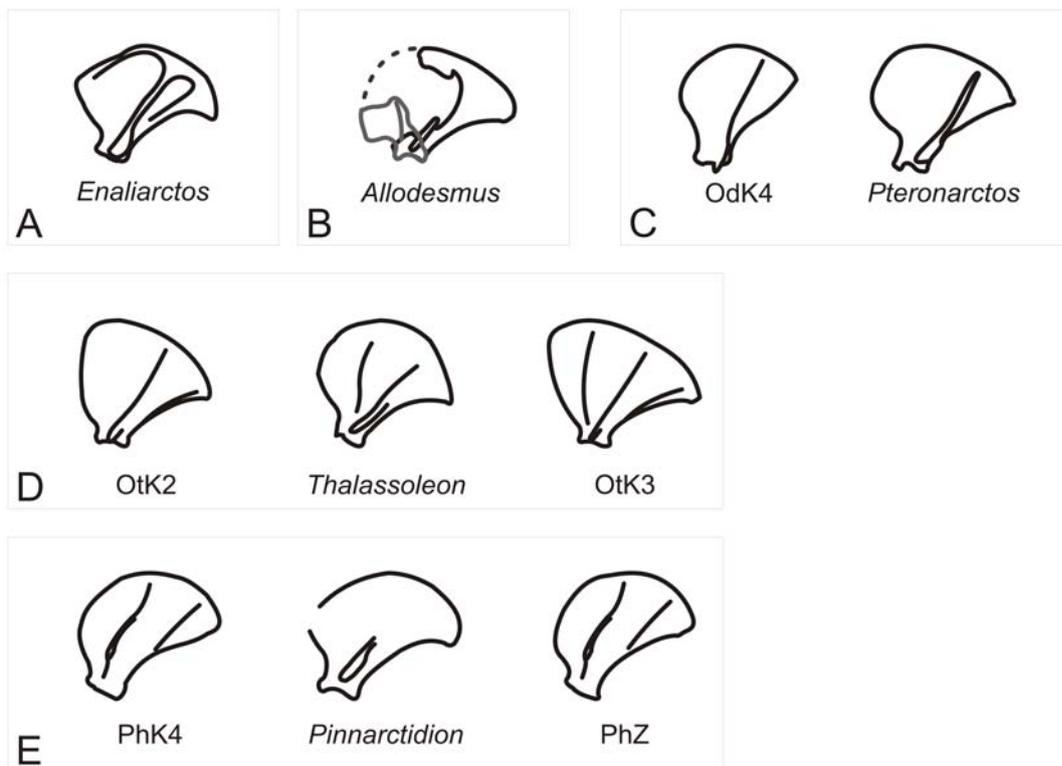


Abbildung 7-52: Scapulae fossiler Pinnipedimorpha. A) *Enaliarctos* und B) *Allodesmus* zeigen keine Ähnlichkeiten mit den entwickelten Zwischenstadien. Wie bei rezenten Otariidae ist jedoch die Fossa supraspinata deutlich größer als die Fossa infraspinata. C) *Pteronarctos* zeigt aufgrund des Verhältnisses der beiden Fossae und dem Verlauf der Spina scapulae Ähnlichkeiten mit *Odobenus* und lässt sich von OdK4 ableiten. D) *Thalassoleon* zeigt die typisch otariide Verteilung der Fossa und

eine Vorstufe der Spina scapulae accessoria wie für OtK3 angenommen. E) *Pinnarctidion* lässt sich aufgrund der Scapulaform in den Evolutionsablauf der Phocinae einordnen.

Einige Änderungen in der Anatomie der Scapula im Zusammenhang mit der ansetzenden Muskulatur haben auch Änderungen am Humerus zur Folge. Der vergrößerte M. supraspinatus der Otariidae und auch von *Odobenus* erfordert neben einem größeren Ursprung auch eine größere Ansatzfläche. Damit lässt sich das über das Caput humeri erhabene Tuberculum majus am Humerus beider Gruppen erklären. Bei den Phocinae ist es dagegen das Tuberculum minus, welches über den Caput humeri hinausragt. Der daran ansetzende M. subscapularis ist an der Adduktion der Vorderextremität während der Zugbewegung beteiligt und fixiert zudem bei dieser Bewegung den Caput humeri im Schultergelenk (vgl. Kap. 4.2.2 und 6.3).

Sowohl bei den Otariidae als auch den Phocidae entsteht am Humerus eine Crista deltopectoralis als erweiterte Ansatzfläche für den lateral ansetzenden M. deltoideus und den medial ansetzenden M. pectoralis. Die Ausprägung und Funktion der Crista deltopectoralis beider Gruppen unterscheidet sich jedoch. Bei den Otariidae zieht die Crista deltopectoralis bis zu $\frac{3}{4}$ der Schaftlänge nach distal, was die Hebelarme der Mm. deltoideus et pectoralis verlängert. Dies hat neben einem geringeren Kraftaufwand für Ab- und Adduktionsbewegungen auch eine Kopplung an Rotationen des Oberarms zur Folge (vgl. Kap. 4.1.2). Bei den Phocinae zieht die Crista deltopectoralis bis zur Schaftmitte. An ihr setzen neben den Mm. deltoideus et pectoralis weitere Muskeln an: medial der M. latissimus dorsi, lateral die Mm. omotransversarius et trapezius (vgl. Kap. 4.2.2). Der M. latissimus dorsi wirkt gemeinsam mit dem M. pectoralis durch alternierende Kontraktion an der Lateraloszillation während des Schwimmens mit. Die Mm. omotransversarius et trapezius immobilisieren gleichzeitig den Humerus und lassen die Crista deltopectoralis zum statischen Hebelpunkt für die Mm. latissimus et pectoralis werden. Die Existenz einer Crista deltopectoralis bei *Odobenus* ist umstritten. Während beispielsweise BERTA & SUMICH (1999) die Crista deltopectoralis als allgemeines pinnipedes Merkmal listen, betonen BISAILLON & PIÉRARD (1981) sowie GORDON (1981) deren Fehlen bei *Odobenus*. Möglicherweise wird die über zwei Drittel des Schaftes reichende Crista tuberculi majoris, welche sich distal mit der Tuberositas deltoidea verbindet, je nach Literatur als Crista deltopectoralis interpretiert. Die Crista tuberculi majoris dient als Ansatz des M. pectoralis, der M. deltoideus setzt an der Tuberositas deltoidea an. Vielleicht stellt die Konstellation bei *Odobenus* eine Art Vorstufe der Crista deltopectoralis dar. Im Falle einer Monophylie der Gruppen spräche dies für eine frühe Abspaltung der Linie, welche zu *Odobenus* führt.

Bei den fossil vorliegenden Humeri ist *Thalassoleon* (REPENNING & TEDFORD 1977, DEMÉRÉ & BERTA 2005) definitiv eine Otariidae mit erhabenem Tuberculum majus und Crista deltopectoralis, welche jedoch noch nicht so weit über den Humerusschaft hinausragt wie in der otariiden Zielkonstruktion. *Atopotarus* (DOWNS 1956) zeigt ebenfalls Merkmale der Otariidae mit ausgeprägter Crista deltopectoralis aber weniger erhabenem Tuberculum. Gleiches gilt für *Allodesmus* (MITCHELL 1966). *Valenictus* (MITCHELL 1961), *Dusignathus* (REPENNING & TEDFORD 1977), *Imagotaria* (REPENNING & TEDFORD 1977) und *Aivukus* (REPENNING & TEDFORD 1977) spiegeln aufgrund einer weit nach distal reichenden Crista tuberculi majoris und erhabenem Tuberculum majoris eher den Zustand verschiedener Konstruktionsniveaus von *Odobenus* wider. Die Unterscheidung von Crista deltopectoralis und Crista tuberculi majoris ist abhängig vom Erhaltungszustand des Fossils jedoch schwierig. *Prionodelphis* (HENDEY & REPENNING 1972), *Cryptophoca* (KORETSKY & RAY 1994), *Leptophoca* (TRUE 1906), *Monotherium* (RAY 1977) und *Phocanella* (RAY 1976) zeigen eine Crista deltopectoralis bis etwa über die Hälfte des Humerusschaftes und die Tuberositas minus entspricht dem am weitesten proximal liegenden Punkt, was den phocinen Konstruktionen entspricht (Abbildung 7-53).

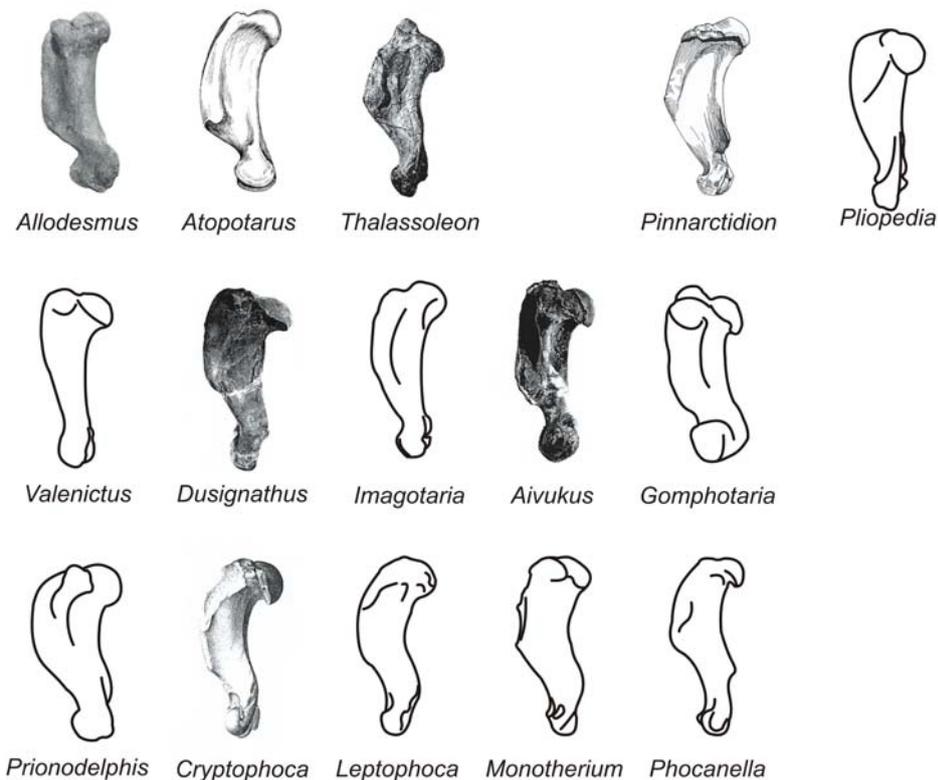


Abbildung 7-53: Humeri fossiler Pinnipedimorpha. *Allodesmus*, *Atopotarus* und *Thalassoleon* zeigen typische Merkmale der Otariidae. *Valenictus*, *Dusignathus*, *Imagotaria* und *Aivukus* mit weit nach distal reichender Crista tuberculi majoris sind odobenid. Möglicherweise lässt sich auch *Gomphotaria* den Odobenidae zuordnen. *Prionodelphis*, *Cryptophoca*, *Leptophoca*, *Monotherium* und *Phocanella*

sind mit erhabenem Tuberculum minus phocid, allerdings nur *Phocanella* eine Phocinae. *Pinnarctidion* und *Pliopedia* lassen sich anhand der Humerusmerkmale zu keiner der rezenten pinnipedten Gruppen ordnen.

Allgemein finden sich mehr Ähnlichkeiten und Parallelen in den frühen Stufen der hypothetischen Evolutionsabläufe der Otariidae und *Odobenus* im Vergleich zu den Phocinae. Rezent sind die Odobenidae monospezifisch. *Odobenus rosmarus* zeigt einzigartig unter den rezenten Pinnipedia bei beiden Geschlechtern stark vergrößerte Canini im Oberkiefer. Desweiteren ist *Odobenus rosmarus* auf Mollusken als Nahrung spezialisiert. Frühe fossile Walrosse wie *Neotherium* und *Imagotaria* zeigen keine vergrößerten Canini und weisen ein Fischfressergebiss auf (DEMÉRÉ 1994a, BERTA & SUMICH 1999). Problematisch ist, dass nur wenige postcraniale Reste fossiler Odobenidae existieren, welche Rückschlüsse auf den Körperbau zulassen. Aufgrund von Fossilfunden und Regressionsanalysen ist jedoch klar, dass bereits früh in der Evolution der Odobenidae große Formen entstanden (Churchill *et al.* 2014).

8 Diskussion

Die evolutive Herkunft der rezenten pinnipeden Carnivora ist bis heute ungeklärt. Molekularbiologische und auch anatomische Daten deuten auf eine Verwandtschaft mit den Mustelidae oder Ursidae hin, d.h. den Arctoidea als Schwestergruppe. Unklar bleibt ebenfalls, ob die Pinnipedia monophyletisch oder polyphyletisch sind. In letzterem Fall ist der Gruppenbegriff Pinnipedia taxonomisch unkorrekt und muss aufgelöst werden. Fossil sind nur wenige Pinnipedimorpha mit ihren postcranialen Elementen erhalten und die wenigen vorhandenen Knochen weisen zumeist typisch pinnipede Merkmale auf: Humerus kurz und kräftig mit Crista deltopectoralis, Digitus manus I im Vergleich zu den terrestrischen Carnivora verlängert, Digiti pedis I und V am längsten, verkürztes Os ilium, Symphysis publica ligamentär (BERTA & SUMICH 1999), fusiforme Körper, kurzer Schwanz mit 5-12 % (MURIE 1972, PIERARD & BISAILLON 1983) der Rumpflänge, Längenreduktion der Extremitäten und Einschluss in die Rumpfkontur, Umwandlung von Manus und Pes in Flossen (KING 1983). Es sind auch keine terrestrischen, den Pinnipedia sicher zuordenbare Formen bekannt. Mit der hier vorliegenden Arbeit werden erstmals Anforderungen an einen oder mehrere terrestrische, hypothetische, pinnipede Vorläufer formuliert und die Evolutionsabläufe über hypothetische Zwischenstufen hin zu den rezenten pinnipeden Formen entwickelt.

Bei evolutionären hypothetischen Ablaufstudien hilft insbesondere die Biomechanik, d. h. die Anwendung physikalischer Prinzipien auf biologische Systeme physikalisch plausible Hypothesen zu untermauern (BISHOP 2008).

In der vorliegenden Arbeit sind die beiden Stützpfeiler die Anatomie und Lokomotion der verschiedenen rezenten pinnipeden Gruppen sowie terrestrischer und semiaquatischer Mammalia. Ihre Korrelation führt zum Verständnis der pinnipeden Zielkonstruktionen, zur Entwicklung hypothetischer Stamm- oder Vorläuferkonstruktionen, der Erarbeitung von Verspannungssystemen und den jeweiligen hypothetischen Zwischenformen.

Um zu verstehen, wie rezente Pinnipedia funktionieren, werden ihre anatomischen Eigenschaften mit ihrer Lokomotion gekoppelt. Dazu ist es notwendig, von möglichst allen rezenten Arten anatomische Daten zu sammeln und zu vergleichen. Die Problematik dabei ist jedoch, dass pinnipede Skelette und Skelettelemente nur in wenigen Sammlungen und nicht in ausreichender Zahl vorhanden sind. Zwar konnte für die Arbeit Skelettmaterial nahezu jeder Art bzw. Gattung dokumentiert werden, dieses Material umfasst jedoch nur jeweils ein bis drei Individuen (vgl. Kapitel 2.1). Ein Merkmal, welches bei einem

untersuchten Individuum auftritt, kann entweder artspezifisch oder aber eine individuelle Veränderungen durch Krankheit, Unfall oder Mangelerscheinung sein. Bei einem kleinen Datensatz sind somit Fehlinterpretationen möglich. Auch bei ausgeprägtem Geschlechtsdimorphismus ist mit Abweichungen zwischen Skelettelementen männlicher und weiblicher Tiere einer Art zu rechnen. Beispiele hierfür sind der Grad der Verwachsung der Sacralia, die Länge der Crista deltopectoralis sowie verschiedene Strukturen am Pelvis von *Ommatophoca* (PIERARD & BISAILLON 1978). Bei einigen Arten ist der Sexualdimorphismus auf die Körpergröße und Schädelmerkmale begrenzt (Bsp. Otariidae oder *Mirounga*) und für die vorliegende Arbeit irrelevant. Fasst man jedoch die einzelnen Knochenelemente nicht artsondern gruppenspezifisch zusammen, genügt das innerhalb deutscher Sammlungen dokumentierte Material gemeinsam mit den in der Literatur vorhandenen osteologischen Beschreibungen als Grundlage zur Erstellung der verschiedenen pinnipeden Konstruktionstypen. Neben den osteologischen Daten werden auch myologische Daten benötigt, um Verläufe von Muskeln und Muskelgruppen sowie deren Funktionsweise zu verstehen. Dazu wurde auf Beschreibungen in der Literatur zurückgegriffen, die jedoch nicht alle pinnipeden Arten und Konstruktionstypen umfassen. Minimalinvasive Methoden wie CT oder MRT für große Wildtiere sind bisher noch unübliche Verfahren (vgl. Kapitel 2.2).

Neben der Erfassung für die Fortbewegung anatomisch relevanter Daten, das heißt postcranialer Skelettelemente, wurden in unterschiedlichen zoologischen Gärten Filmaufnahmen pinnipeder Arten angefertigt (Kapitel 2.1). Diese Aufnahmen dienen der Erstellung eines Bewegungskataloges, welcher nicht nur die fortbewegungsrelevanten sondern alle Bewegungsoptionen der Tiere umfasst (Kapitel 3.2). Interessant wäre für künftige Arbeiten der Einsatz von kineradiografischen Aufnahmen, welche zum einen die jeweilige Knochenposition zeigen, zum anderen auch die an der Bewegung beteiligten Muskeln und mögliche Organverlagerungen erkennen lassen. Dadurch würden zeitgleich anatomische Daten gesammelt werden. Bisher wurden derartige Aufnahmen nur bei Kleinsäugetern gemacht. Möglicherweise besteht hier Weiterentwicklungsbedarf. Monachine Arten werden in Zoologischen Gärten Europas nicht (mehr) gehalten. Daher wurden für diese Gruppe keine eigenen Filmaufnahmen erstellt und es war notwendig auf Natur- und Tierfilm-Produktionen zurückzugreifen. Diese umfassen jedoch nur die Arten *Hydrurga*, *Leptonychotes* und *Mirounga* und enthalten nur wenige Bewegungsoptionen, insbesondere kurze Sequenzen linearer Fortbewegung an Land, Übergänge von Land zu Wasser und die lineare aquatische Fortbewegung. Das erschwert die Analyse und Rekonstruktion dieser pinnipeden Gruppe. Da die monachinen Arten im Erscheinungsbild stärker untereinander variieren als die Phocinae, müssen für ein besseres Verstehen dieser

Tiergruppe nicht nur mehr Daten zur Anatomie gesammelt, sondern auch verstärkt Beobachtungen zur Fortbewegung im Freiland erfolgen

In der Arbeit wurden drei verschiedene Konstruktionstypen und ihre jeweiligen Verspannungssysteme erarbeitet:

- die **Phocinae** (nördliche Hundsrobben): Die Phocinae zeigen eine recht einheitliche Anatomie und Fortbewegungsweise. Allein *Erignathus* variiert leicht in der Anatomie seines Beckens (KING 1966, eigene Beobachtung, Kapitel 4.2.1), mögliche Konsequenzen für die Lokomotion bleiben für diese Art aufgrund fehlender Aufnahmen und Daten offen.

Bei allen Phocinae haben die Extremitäten ihre Stützfunktion verloren. Daher nutzen sie an Land eine vertikale Undulations- oder spannerauppenartige Fortbewegung aus Beuge- und Streckwellen des Rumpfes, ein Derivat des Sprunggalopps. Da insbesondere die Vorderextremitäten den Körper nicht mehr abfedern, verläuft die Fortbewegung über die Sternal- und Pubicalregion. Deshalb sind Stoßdämpfer innerhalb der dermalen Aktionsbereiche erforderlich, um die auf den Körper wirkende Stoßbelastung über eine große Fläche auf Pelvis und Thorax zu verteilen. Diese Stoßdämpferfunktion übernimmt bei den Phocinae die bis zu 60 Millimeter dicke Unterhautfettschicht (Blubber), welche das gesamte Tier einhüllt gemeinsam mit den Mm. pectorales, der Abdominalmuskulatur, insbesondere dem M. rectus abdominis sowie der extrinsischen Hinterextremitätenmuskulatur.

Die Vorderextremitäten sind im Verhältnis zu Körpergröße und –umfang schlicht zu kurz, um den Rumpf für die Lokomotion vom Boden abheben zu können. Trotzdem bleiben sie für das Verspannungssystem des Rumpfes unerlässlich. Die Crista deltopectoralis am Humerus wirkt bei der Landlokomotion als statischer Hebelpunkt für die an ihr ansetzenden Mm. latissimus et pectoralis. Der M. latissimus dorsi ermöglicht bei unilateraler Kontraktion eine laterale Rumpfbeugung und spielt damit eine Rolle bei Wendemanövern. Der M. pectoralis profundus zieht als oberflächlicher Muskel bei den Phocinae unter der Blubber von den Ossa pubis und dem Rand des Os ilium (HUMPHRY 1868) bis zu den Cristae deltoideae der Humeri. Der M. pectoralis profundus ist sowohl an der Beugewelle der Dorsoventralundulation als auch der Stoßdämpferfunktion in der Sternal- und Pubicalregion beteiligt. Die caudale Verlagerung der Muskelfasern des M. pectoralis steht im Zusammenhang mit diesen neuen Auflagepunkten des Körpers. Zunächst nur unterstützend zu den im Verhältnis zur Rumpflänge kurzen Extremitäten, werden sie nach deren Verlust der Stützfunktion die alleinigen Auflagepunkte. Die Blubber entstand schon wesentlich früher im Laufe der Evolution als Isolator, um Wärmeverlust im Wasser zu

verhindern. Die Hinterextremitäten sind durch ihre Anatomie in der Horizontalebene fixiert. Bevor der *M. pectoralis profundus* die Pubikalregion bedeckt und vor dem vollständigen Verlust ihrer Stützfunktion agieren die Pedes als Widerlager bei der Landlokomotion. Beim Ruhen wird die Wirbelsäule der Phocinae vollständig durch den pneumatohydraulischen Körperinhalt gestützt, der über Rumpf und Rumpfwand mit geringem Energieaufwand gesteuert wird. Die Fortbewegung im Wasser erfolgt über eine laterale Beckenoszillation mit pseudoxialem Hinterextremitäteneinsatz, an der unter anderem der *M. iliocostalis lumborum* beteiligt ist. Mit Ausnahme von *Erignathus* hat dieser Muskel einen großflächigen Ursprung an der nach cranial gerichteten Medialfläche der Ala ossis ilii (HOWELL 1929) und zieht nach cranial an die Rippen. Durch die laterale Ausrichtung der Iliumschaufeln erhöht sich der physiologische Querschnitt des Muskels im Vergleich zu dem terrestrischer Carnivora oder übrigen Pinnipedia und ermöglicht durch alternierende Kontraktion eine starke Lateralflexion bei der Rumpfoszillation.

Die Monachinae (südliche Hundsrobben) bewegen sich im Wasser wie die Phocinae überwiegend über eine laterale Beckenoszillation, also pseudoaxial. Teilweise wird auch an Land eine laterale Rumpfundulation ähnlich der Schwimmbewegung eingesetzt und durch Schubbewegungen der Vorderextremitäten unterstützt (O'GORMAN 1963). Daneben findet die terrestrische Fortbewegung über eine Dorsoventralundulation wie bei den Phocinae statt. Die Anatomie der distalen Hinterextremität entspricht jener der Phocinae. Auch hier ist eine Stützfunktion an Land aufgrund der anatomischen Bedingungen nicht mehr möglich (Kapitel 4.3 und Kapitel 6.3). Trotz kleinerer Abweichungen in Muskelgröße und Ansatzfläche der Hinterextremitäten und des Rumpfes ist davon auszugehen, dass das Prinzip der Rumpferspannung dem der Phocinae entspricht. Blubber und *M. pectoralis* wirken auch hier an der Stoßdämpferfunktion im Brust- und Beckenbereich mit. Monachinae unterscheiden sich von den Phocinae in ihrem Äußeren überwiegend durch ihre größeren und schwereren Körper und den längeren, tragflächenähnlichen Vorderextremitäten. Diese werden artabhängig bei der Wasser- und Landlokomotion eingesetzt. Bei *Mirounga* wirken sie während der Landlokomotion unterstützend beim Abheben des cranialen Rumpfbereichs. Aufgrund der Form der Phalangengelenke ist den Monachinae kein „haulage grip“ an Land möglich. Dieser ermöglicht den Phocinae durch Greifen in den Untergrund mit der Terminalphalanx der Manus (KING 1966) ein Vorwärtsziehen des Körpers, beispielsweise über Unebenheiten am Boden. Die langen Krallen können dabei als Anker eingesetzt werden. Bei den Monachinae sind die Krallen reduziert. Offen bleibt, ob die Funktion der Vorderextremitäten während der Land- und auch Wasserlokomotion bei den Monachinae eigene

Konstruktionstypen begründet. Dazu sind mehr Aufnahmen zur Lokomotion und umfassendere Daten zur Anatomie notwendig.

- die **Otariidae** (Ohrenrobben): Die Rumpfverspannung der Otariidae entspricht der anderer tetrapoder Mammalia. Sie sind an Land zu verschiedenen Gangarten mit vom Untergrund abgestemtem Rumpf in der Lage. Im Gegensatz zu den meisten tetrapoden Mammalia, bei denen die Längsachse des Beckens einen flachen Winkel zum Untergrund aufweist, steht die Längsachse des Beckens bei den Otariidae nahezu senkrecht zum Untergrund und der Thoracolumbalbereich gelangt in eine starke Kyphose ähnlich wie bei den Hasenartigen (Lagomorpha), deren Hinterextremitäten durch die starke Winkelung der Gelenke den Körper im Beckengürtel weniger weit vom Untergrund abheben. Diese Kyphose ist notwendig, um trotz der durch den Muskelverlauf stark gewinkelten Position der Hinterextremitäten Vollkontakt zwischen Plantarfläche der Pedes und dem Untergrund herzustellen (Plantigradie). Zusätzlich zur Muskelhemmung wird die Beweglichkeit der Hinterextremitäten stark durch dermale Einschlüsse gehemmt, welche auch eine laterale Auslenkung der Extremitäten verhindert. Während der Wasserlokomotion, bei der das Pelvis in der Waagrechten gehalten wird, begünstigt die Konfiguration der Hinterextremitäten die Stromlinienform des Körpers und ermöglicht den Hinterflossen ihre Funktion als Stabilisatoren. Beim Schwimmen wirkt das gleiche Verspannungssystem wie an Land, es versteift und stabilisiert den Rumpf, was die Energiekosten der Fortbewegung reduziert (FISH *et al.* 2003).
- **Odobenus** (Walrosse): Auch dieser Konstruktionstyp zeigt die typische Rumpfverspannung terrestrischer Mammalia. Wie bei den Otariidae behalten die Extremitäten ihre Stützfunktion. Aufgrund der im Vergleich zu den Otariidae größeren Körpermassen liegen bei adulten Tieren während der Landlokomotion Bauch und Brust dem Untergrund auf und werden durch einen „forward lunge“ nach cranial geworfen. Dadurch sind zusätzlich zur Stoßdämpferfunktion der Vorderextremitäten insbesondere im Bereich des Brustkorbes weitere Stoßdämpfer zum Auffangen der Rumpfmasse notwendig. Ähnlich wie bei den Phocinae wird diese Funktion durch die ventrale Blubber und dem im Vergleich zu den Otariidae weiter caudal ansetzenden M. pectoralis übernommen. Dies zeigt, dass zusätzliche Stoßdämpfer im dermalen Aktionsbereich vor einem möglichen Verlust der Stützfunktion der Extremitäten entstehen müssen. Die Blubber entwickelte sich im Zuge der Lebensweise im Wasser als Isolator des Körpers, war also bereits vor der Einwanderung der Muskelfasern caudal des Sternum vorhanden. Die Hinterextremitäten sind wie bei den zuvor erwähnten Konstruktionstypen so verspannt, dass eine komplette Streckung des Kniegelenks unmöglich wird. Um bei der Lokomotion an Land eine

Plantigradie aufrechtzuerhalten, nimmt auch bei *Odobenus* die Hinterextremität an Land bei der Stützfunktion eine Hockstellung ein und stellt das Becken wie bei den Otariidae weiter in die Senkrechte. Beim Schwimmen stabilisiert die Konfiguration der Hinterextremitäten den Rumpf gegen Rollschwingungen.

Das Verspannungssystem von *Odobenus* ähnelt wohl aufgrund der Landlokomotion sehr dem der Otariidae, insbesondere bei juvenilen Tieren, zeigt aufgrund der Stoßdämpferfunktion der ventralen Blubber aber auch Ähnlichkeiten mit den Phocinae. Blubber ist bei allen marinen Säugetieren zur Isolation des Körpers vorhanden. Um in die Verspannung des Rumpfes als Stoßdämpfer integriert zu werden, müssen die Phocidae und auch *Odobenus* vor der Änderung ihrer Lokomotionsform an Land bereits aquatisch geworden sein. Die Phocidae und *Odobenus* haben im Vergleich zu den Otariidae eine dickere Blubberschicht. Dies hängt nur bedingt mit der Stoßdämpferfunktion zusammen, vielmehr ist hier ein Zusammenhang mit dem Verbreitungsgebiet der Arten anzunehmen. Während das Walross und viele Phocidae in arktischen und antarktischen Regionen leben, sind die Otariidae in eher gemäßigten Breiten mit kalten Meeresströmungen zu finden.

Um schrittweise Evolutionsabläufe hinreichend darzulegen, ist neben dem genauen Verständnis der Zielkonstruktionen auch eine gründliche Beschreibung der Ausgangskonstruktion(en) notwendig (BISHOP 2008). In der vorliegenden Arbeit wurden zwei mögliche Vorläufer der Pinnipedia erarbeitet, eine rumpfflexible Konstruktion sowie eine Konstruktion mit gedrungenem Rumpf. Ausgehend von beiden Vorläuferkonstruktionen wurden schrittweise Evolutionsprozesse für die drei rezenten pinnipeden Konstruktionstypen entwickelt – die Otariidae, die Phocinae und *Odobenus*. Die einzelnen, hypothetischen Zwischenkonstruktionen müssen dabei lückenlos ineinander übergehen und strukturell irreversible Veränderungen aufweisen, welche auch als sogenannte Rückveränderungssperren bezeichnet werden (HERKNER 1999).

Da die vorliegenden Daten über Monachinae nicht ausreichen, um hier eindeutig zu klären, ob sie das Konstruktionsprinzip der Phocinae teilen oder selbst mehreren Konstruktionstypen entsprechen, wurden für diese Gruppe keine hypothetischen Zwischenkonstruktionen entwickelt. Lässt man die Vorderextremitäten außer Acht, deuten die Verspannung von Rumpf und Hinterextremitäten auf einen zumindest teilweise gemeinsamen Evolutionsablauf mit den Phocinae. Diese Annahme passt auch zu den bisher erfolgten Studien über die Verwandtschaft der Phocidae mit dem Ergebnis einer Monophylie innerhalb dieser Gruppe (WILG 1983, DAVIS et al. 2004, HIGDON et al. 2007).

Obwohl die rezenten Gruppen der Pinnipedia sich in ihrer Anatomie unterscheiden, lassen sich alle auf die gleichen Vorläuferkonstruktionen zurückführen und zeigen in ihrer Evolution Parallelen. Im Zuge der Reduktion der proximalen Elemente in den Hinterextremitäten und dem fortschreitenden Einschluss der Extremitäten in die Körperkontur kommt es bereits bei den hypothetischen Zwischenstufen zur Senkrechtstellung des Beckens, um bei der Landlokomotion weiterhin eine Plantigradie aufrechtzuerhalten. Dies bleibt sowohl bei den Otariidae als auch bei *Odobenus* bis in die Zielkonstruktion erhalten. Nur bei den Phocidae wird das Becken in der Zielkonstruktion aufgrund des Verlustes der Stützfunktion der Hinterextremitäten während der Landlokomotion wie beim Schwimmen in der Waagrechten gehalten. Auch rumpfflexible Konstruktionen wie Frettchen (*Mustela*) halten ihr Becken bei der Landlokomotion eher in der Vertikalen, um die Körperlänge für ein besseres Manövrierverhalten zu reduzieren. Der höchste Punkt liegt dabei im thoracolumbalen Übergang. Bei den pinnipedten Gruppen verschiebt sich die Knickzone der Wirbelsäule aufgrund der Reduktion der Ossa ilii nach caudal, wodurch eine im Vergleich zu den terrestrischen Carnivora flexiblere Lendenregion entsteht, was insbesondere die Manövrierfähigkeit im Wasser verbessert. Auch die Verspannung der Hinterextremitäten ist zwischen den einzelnen Gruppen ähnlich, bei denen sich die Ansatzstellen der Ischiocruralmuskulatur am Crus nach distal verschieben bzw. erweitern und so eine permanente Flexion des Kniegelenks verursachen und den Unterschenkel an das Becken annähern, was insbesondere während des Schwimmens die Hinterextremitäten in der Horizontalen stabilisiert. Da hierbei die einzelnen beteiligten Muskeln in ihren Ansätzen gruppentypisch variieren, lässt sich eine konvergente Entwicklung annehmen.

Unabhängig von der Ausgangskonstruktion wurden für die drei pinnipedten Gruppen lückenlose und stimmige Abläufe mit strukturell irreversiblen Veränderungen entwickelt, so dass es unmöglich ist, eine der beiden Ausgangskonstruktionen als wahrscheinlicher anzunehmen.

Da sich alle pinnipedten Konstruktionen von denselben terrestrischen Konstruktionen ableiten lassen, wären die Pinnipedia ein Monophylum. Dies stimmt mit Ergebnissen zur Karyotypie (ARNASON 1974, 1977, FAY *et al.* 1967), repetitiven DNA (ARNASON & WIDEGREN 1986), mtDNA (DAVIS *et al.* 2004, DELISLE & STROBECK 2005, ARNASON *et al.* 2007, FULTON & STROBECK 2010), nDNA (FULTON & STROBECK 2010), Albuminen (SARICH 1969), Cytochrom b (LENTO *et al.* 1995, LEDJE & ARNASON 1996a, AGNARSSON *et al.* 2010), 12S rRNA (LENTO *et al.* 1995, LEDJE & ARNASON 1996b) und weiteren Genanalysen (FLYNN *et al.* 2005, SATO *et al.* 2006, 2009, FULTON & STROBECK 2006) sowie phylogenetischen Merkmalsanalysen (BERTA & WYSS 1994) überein.

Aber die gleiche Ausgangskonstruktion bedeutet nicht zwangsläufig denselben Vorfahren und damit nicht zwingend eine Monophylie der Gruppe. Zwei Punkte geben zu denken.

Rezent zeigen nur die Phocinae kräftige Krallen an den Vorder- und Hinterextremitäten. Die Monachinae als Schwestergruppe haben dagegen reduzierte Krallen. Einige rezente Monachinae wie *Ommatophoca* und *Hydrurga* zeigen an den distalen Digiti kurze Knorpelstücke zur Verlängerung der Flosse (KING 1983). Damit knorpelige Verlängerungen an den distalen Phalangen ansetzen können, müssen zunächst die fest mit der Terminalphalanx verbundenen Krallen reduziert werden. Auch bei *Odobenus* und den Otariidae sind die Digiti an Manus und Pes distal durch Knorpelstäbe verlängert und die Krallen zu Nägeln oder teilweise vollständig reduziert. Da es jedoch beispielsweise auch bei den Lutrinae Arten mit reduzierten Krallen gibt, kann die Reduktion der Krallen bei *Odobenus* und den Otariidae bereits bei der terrestrischen Vorläuferkonstruktion oder einer frühen semiaquatischen Evolutionsstufe erfolgt sein. Damit besteht die Möglichkeit, dass trotz gleicher Konstruktion die Stammformen der Otariidae und von *Odobenus* im Gegensatz zu jener der Phocidae keine Krallen an den Digiti hatten. Das spräche für mindestens zwei verschiedene pinnipede Stammformen und damit für eine Polyphylie.

Ein weiterer Punkt, welcher an einer Monophylie zweifeln lässt, sind die behaarten Palmar- und Plantarflächen der Phocidae. Da nur die Vorderextremitäten an Land eingesetzt werden, und das in zumeist ziehender Form mit Einsatz der kräftigen Krallen als Widerlager, gibt es für die behaarten Volarflächen keine funktionelle Erklärung. Im Wasser durchnässt das Fell der Phocidae vollständig, der Körper wird einzig durch die Blubberschicht isoliert und die Flossen weisen Gegenstromwärmetauscher auf (MAUCK *et al.* 2003). Die Haarstruktur unterscheidet sich nicht von der terrestrischer Mammalia (LIWANAG *et al.* 2012a). Mit hoher Wahrscheinlichkeit hatte bereits der terrestrische Vorläufer der Phocidae Haare an den Palmar- und Plantarflächen. Behaarte Volarflächen findet man rezent bei verschiedenen Mammalia. Je nach Haarform und Lebensraum übernehmen diese unterschiedliche Funktionen. Allein beim Eisbären (*Ursus maritimus*, RENOUS *et al.* 1998) finden sich lange und kurze Haare an den Sohlen. Kurze, steife Haare verbessern die Bodenhaftung, die langen Haare an den Fußrändern erhöhen die Auftrittsfläche wie bei Schneeschuhen. Gleichzeitig wirken die Haare der Volarflächen auch als Kälteschutz gegen das eisige Substrat. Beim Fennek (LARIVIÈRE 2002) haben die Haare an den Volarflächen Hitzeschutzfunktion und verbessern die Traktion bei der Fortbewegung auf unverfestigtem Sand. Lagomorpha haben an ihren Sohlen starre Borsten, welche die Haftung auf Schnee und Stein verbessern und Stoßdämpferfunktion bei der Fortbewegung übernehmen

(MCBRIDE *et al.* 2006). Auch beim kleinen Panda (*Ailurus fulgens*) verbessern Haare an den Volarflächen die Bodenhaftung auf Schnee und möglicherweise auch beim Klettern auf den Bäumen (ROBERTS & GITTLEMAN 1984, FISHER 2011). Zusammenfassend ermöglichen behaarte Volarflächen also eine bessere Bodenhaftung auf unebenen Untergründen und wirken isolierend. Im Gegensatz zu den Phocidae haben Otariidae und *Odobenus* keine behaarten Volarflächen. Möglicherweise hatten auch deren Stammformen unbehaarte Palmar- und Plantarflächen. Auch dies spräche für eine Polyphyly der Pinnipedia trotz gleicher Vorläuferkonstruktionen.

Die (Paläo)biogeografie stützt meist eine Polyphyly der pinnipeden Gruppen mit Ursprung der Phocidae im Nord-Atlantik/Paratethys-Bereich (RAY 1976) und der Otariidae in der nordöstlichen Pazifikregion (WYNEN *et al.* 2001). DAVIES (1958) vermutet aufgrund der heutigen Verbreitung der Pinnipedia in Kaltwasserbereichen einen gemeinsamen Ursprung aller Pinnipedia im arktischen Becken, stützt so eine Monophylie. Auch DEMÉRÉ *et al.* (2003) stellen als Befürworter einer Monophylie die Hypothese eines gemeinsamen Ursprungs aller Pinnipedimorpha im Nordpazifik auf. Die Autoren merken allerdings an, dass die ersten phociden Fossilien im östlichen und westlichen Nordatlantik in Gesteinsschichten des mittleren Miozäns auftreten. Die ersten fossilen Otariidae finden sich dagegen in Gesteinsschichten des späten Miozäns im Nordpazifik. Vorläufer der Gruppen lassen sich auf das späte Oligozän zurückrechnen (BERTA & SUMICH 1999, ARNASON *et al.* 2006). Im Oligozän war das Klima kühl, die arktische Polkappe jedoch eisfrei (BOENIGK & WODNIOK 2014). Der Fossilbericht selbst verifiziert keine Monophylie der Pinnipedia.

Hinweise auf eine Polyphyly stellen aber keineswegs einen Widerspruch zu den genetischen und molekularbiologischen Daten dar, welche auf eine Monophylie der Pinnipedia weisen. Da sogar rezent sowohl der rumpfflexible als auch der gedrungene Konstruktionstyp bei den terrestrischen Mustelidae zu finden sind, könnten auch die Vorläufer der pinnipeden Gruppen mit dem entsprechenden Konstruktionstyp fossile Mustelidae sein. Damit wären die Ergebnisse konform mit denen vieler aktueller molekularbiologischer Befunde zur Monophylie und Verwandtschaft der Pinnipedia mit den Mustelidae (FLYNN & NEDBAL 1998, BININDA-EMONDS *et al.* 1999, FLYNN *et al.* 2005, FINARELLI & FLYNN 2006, FULTON & STROBECK 2006, SATO *et al.* 2006, 2009, ARNASON *et al.* 2007, SCHRÖDER *et al.* 2009 a, b, EIZIRIK *et al.* 2010). Das Taxon Pinnipedia wäre somit ein Paraphylum. Die Tatsache, dass rezent semiaquatische Mustelidea alle dem rumpfflexiblen Konstruktionstyp zuzuordnen sind (FISH & STEIN 1991), macht ebenfalls rumpfflexible Konstruktionen als Ausgangskonstruktion der Pinnipedia wahrscheinlicher.

Die Position von *Odobenus* kann mithilfe der vorliegenden Arbeit nicht zufriedenstellend geklärt werden. Aufgrund der einzig in dieser Gruppe auftretenden mobilen Fibula wahrscheinlich der ursprünglichen Konstellation, und der fehlenden Crista deltopectoralis am Humerus könnte *Odobenus* eine frühe Abspaltung eines gemeinsamen pinnipeden Vorläufers darstellen (LENTO *et al.* 1995) oder stammt von einem eigenen terrestrischen Vorläufer ab. Aufgrund anatomischer Merkmale und insbesondere durch die Flossen mit knorpeligen Verlängerungen und den nicht behaarten Volarflächen lässt sich *Odobenus* aber auch als Schwestergruppe der Otariidae einordnen. Auch dies wäre konform mit einer Vielzahl an molekularbiologischen Studien (SARICH 1969, REPENNING 1975, LENTO *et al.* 1995, LEDJE & ARNASON 1996a, b, FLYNN & NEDBAL 1998, ARNASON *et al.* 2002, 2006, DAVIS *et al.* 2004, DELISLE & STROBECK 2005, FLYNN *et al.* 2005, FULTON & STROBECK 2006, 2010, SCHRÖDER *et al.* 2009b).

Ein weiteres Ziel der Arbeit war die Klärung der Herkunft der lateralen Lumbaloszillation bei der Wasserlokomotion der Phocidae. Terrestrische Mammalia zeigen im Vergleich zu Reptilien während der Lokomotion nur schwache Lateralbewegungen der Lendenregion. Bei den Phocidae erzeugt dieser Bereich jedoch die Hauptbewegung für den Antriebsmodus im Wasser, was bei den nördlichen Hundsrobben durch eine laterale Auswärtsstellung der Ossa ilii und einer damit im Zusammenhang stehenden Änderung der Hebelwirkung verstärkt wird. Die Anforderungen an die einzelnen pinnipeden Ausgangskonstruktionen und die Rekonstruktion des phocinen Evolutionsablaufs führen zu der Annahme, dass der phocine oder phocide terrestrische Vorläufer bei der Fortbewegung im Wasser einen quadrupeden Paddelantrieb nutzte oder, im Falle einer rumpfflexiblen Ausgangskonstruktion, einen Paddelantrieb allein über die Hinterextremitäten ähnlich dem Fischotter (*Lutra*, FISH 1994) einsetzte. Beim Paddeln werden die Extremitäten in der Senkrechten, d.h. unter dem Körper bewegt und Vortrieb durch Verdrängung erzeugt („drag-based propulsion“, FISH 1996b, 2001). Terrestrische und semiaquatische Mammalia nutzen diesen Antriebsmodus zumeist beim Schwimmen an der Wasseroberfläche. Um jedoch ein Abtauchen des gesamten Körpers unter die Wasserlinie zu ermöglichen, wird auch eine laterale Komponente benötigt, so dass der Paddelantrieb in einen Ruderantrieb in der Horizontalen modifiziert wird, welcher weiterhin verdrängungsbasiert bleibt (FISH 1996b). Sowohl der Paddel- als auch der Ruderantrieb erfolgten in der Ausgangskonstruktion und den nachfolgenden evolutiven Zwischenstufen alternierend. Für die Ruderbewegung wurden insbesondere die Hinterextremitäten parallel zur Körperlängsachse ausgerichtet. Voraussetzung dafür ist eine Abduktionsfähigkeit in der Hüfte, welche mit einer Plantigradie des Vorläufers zusammenhängt. Die Pedes waren während der Kickbewegung in die Senkrechte gestellt. Diese Fußstellung bleibt bis zu den rezenten Phocidae erhalten. Im Zusammenhang mit

weiteren anatomischen Änderungen wie einer Längenreduktion der proximalen Extremität, weiter nach distal reichenden, breiteren Ansatzflächen der Ischiocruralmuskulatur am Unterschenkel sowie dem Einschluss der Extremitäten bis zu den Fußknöcheln in die Körperkontur wird die gesamte Hinterextremität schließlich immer weiter in der Körperlängsachse fixiert. Durch Vergrößerung der Intervertebrälräume (KING 1983, BERTA & SUMICH 1999) und der Processus transversi (PIERCE *et al.* 2011) in der Lendenregion, erhält dieser Wirbelsäulenabschnitt eine größere Beweglichkeit als in den vorhergehenden Konstruktionen. In dem Maße, in dem aufgrund der anatomischen Änderungen die Beweglichkeit der Stylo- und Zeugopodien nachließ, wurde der Lendenbereich in die Antriebsbewegung eingebunden und die Muskeltätigkeit der Hinterextremitäten auf Muskeln in der Lumbalregion verschoben. Als Reaktion auf die beim Schwimmen auf den Fuß wirkenden Kräfte und das mechanische Zusammenspiel von Muskel und Knochen verändert sich die Fußform graduell zu einer homozerken Flosse und durch den Einschluss der Extremitäten in die Körperkontur entsteht in der Zielkonstruktion eine doppelte Schwanzflosse, gebildet durch beide Pedes. Diese erzeugen einen pseudoaxialen Vortriebsmodus mit den gleichen Ab- und Adduktionsbewegungen wie während des Ruderns. Die „Schwanzflosse“ ermöglicht eine gerichtete, auftriebsbasierte Fortbewegung durch Rumpfflexionen, die wesentlich weniger Energie verbraucht als verdrängungsbasierte Antriebsmodi (FISH 1996b).

9 Zusammenfassung

Die Evolution und der Ursprung der pinnipeden Carnivora ist bis heute ungeklärt. Insbesondere die unterschiedlichen Fortbewegungsweisen der einzelnen Familien lassen eine Monophylie fragwürdig erscheinen, wie sie durch viele molekularbiologische Studien gestützt wird. Die Lokomotion mit der Anatomie in Korrelation gesetzt zeigt, dass die drei pinnipeden Familien drei verschiedenen bionomen Konstruktionen zuzuordnen sind. Mit der hier vorliegenden Arbeit wird außerdem erstmals ein schrittweiser Evolutionsablauf für die drei rezenten pinnipeden Konstruktionstypen erarbeitet. Für die Startkonstruktion wurden zunächst alle notwendigen Anforderungen erarbeitet. Alle rezenten Konstruktionen lassen sich auf zwei erarbeitete Ausgangskonstruktionen zurückführen, was zunächst auf eine Monophylie hindeutet. Dabei muss jedoch bedacht werden, dass die gleiche Konstruktion auch bei nicht miteinander verwandten Arten auftreten kann. Die Tatsache, dass nur die rezenten Phocidae alle behaarte Volarflächen und im Falle der Phocinae kräftige Krallen aufweisen, lässt trotz gleicher Ausgangskonstruktion einen polyphyletischen Ursprung vermuten. Trotzdem stellen die Ergebnisse dieser Arbeit keinen Widerspruch zu den bisherigen Arbeiten zur Monophylie dar. Beide erarbeiteten Ausgangskonstruktionen finden sich auch als Konstruktionen der Mustelidae wieder, die nach vielen molekularbiologischen Arbeiten als Schwestergruppe der Pinnipedia favorisiert werden. Die Pinnipedia sind demnach ein Paraphylum.

Summary

The evolution and origin of pinniped Carnivora has remained unresolved until now. The different methods of locomotion of each individual family make monophyly appear questionable, as it is supported by many molecularbiological surveys. By putting the locomotion in correlation with the anatomy, the three pinniped families are to be assigned to three different bionomic constructions. In this thesis, a stepwise evolutionary process for the three existing pinniped constructional types will be demonstrated for the first time. All necessary requirements for the initial construction have been worked out. All existing constructions can be restored to two acquired initial constructions, which have indicated monophyly at first. In doing so it has to be considered that the same construction can occur in species that are not related with each other. All existing Phocidae exhibit pilose volar faces, and in case of the Phocinae, their sturdy claws suggest a polyphyletic origin despite the same initial construction. Even though the results of this thesis are not in contradiction to previous academic papers dealing with monophyly. Both acquired initial constructions can be found for the Mustelidae as well, which are favored as a sister group to the Pinnipedia, according to many molecularbiological research papers. Thus, the Pinnipedia are a paraphylum.

Literatur

- ABELLA, J., MONTOYA, P. & MORALES, J. (2014) Paleodiversity of the Superfamily Ursoidea (Carnivora, Mammalia) in the Spanish Neogene, related to environmental changes. *J IBER GEOL* 40(1), 11-18.
- ADAM, P. (2000) Phylogenetic analysis of the Pinnipedimorpha (Mammalia) with an analysis of locomotor and feeding evolution. *J VERTEBR PALEONTOL* 20, 25A.
- ADAM, P. (2004) *Monachus tropicalis*. *MAMM SPECIES* 747, 1–9.
- ADAM, P. (2005) *Lobodon carcinophaga*. *MAMM SPECIES* 772, 1–14.
- AGNARSSON, I., KUNTNER, M. & MAY-COLLADO, L. (2010) Dogs, cats, and kin: A molecular species-level phylogeny of Carnivora. *MOL PHYLOGENET EVOL* 54, 726–745.
- ALEXANDER, R. (1996) Walking and Running. *MATH GAZ* 80, 262–26.
- ARGOT, C. (2001) Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the Didelphidae, and the Paleobiology of the paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *J MORPHOL* 247(1), 51-79.
- ARNASON, U. & WIDEGREN, B. (1986) Pinniped phylogeny enlightened by molecular hybridizations using highly repetitive DNA. *MOL BIOL EVOL* 3, 356–365.
- ARNASON, U. (1974) Comparative chromosome studies in Pinnipedia. *HEREDITAS* 76, 179–226.
- ARNASON, U. (1977) The relationship between the four principal pinniped karyotypes. *HEREDITAS* 87, 227–242.
- ARNASON, U., ADEGOKE, J., BODIN, K., ESA, Y., GULLBERG, A., NILSSON, M., SHORT, R., XU, X. & JANKE, A. (2002) Mammalian mitogenomic relationships and the root of the eutherian tree. *P NATL ACAD SCI USA* 99, 8151–8156.
- ARNASON, U., BODIN, K., GULLBERG, A., LEDJE, C. & MOUCHATY, S. (1995) A molecular view of pinniped relationships with particular emphasis on the true seals. *J MOL EVOL* 40, 78–85.
- ARNASON, U., GULLBERG, A., JANKE, A. & KULLBERG, M. (2007) Mitogenomic analyses of caniform relationships. *MOL PHYLOGENET EVOL* 45, 863–874.
- ARNASON, U., GULLBERG, A., JANKE, A., KULLBERG, M., LEHMAN, N. & VÄINÖLÄ, R. (2006) Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal. *MOL PHYLOGENET EVOL* 41, 345–354.
- BACKHOUSE, K. (1961) Locomotion of seals with particular reference to the forelimbs. *SYMP ZOOL SOC LOND* 5, 59–75.
- BAJPAI, S. & THEWISSEN, J. (2000) A new, diminutive Eocene whale from Kachchh (Gujarat, India) and its implications for locomotor evolution of cetaceans. *CURR SCI* 79, 1478–1482.

- BÄNSCH, C. (2014). „Die Schultergliedmaße des Hundes“: ein interaktives Lernprogramm zur Anatomie (Doctoral dissertation, München, Ludwig-Maximilians-Universität, Diss., 2014).
- BARNES, L. & RASCHKE, R. (1991) *Gomphotaria pugnax*, a new genus and species of late Miocene dusignathine otariid pinniped (Mammalia: Carnivora) from California. CONTRIB SCI LA 426, 1–16.
- BARNES, L., DOMNING, D. & RAY, C. (1985) Status of Studies on Fossil Marine Mammals. MAR MAMMAL SCI 1, 15–53.
- BARNETT, C. & NAPIER, J. (1953) The rotatory mobility of the fibula in eutherian mammals. J ANAT 87, 11–21.
- BEBEJ, R. (2009) Swimming Mode Inferred from Skeletal Proportions in the Fossil Pinnipeds *Enaliarctos* and *Allodesmus* (Mammalia, Carnivora). J MAMMAL EVOL 16, 77–87.
- BEENTJES, M. (1990) Comparative terrestrial locomotion of the Hooker's sea lion (*Phocarctos hookeri*) and the New Zealand fur seal (*Arctocephalus forsteri*): Evolutionary and ecological implications. ZOOLOGICAL J LINN SOC-LOND 98, 307–325.
- BERTA, A. & CHURCHILL, M. (2012). Pinniped taxonomy: Review of currently recognized species and subspecies, and evidence used for their description. MAMMAL REV 42(3), 207–234.
- BERTA, A. & MORGAN, G. (1985) A new sea otter (Carnivora: Mustelidae) from the Late Miocene and Early Pliocene (Hemphillian) of North America. J PALEONTOLOGY 59, 809–819.
- BERTA, A. & RAY, C. (1990) Skeletal morphology and locomotor capabilities of the archaic pinniped *Enaliarctos mealsi*. J VERTEBRATE PALEONTOLOGY 10, 141–157.
- BERTA, A. & SUMICH, J. (1999) Marine Mammals: Evolutionary Biology. Academic Press, London.
- BERTA, A. & WYSS, A. (1994) Pinniped phylogeny. PROC SAN DIEGO SOC NAT HIST 29, 33–56.
- BERTA, A. (1991) New *Enaliarctos* (Pinnipedimorpha) from the Oligocene and Miocene of Oregon and the role of “enaliactids” in pinniped phylogeny. SMITHSONIAN CONTR PALEOBIOLOGY 69, 1–33.
- BERTA, A. (1994a) A new species of phocoid pinniped *Pinnarctidion* from the early Miocene of Oregon. J VERTEBRATE PALEONTOLOGY 14, 405–413.
- BERTA, A. (1994b) New specimens of the pinnipediform *Pteronarctos* from the Miocene of Oregon. SMITHSONIAN CONTR PALEOBIOLOGY 78, 1–30.
- BERTA, A., RAY, C. & WYSS, A. (1989) Skeleton of the Oldest Known Pinniped, *Enaliarctos mealsi*. SCIENCE 244, 60–62.
- BIEWENER, A. (1989) Scaling body support in mammals: Limb posture and muscle mechanics. SCIENCE 245, 45–48.
- BIEWENER, A. (1990) Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion. SCIENCE 250, 1097–1103.

- BININDA-EMONDS, O. & GITTLEMAN, J. (2000) Are pinnipeds functionally different from fissiped carnivores? The importance of phylogenetic comparative analyses. *EVOLUTION* 54, 1011–1023.
- BININDA-EMONDS, O., GITTLEMAN, J. & KELLY, C. (2001) Flippers versus feet: comparative trends in aquatic and non-aquatic carnivores. *J ANIM ECOL* 70, 386–400.
- BININDA-EMONDS, O., GITTLEMAN, J. & PURVIS, A. (1999) Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *BIOL REV* 74, 143–175.
- BISAILLON, A. & PIERARD, J. (1981) Ostéologie du morse de l'Atlantique (*Odobenus rosmarus* L., 1758). Ceintures et membres. *ZBL VETERINARMEDIZIN* 10, 310–327.
- BISAILLON, A., PIERARD J. & LARIVIERE, N. (1976) Le segment cervical des carnivores (Mammalia: Carnivora) adaptés à la vie aquatique. *CAN J ZOOLOG* 54, 431- 436.
- BISHOP, K. (2008) The evolution of flight in bats: Narrowing the field of plausible hypotheses. *Q REV BIOL* 83, 153–169.
- BLIX & LENTFER (1979) Modes of thermal protection in polar bear cubs - at birth and on emergence from the den. *AM J PHYSIOL REGUL INTEGR COMP PHYSIOL* 236(1), R67-R74.
- BOENIGK, J., & WODNIOK, S. (2014). Biodiversität und Erdgeschichte. Springer-Verlag.
- BROWN, R. & BUTLER, J. (2000) The absolute necessity of chest-wall collapse during diving in breath-hold diving mammals. *AQUAT MAMM* 26, 26–32.
- BRYDEN, M. & FELTS, W. (1974) Quantitative anatomical observations on the skeletal and muscular systems of four species of Antarctic seals. *J ANAT* 118, 589–600.
- BRYDEN, M. (1971) Myology of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.). *ANTARCT RES SER* 18, 109–140.
- CAMPBELL, N. A. & REECE, J. B. (2003) Phylogenie und Systematik. In "Biologie", Spektrum Akad. Verl.
- CARRIER, D. R. (1987) The evolution of locomotor stamina in tetrapods: circumventing a mechanical constraint. *PALEOBIOLOGY*, 326-341.
- CHENEVAL, O., BLAKE, R., TRITES, A. & CHAN, K. (2007) Turning maneuvers in Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *MAR MAMMAL SCI* 23, 94–109.
- CHURCHILL, M., BOESSENECKER, R. W. & CLEMENTZ, M. T. (2014) Colonization of the Southern Hemisphere by fur seals and sea lions (Carnivora: Otariidae) revealed by combined evidence phylogenetic and Bayesian biogeographical analysis. *ZOOL J LINN SOC-LOND* 172(1), 200-225.
- CHURCHILL, M., CLEMENTZ, M. T. & KOHNO, N. (2014) Predictive equations for the estimation of body size in seals and sea lions (Carnivora: Pinnipedia). *J ANAT* 225(2), 232-245.

- CHURCHILL, M., CLEMENTZ, M. T. & KOHNO, N. (2015) Cope's rule and the evolution of body size in Pinnipedimorpha (Mammalia: Carnivora). *EVOLUTION* 69(1), 201-215.
- COSTA, D. P. & GALES, N. J. (2000) Foraging energetics and diving behavior of lactating New Zealand sea lions, *Phocarctos hookeri*. *J EXP BIOL* 203(23), 3655-3665.
- COSTA, D. P. & GALES, N. J. (2003) Energetics of a benthic diver: seasonal foraging ecology of the Australian sea lion, *Neophoca cinerea*. *ECOL MONOGR* 73(1), 27-43.
- COSTA, D. P., KUHN, C. E., WEISE, M. J., SHAFFER, S. A. & ARNOULD, J. P. (2004) When does physiology limit the foraging behaviour of freely diving mammals?. In International congress series (Vol. 1275, pp. 359-366). Elsevier.
- COZZUOL, M. (2001) A "northern" seal from the Miocene of Argentina: Implications for phocid phylogeny and biogeography. *J VERTEBR PALEONTOL* 21, 415-421.
- CUBO, J. & CASINOS, A. (1998) The variation of the cross-sectional shape in the longbones of birds and mammals. *ANN SCI NAT* 1, 51-62.
- DAGG, A. & WINDSOR, D. (1972) Swimming in Northern terrestrial mammals. *CAN J ZOOLOG* 50, 117-130.
- DAVIES, J. (1958) The Pinnipedia: an essay in zoogeography. *GEOGR REV* 48, 474-493.
- DAVIS, C., DELISLE, I., STIRLING, I., SINIFF, D. & STROBECK, C. (2004) A phylogeny of the extant Phocidae inferred from complete mitochondrial DNA coding regions. *MOL PHYLOGENET EVOL* 33, 363-377.
- DAVIS, D. (1949) The shoulder architecture of bears and other carnivores. *FIELDIANA: ZOOL MEMOIRS* 31, 285-305.
- DAVIS, D. (1964) The giant panda - A morphological study of evolutionary mechanisms. *FIELDIANA: ZOOL MEMOIRS* 3, 1-334.
- DE MUIZON, C. & BOND, M. (1982) Le Phocidae (Mammalia) miocène de la formation Paraná (Entre Rios, Argentine). *B MUS NATL HIST NAT, Section C* 4, 165-207.
- DE MUIZON, C. & HENDEY, Q. (1980) Late Tertiary seals of the South Atlantic Ocean. *ANN S AFR MUS* 82, 91-128.
- DE MUIZON, C. (1978) *Arctocephalus (Hydrarctos) lomasiensis*, subgen. nov. et nov. sp., un nouvel Otariidae du Mio- Pliocène de Sacaco (Pérou). *BULL INST FR ÉTUD ANDIN* 7, 169-188.
- DE MUIZON, C. (1981a) Premier signalement de Monachinae (Phocidae, Mammalia) dans le Sahélien (Miocène supérieur) d'Oran (Algérie). *PALAEOVERTEBRATA* 11, 181-194.
- DE MUIZON, C. (1981b) Les vertébrés fossiles de la formation Pisco (Pérou). Première partie: Deux nouveaux Monachinae (Phocidae, Mammalia) du Pliocene de sud-Sacaco. *TRAV INST FR ÉTUD ANDIN* 22, 161pp.

- DE MUIZON, C. (1981c) Une interprétation fonctionnelle et phylogénétique de l'insertion du psoas major chez les Phocidae. CR HEBD ACAD SCI 292, 859–862.
- DE MUIZON, C. (1982) Phocid phylogeny and dispersal. ANN S AFR MUS 89, 175–213.
- DELISLE, I. & STROBECK, C. (2005) A phylogeny of the Caniformia (order Carnivora) based on 12 complete protein-coding mitochondrial genes. MOL PHYLOGENET EVOL 37, 192–201.
- DEMÉRÉ, T. & BERTA, A. (2001) A re-evaluation of *Proneotherium repenningi* from the middle Miocene Astoria Formation of Oregon and its position as a basal odobenid (Pinnipedia: Mammalia). J VERTEBR PALEONTOL 21, 279–310.
- DEMÉRÉ, T. & BERTA, A. (2005) New skeletal material of *Thalassoleon* (Otariidae:Pinnipedia) from the late Miocene-early Pliocene (Hemphillian) of California. BULL FLA MUS NAT HIST 45, 379–411.
- DEMÉRÉ, T. (1994a) The family Odobenidae: a phylogenetic analysis of fossil and living taxa. PROC SAN DIEGO SOC NAT HIST 29, 99–123.
- DEMÉRÉ, T. (1994b) Two new species of fossil walruses (Pinnipedia: Odobenidae) from the upper Pliocene San Diego taxa. PROC SAN DIEGO SOC NAT HIST 29, 77–98.
- DEMÉRÉ, T., BERTA, A. & ADAM, P. (2003) Pinnipedimorph evolutionary biogeography. B AM MUS NAT HIST 279, 32–76.
- DIEDRICH, C. (2009) A late Pleistocene wolverine *Gulo gulo* (Linné, 1758) skeleton from the Sloup Cave in the Moravian Karst, Czech Republic. ANN NATURHIST MUS WIEN 110, 123–132.
- DIEDRICH, C. (2011) The world's oldest fossil seal record. NAT SCI 3, 914–920.
- DOMNING, D. (2001) The earliest known fully quadrupedal sirenian. NATURE 413, 625–627.
- DÖPPES, D. (2001) *Gulo gulo* (Mustelidae, Mammalia) im Jungpleistozän Mitteleuropas. BEITR PALÄONT 26, 1–95.
- DOUTT, J. K. (1954) The swimming of the opossum, *Didelphis marsupialis virginiana*. J MAMMAL 35:581-583.
- DOWNES, T. (1956) A new pinniped from the Miocene of Southern California: With remarks on the Otariidae. J PALEONTOL 30, 115–131.
- EBEL, K. (2014a) Caudalfunktion. <http://www.ebel-k.de>
- EBEL, K. (2014b) Mechanik. <http://www.ebel-k.de>
- EBEL, V. K., FALKENSTEIN, F., HADERER, F. & WILD, R. (1998) *Ctenosauriscus koeneni* (v. Huene) und der Rausuchier von Waldshut - Biomechanische Deutung der Wirbelsäule und Beziehungen zu *Chirotherium sickleri* Kaup. STUTTGARTER BEITR NATURK, Serie B 261,1 – 18
- EDLINGER, K., GUTMANN, W.F. & WEINGARTEN, M. (1991) Evolution ohne Anpassung. Aufsätze und Reden Nr 37 der Senckenbergischen Gesellschaft. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main.

- EIZIRIK, E., MURPHY, W., KOEPFLI, K.-P., JOHNSON, W., DRAGOO, J., WAYNE, R. & O'BRIEN, S. (2010) Pattern and timing of diversification of the mammalian order Carnivora inferred from multiple nuclear gene sequences. *MOL PHYLOGENET EVOL* 56, 49–63.
- ENGLISH, A. (1974) Aquatic locomotion and forelimb morphology in the California sea lion (*Zalophus californianus*). *ANAT REC* 178, 350–351.
- ENGLISH, A. (1976a) Limb movements and locomotor function in the California sea lion (*Zalophus californianus*). *J ZOOL* 178, 341–364.
- ENGLISH, A. (1976b) Functional anatomy of the hands of fur seals and sea lions. *AM J ANAT* 147, 1–18.
- ENGLISH, A. (1977) Structural correlates of forelimb function in fur seals and sea lions. *J MORPHOL* 151, 325–352.
- ERCOLI, M. D., ECHARRI, S., BUSKER, F., ÁLVAREZ, A., MORALES, M. M. & TURAZZINI, G. F. (2013) The functional and phylogenetic implications of the myology of the lumbar region, tail, and hind limbs of the lesser grison (*Galictis cuja*). *J MAMMAL EVOL* 20(4), 309–336.
- ESTES, J. (1980) *Enhydra lutris*. *MAMM SPECIES* 133, 1–8.
- EWER, R. F. (1998) *The carnivores*. Cornell University Press.
- FAY, F. (1985) *Odobenus rosmarus*. *MAMM SPECIES* 238, 1–7.
- FAY, F., Rausch, V. & Feltz, E. (1967) Cytogenetic comparison of some pinnipeds (Mammalia: Eutheria). *CAN J ZOOLOG* 45, 773–778.
- FELDKAMP, S. (1987a) Foreflipper propulsion in the California sea lion, *Zalophus californianus*. *J ZOOL* 212, 43–57.
- FINARELLI, J. & FLYNN, J. (2006) Ancestral state reconstruction of body size in the Caniformia (Carnivora, Mammalia): The effects of incorporating data from the fossil record. *SYST BIOL* 55, 301–313.
- FISCHER, M. S. (1994) Crouched posture and high fulcrum, a principle in the locomotion of small mammals: The example of the rock hyrax (*Procavia capensis*) (Mammalia: Hyracoidea). *J HUM EVOL* 26(5), 501–524.
- FISCHER, M., RIEGER, G. & WESTHEIDE, W. (2010) IV Bewegungsapparat: Postcraniales Skelett und Muskulatur, in: *Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- Oder Schädeltiere*. Spektrum Akademischer Verlag, pp. 53–76.
- FISH, F. & STEIN, B. (1991) Functional correlates of differences in bone density among terrestrial and aquatic genera in the family Mustelidae (Mammalia). *ZOOMORPHOLOGY* 110, 339–345.
- FISH, F. & BAUDINETTE, R. (1999) Energetics of locomotion by the Australian water rat (*Hydromys chrysogaster*): A comparison of swimming and running in a semi-aquatic mammal. *J EXP BIOL* 202, 353–363.

- FISH, F. & BAUDINETTE, R. (2006) Energetics of swimming by the ferret: Consequences of forelimb paddling. *COMP BIOCHEM PHYSIOL* 150, 136–143.
- FISH, F. & STEIN, B. (1991) Functional correlates of differences in bone density among terrestrial and aquatic genera in the family Mustelidae (Mammalia). *ZOOMORPHOLOGY* 110, 339–345.
- FISH, F. (1984) Mechanics, power output and efficiency of the swimming muskrat (*Ondatra zibethicus*). *J EXP BIOL* 110, 183–201.
- FISH, F. (1993a) Comparison of swimming kinematics between terrestrial and semiaquatic opossums. *J MAMMAL* 74, 275–284.
- FISH, F. (1993b) Influence of hydrodynamic design and propulsive mode on mammalian swimming energetics. *AUST J ZOOL* 42, 79–101.
- FISH, F. (1994) Association of propulsive swimming mode with behavior in river otters (*Lutra canadensis*). *J MAMMAL* 75, 989–997.
- FISH, F. (1996a) Measurement of swimming kinematics in small terrestrial mammals. In: Ossenkopp, K.-P., Kavaliers, M., Sanberg, P. (Eds.), *Measuring Movement and Locomotion: From Invertebrates to Humans*. Kluwer Academic Publishers.
- FISH, F. (1996b) Transition from drag-based to lift-based propulsion in mammalian swimming. *AM ZOOLOG* 36, 628–641.
- FISH, F. (2000) Biomechanics and energetics in aquatic and semiaquatic mammals: Platypus to whale. *PHYSIOL BIOCHEM ZOOL* 73, 683–698.
- FISH, F. (2001) A mechanism for evolutionary transition in swimming mode by mammals. In: Mazin, J., De Buffrénil, V. (Eds.), *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*. Pfeil-Verlag, München, pp. 261–287.
- FISH, F. (2004) Structure and mechanics of nonpiscine control surfaces. *IEEE J OCEANIC ENG* 29, 605–621.
- FISH, F. E. (1979) Thermoregulation in the muskrat (*Ondatra zibethicus*): the use of regional heterothermia. *COMP BIOCHEM PHYSIOL* 64, 391–397.
- FISH, F. E. (1998). Comparative kinematics and hydrodynamics of odontocete cetaceans: morphological and ecological correlates with swimming performance. *The J EXP BIOL* 201(20), 2867–2877.
- FISH, F., BAUDINETTE, R., FRAPPELL, B. & SARRE, M. (1997) Energetics of swimming by the platypus *Ornithorhynchus anatinus*: Metabolic effort associated with rowing. *J EXP BIOL* 200, 2647–2652.
- FISH, F., HURLEY, J. & COSTA, D. (2003) Maneuverability by the sea lion *Zalophus californianus*: turning performance of an unstable body design. *J EXP BIOL* 206, 667–674.

- FISH, F., INNES, S. & RONALD, K. (1988) Kinematics and estimated thrust production of swimming harp and ringed seals. *J EXP BIOL* 137, 157–173.
- FISH, F., SMELSTOYS, J., BAUDINETTE, R. & REYNOLDSS, P. (2002) Fur does not fly, it floats: buoyancy of pelage in semi-aquatic mammals. *AQUAT MAMM* 28, 103–112.
- FISHER, E. (1939) Habits of the Southern Sea Otter. *J MAMMAL* 20, 21–36.
- FISHER, R. E. (2011). Red panda anatomy. *Red panda Biology and Conservation of the First Panda*. Elsevier London. 89-100.
- FISHER, R., ADRIAN, B., BARTON, M., HOLMGREN, J. & TANG, S. (2009) The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): evidence from the forelimb. *J ANAT* 215, 611–635.
- FISHER, R., ADRIAN, B., ELROD, C. & HICKS, M. (2008) The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): evidence from the hindlimb. *J ANAT* 213, 607–628.
- FLYNN, J. & NEDBAL, M. (1998) Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Congruence vs. incompatibility among multiple data sets. *MOL PHYLOGENET EVOL* 9, 414–426.
- FLYNN, J. J., NEDBAL, M. A., DRAGOO, J. W. & HONEYCUTT, R. L. (2000) “Whence the red panda?” *MOL PHYLOGENET EVOL* 170, 190–199.
- FLYNN, J., FINARELLI, J., ZEHR, S., HSU, J. & NEDBAL, M. (2005) Molecular phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Assessing the impact of increased sampling on resolving enigmatic relationships. *SYST BIOL* 54, 317–337.
- FORD, L. & HOFFMANN, R. (1988) *Potos flavus*. *MAMM SPECIES* 321, 1–9.
- FREY, E. (1988) Das Tragsystem der Krokodile: eine biomechanische und phylogenetische Analyse. Staatliches Museum für Naturkunde.
- FREY, E., HERKNER, B., SCHRENK, F. & SEIFFERT, C. (1993) Reconstructing organismic constructions and the problem of *Leptictidium*'s locomotion. *KAUPEIA* 3, 89-95
- FRIANT, M. (1947) Recherches sur le fémur des Phocidae. *BULL MUS HIST NATL BELG* 23, 1–51.
- FRIEDMAN, C. & LEFTWICH, M. C. (2014) The kinematics of the California sea lion foreflipper during forward swimming. *BIOINSPIR BIOMIM* 9(4), 046010.
- FRISCH J., ØRISTLAND N. A. & KROG J. (1974) Insulation of furs in water. *COMP BIOCHEM PHYSIOL* 47, 403–410.
- FUJIWARA, S. I., KUWAZURU, O., INUZUKA, N. & YOSHIKAWA, N. (2009) Relationship between scapular position and structural strength of rib cage in quadruped animals. *J MORPHOL* 270(9), 1084-1094.
- FULTON, T. & STROBECK, C. (2006) Molecular phylogeny of the Arctoidea (Carnivora): Effect of missing data on supertree and supermatrix analyses of multiple gene data sets. *MOL PHYLOGENET EVOL* 41, 165–181.

- FULTON, T. L. & STROBECK, C. (2010) Multiple fossil calibrations, nuclear loci and mitochondrial genomes provide new insight into biogeography and divergence timing for true seals (Phocidae, Pinnipedia). *J BIOGEOGR* 37(5), 814-829.
- GAL, J. (1993a) Mammalian spinal biomechanics. I. Static and dynamic mechanical properties of intact intervertebral joints. *J EXP BIOL* 174, 247–280.
- GAL, J. (1993b) Mammalian spinal biomechanics. II. Intervertebral lesion experiments and mechanisms of bending resistance. *J EXP BIOL* 174, 281–297.
- GAMBARYAN, P. (1974) How mammals run - Anatomical adaptations. John Wiley & Sons, New York.
- GEBO, D. & ROSE, K. (1993) Skeletal morphology and locomotor adaptation in *Prolimnocyon atavus*, an early Eocene hyaenodontid creodont. *J VERTEBR PALEONTOLOGY* 13, 125–144.
- GEFFEN, E. (2004) Blanford's foxes, in: *The Biology and Conservation of Wild Canids*, 2004.
- GIBBENS, J. R. (2009) Demography of Australian fur seals (*Arctocephalus pusillus doriferus*) (Doctoral dissertation, University of Melbourne).
- GINGERICH, P. (2003) Land-to-sea transition in early whales: evolution of Eocene Archaeoceti (Cetacea) in relation to skeletal proportions and locomotion of living semiaquatic mammals. *PALEOBIOLOGY* 29, 429–454.
- GINGERICH, P. (2004) Whale evolution, in: *McGraw-Hill Yearbook of Science and Technology* 376–379.
- GINGERICH, P., RAZA, S., ARIF, M., ANWAR, M. & ZHOU, X. (1994) New Whale From The Eocene Of Pakistan And The Origin Of Cetacean Swimming. *NATURE* 368, 844–847.
- GIRTLE, D. (1987) Untersuchung über die Dauer des Bewegungszyklus – Stützbeinphase. Hangbeinphase, Phasenverschiebung- bei lahmen und bewegungsgestörten Pferden im Schritt und Trab sowie kinematische Beurteilungen zu deren Bewegungsmustern. (Vet. Med. Habil.). Wien.
- GODFREY, S. (1985) Additional observations of subaqueous locomotion in the California sea lion (*Zalophus californianus*). *AQUAT MAMM* 11, 53–57.
- GOETHE, F. & RAHM, U. (1965) Das Verhalten der Musteliden-das Verhalten der Klippschliefer (Hyracoidea) (Vol. 8). Walter de Gruyter.
- GOODRICH, E. S. (1930) *Studies on the structure and development of vertebrates*. Dover Publications Inc. P.
- GORDON, K. (1981) Locomotor behaviour of the walrus (*Odobenus*). *J ZOOLOG* 195, 349–367.
- GORDON, K. (1983) Mechanics of the limbs of the walrus (*Odobenus rosmarus*) and the California sea lion (*Zalophus californianus*). *J MORPHOL* 175, 73–90.
- GOSWAMI, A. & FRISCIA, A. (Eds.) (2010) *Carnivoran evolution: new views on phylogeny, form and function* (Vol. 1). Cambridge University Press.

- GRASSHOFF, M. (1994) Konzepte der Morphologie und die Rekonstruktion der Stammesgeschichte. Senckenberg-Buch 70, Frankfurt am Main, 201-220.
- GRAY, J. (1944) Studies in the Mechanics of the Tetrapod Skeleton. J EXP BIOL 20(2), 88-116.
- GUTMANN, W.F. & EDLINGER, K. (1994) Morphodynamik und Maschinentheorie: die Grundlage einer kausalen Morphologie. Senckenberg-Buch 70, Frankfurt am Main, 177-200.
- GUTMANN, W.F. (1972) Die Hydroskelett-Theorie. Aufsätze und Reden der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft 21: 1-91.
- GUTMANN, W.F. (1973) Der Konstruktionsplan der Cranioten: ein phylogenetisches Modell und seine methodisch-theoretischen Konstituenten. Courier Forschungs-Institut Senckenberg 3: 1-36.
- GUTMANN, W.F. (1994) Evolution von Konstruktionen: die Frankfurter Theorie. Senckenberg-Buch 70, Frankfurt am Main, 317-338.
- HELBING, H. (1921) Zur Skelettrekonstruktion eines oberoligocänen Fischotters. VERH SCHWEIZ NATURF GES, 101e Session Neuchatel 1920: 209–210.
- HENDEY, Q. & REPENNING, C. (1972) A Pliocene phocid from South Africa. ANN S AFR MUS 59, 71–98.
- HERKNER, B. (1999) Über die evolutionäre Entstehung des terapoden Lokomotionsapparates der Landwirbeltiere. Carlinea Beiheft. TextBild GmbH, Karlsruhe.
- HEYWARD, W. (2010) Running mechanics of the New Zealand sea lion (*Phocarctos hookeri*): changes with speed and size. University of Otago, Dunedin New Zealand.
- HICKMAN, G. C. (1979) The mammalian tail: A review of functions. MAMMAL REV 9, 143-157.
- HIGDON, J., BININDA-EMONDS, O., BECK, R. & FERGUSON, S. (2007) Phylogeny and divergence of pinnipeds (Carnivora: Mammalia) assessed using a multigene dataset. BMC EVOL BIOL 7, 216.
- HILDEBRAND, M. & GOSLOW, G. (2004) Vergleichende und funktionelle Anatomie der Wirbeltiere. Springer, Heidelberg.
- HILDEBRAND, M. (1968) Symmetrical gaits of dogs in relation to body build. J MORPHOL 124, 353–360.
- HO, A. M., MARKER, P. C., PENG, H., QUINTERO, A. J., KINGSLEY, D. M. & HUARD, J. (2008) Dominant negative Bmp5 mutation reveals key role of BMPs in skeletal response to mechanical stimulation. BMC DEV BIOL 8(1), 35.
- HOELZEL, A. (2002) Marine mammal biology: an evolutionary approach. Blackwell Science, Oxford.
- HOHN-SCHULTE, B., PREUSCHOFT, H., WITZEL, U. & DISTLER-HOFFMANN, C. (2013) Biomechanics and functional preconditions for terrestrial lifestyle in basal tetrapods, with special consideration of *Tiktaalik roseae*. HIST BIOL 25(2), 167-181.

- HOLMER, M. (2006) Röntgenbefunde an den Dornfortsätzen klinisch rückengesunder Warmblutpferde (Doctoral dissertation, Imu).
- HOLMES, T. (1980) Locomotor adaptations in the limb skeletons of North American mustelids (Doctoral dissertation, Humboldt State University).
- HOME, E. (1802) Description of the Anatomy of the *Ornithorhynchus hystrix*. PHILOS T R SOC B 92, 348–364.
- HOMYACK, J. A., VASHON, J. H., LIBBY, C., LINDQUIST, E. L., LOCH, S., MCALPINE, D. F. & PILGRIM, K. L. (2008) Canada lynx-bobcat (*Lynx canadensis* × *L. rufus*) hybrids at the southern periphery of lynx range in Maine, Minnesota and New Brunswick. AM MIDL NAT 159(2), 504–508.
- HORIKAWA, H. (1981) On a new fossil sea-lion from the Uonuma Group (Plio-Pleistocene), Ojiya, Niigata Prefecture, Central Japan. EARTH SCI 35, 159–178.
- HORNER, A. M. & BIKNEVICIUS, A. R. (2010) A comparison of epigeal and subterranean locomotion in the domestic ferret (*Mustela putorius furo*: Mustelidae: Carnivora). ZOOLOGY 113(3), 189–197.
- HORNER, A. M. (2011) Crouched Locomotion in Small Mammals: The Effects of Habitat and Aging (Doctoral dissertation, Ohio University).
- HOWARD, L. (1975) Muscular anatomy of the hindlimb of the sea otter (*Enhydra lutris*). PROC CALIF ACAD SCI 40, 335–416.
- HOWELL, A. (1929) Contribution to the comparative anatomy of the eared and earless seals (genera *Zalophus* and *Phoca*). PROC US NATL MUS 73, 1–142.
- HOWELL, A. (1937) The swimming mechanism of the platypus. J MAMMAL 18, 217–222.
- HUBER, E. (1934) Anatomical notes on Pinnipedia and Cetacea. PUBL CARNEGIE INSTN WASH 447, 105–136.
- HUMPHRY, G. (1868) On the myology of *Orycteropus capensis* and *Phoca communis*. J ANAT 2, 290–322.
- HUNT Jr., R. (2009) Long-legged pursuit carnivorans (Amphicyonidae, Daphoeninae) from the Early Miocene of North America. B AM MUS NAT HIST 318, 1–95.
- IRVING, L., PEYTON, L., BAHN, C. & PETERSON, R. (1962) Regulation of temperature in fur seals. PHYSIOL ZOOL 35, 275–284.
- IVANOFF, D. (2001) Partitions in the carnivoran auditory bulla: Their formation and significance for systematics. MAMMAL REV 31, 1–16.
- IVERSON, S. (2002) Blubber. In: Encyclopedia of Marine Mammals. Academic Press, San Diego, California, pp. 107–112.
- JANIS, C.M. & KELLER, J.C. (2001) Modes of ventilation in early tetrapods: Costal aspiration as a key feature of amniotes. ACTA PALAEONTOL POL 46, 2, 137–170.

- JENKINS Jr, F. & CAMAZINE, S. (1977) Hip structure and locomotion in ambulatory and cursorial carnivores. J ZOOLOG 181, 351–370.
- JENKINS Jr, F. (1971) Limb posture and locomotion in the Virginia opossum (*Didelphis marsupialis*) and in other non-cursorial mammals. J ZOOLOG 165, 303–315.
- JENKINS, P. A. & WEIJS, W. A. (1979) The functional anatomy of the shoulder in the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*). J ZOOLOG 188(3), 379-410.
- JOHANSSON, L. C. & LAUDER, G. V. (2004) Hydrodynamics of surface swimming in leopard frogs (*Rana pipiens*). J EXP BIOL 207(22), 3945-3958.
- JONES, K. E., SMAERS, J. B. & GOSWAMI, A. (2015) Impact of the terrestrial-aquatic transition on disparity and rates of evolution in the carnivoran skull. BMC EVOL BIOL 15(1), 8.
- JUNGNICKEL, S.N. & FREY E. (2011) Anatomy, locomotion and constructional morphology of the polecat and the ferret (*Mustela putorius putorius* and *M. p. furo*, Mustelidae, Carnivora). aus: van der Geer, A., & Athanassiou, A.. European Association of Vertebrate Palaeontologists.
- KAISER, H. (1972) Vergleichende Untersuchungen über die Knochenstruktur der Pinnipedia. Über die Knochenstruktur des Skeletts vom Walross, *Odobenus rosmarus*. ANAT ANZEIGER 131, 454–465.
- KASTELEIN, R., SCHOONEMAN, N. & WIEPKEMA, P. (2000) Food consumption and body weight of captive Pacific walruses (*Odobenus rosmarus divergens*). AQUAT MAMM 26, 175–190.
- KELLOGG, A. (1931) Pelagic mammals from the Temblor Formation of the Kern River region, California. PROC CALIF ACAD SCI, 4th series 19, 217–397.
- KELLOGG, R. (1921) A new pinniped from the upper Pliocene of California. J MAMMAL 2, 212–226.
- KELLOGG, R. (1922) Pinnipeds from Miocene and Pleistocene deposits of California. BULL DEP GEOL SCI, UNIV CALIF 13, 23–132.
- KELLOGG, R. (1925) Structure of the flipper of a Pliocene pinniped from San Diego County, California. PUBL CARNEGIE INSTN WASH 348, 97–116.
- KING, J. (1966) Relationships of the hooded and elephant seals (genera *Cystophora* and *Mirounga*). J ZOOLOG 148, 385–398.
- KING, J. (1969) Some aspects of the anatomy of the Ross seal, *Ommatophoca rossi* (Pinnipedia: Phocidae). BRIT ANTARCT SURV 63, 1–54.
- KING, J. (1983) Seals of the world., 2nd ed. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- KOHNO, N. (1994) A new Miocene pinniped in the genus *Prototaria* (Carnivora: Odobenidae) from the Moniwa Formation, Miyagi, Japan. J VERTEBR PALEONTOLOGY 14, 414–426.
- KOJESZEWSKI, T. & FISH, F. E. (2007) Swimming kinematics of the Florida manatee (*Trichechus manatus latirostris*): Hydrodynamic analysis of an undulatory mammalian swimmer. J EXP BIOL 210(14), 2411-2418.

- KÖNIG, H. (2012) Anatomie der Haussäugetiere: Lehrbuch und Farbatlas für Studium und Praxis., 5th ed. Schattauer Verlag, Stuttgart.
- KORETSKY, I. & RAY, C. (1994) *Cryptophoca*, new genus for *Phoca maeotica* (Mammalia: Pinnipedia: Phocinae), from upper Miocene deposits in the northern Black Sea region. PROC BIOL SOC WASH 107, 17–26.
- KRÜGER, W. (1958) Der Bewegungsapparat (Fortsetzung). 8, Walter de Gruyter & Co.
- KRUUK, H. & BALHARRY, D. (1990) Effects of sea water on thermal insulation of the otter, *Lutra lutra*. J ZOOL 220, 405–415.
- KUHN, R. (2009) Comparative analysis of structural and functional hair coat characteristics, including heat loss regulation, in the Lutrinae (Carnivora: Mustelidae). Universität Hamburg, Hamburg.
- KUHN, R., ANSORGE, H., GODYNICKI, S. & MEYER, W. (2010) Hair density in the Eurasian otter *Lutra lutra* and the Sea otter *Enhydra lutris*. ACTA THERIOL 55, 211–222.
- KÜMMELL, S. (2009) Die Digiti der Synapsida: Anatomie, Evolution und Konstruktionsmorphologie. (Dissertation). Universität Witten/Herdecke, Witten.
- KUMMER, B. (1959) Biomechanik des Säugetierskeletts. In: Kükenthals Handbuch der Zoologie, 1-80.
- LAMBERT, W. (1997) The osteology and paleoecology of the giant otter *Enhydritherium terraenovae*. J VERTEBR PALEONTOL 17, 738–749.
- LAMY, A.-C. (2001) Anatomie topographique du membre thoracique de l'ours brun (*Ursus arctos*).
- LARIVIÈRE, S. (2002) *Vulpes zerda*. MAMM SPECIES 714, 1–5.
- LEBOUCQ, H. (1904a) Organogénie des pinnipèdes. 1. Les extrémités. RESULT VOY BELG ZOOL 9, 20pp.
- LEDJE, C. & ARNASON, U. (1996a) Phylogenetic analyses of complete cytochrome b genes of the order carnivora with particular emphasis on the Caniformia. J MOL EVOL 42, 135–144.
- LEDJE, C. & ARNASON, U. (1996b) Phylogenetic relationships within caniform carnivores based on analyses of the mitochondrial 12S rRNA gene. J MOL EVOL 43, 641–649.
- LENTO, G., HICKSON, R., CHAMBERS, G. & PENNY, D. (1995) Use of spectral analysis to test hypotheses on the origin of pinnipeds. MOL BIOL EVOL 12, 28–52.
- LEVERMANN, N., GALATIUS, A., EHLME, G., RYSGAARD, S. & BORN, E. (2003) Feeding behaviour of free-ranging walrus with notes on apparent dexterity of flipper use. BMC ECOL 3, 9.
- LING, J. & BRYDEN, M. (1992) *Mirounga leonona*. MAMM SPECIES 391, 1–8.
- LIWANAG, H. E., BERTA, A., COSTA, D. P., ABNEY, M. & WILLIAMS, T. M. (2012a) Morphological and thermal properties of mammalian insulation: the evolution of fur for aquatic living. BIOL J LINN SOC 106(4), 926-939.

- LIWANAG, H. E., BERTA, A., COSTA, D. P., BUDGE, S. M. & WILLIAMS, T. M. (2012b) Morphological and thermal properties of mammalian insulation: the evolutionary transition to blubber in pinnipeds. *BIOL J LINN SOC* 107(4), 774-787.
- LODÉ, T. (1999) Comparative measurements of terrestrial and aquatic locomotion in *Mustela lutreola* and *M. putorius*. *Z SAUGETIERKD* 64, 110–115.
- LONG Jr, J., SCHUMACHER, J., LIVINGSTON, N. & KEMP, M. (2006) Four flippers or two? Tetrapodal swimming with an aquatic robot. *BIOINSPIR BIOMIM* 1, 20–29.
- LOUGHLIN, T., PEREZ, M. & MERRICK, R. (1987) *Eumetopias jubatus*. *MAMM SPECIES* 283, 1–7.
- LUCAE, J. (1876) Die Robbe und die Otter in ihrem Knochen- und Muskelskelet. *ABH SENCK GES* 8, 277–378.
- LYON, G. (1937) Pinnipeds and a sea otter from the Point Mugu shell mound of California. *UNIV CALIF PUBL BIOL SCI* 1, 133–168.
- MACDONALD, D. (Ed.) (2003) Enzyklopädie der Säugetiere. Könnemann in der Tandem-Verlag-GmbH.
- MCCBRIDE, E.A., HEARNE, G. & MAGNUS, E. (2006) Thumper, fiver, wee-er, biter - The natural behaviour of rabbits and its influence on behaviour problems. In, *Companion Animal Behaviour Therapy Study Group "Natural Behaviour and its Influence on Behavioural Problems"*, Birmingham, UK, 19 Apr 2006. 3pp, 15-17.
- MCCLEARN, D. (1992) Locomotion, posture, and feeding behavior of kinkajous, coaties, and racoons. *J MAMMAL* 73, 245–261.
- MCDONALD, M. A., HILDEBRAND, J. A. & WEBB, S. C. (1995) Blue and fin whales observed on a seafloor array in the Northeast Pacific. *J ACOUST SOC AM* 98(2), 712-721.
- MCLAREN, I. (1960) Are the Pinnipedia biphyletic? *SYST ZOOL* 9, 18–28.
- MCMANUS, J. J. (1970) Behavior of captive opossums, *Didelphis marsupialis virginiana*. *AM MIDL NAT* 84, 144-169
- MCMINN, R. M. (1994) *Last's Anatomy-Regional and Applied*. London: Churchill Livingstone, 1994.
- MELDRUM, D. (1993) On plantigrady and quadrupedalism. *AM J PHYS ANTHROPOL* 91, 379–385.
- MILLER, E. H., Sung, H. C., Moulton, V. D., Miller, G. W., Finley, J. K. & Stenson, G. B. (2007) Variation and integration of the simple mandibular postcanine dentition in two species of phocid seal. *J MAMMAL* 88(5), 1325-1334.
- MITCHELL, E. & TEDFORD, R. (1973) The Enaliarctinae, a new group of extinct aquatic Carnivora and a consideration of the origin of the Otariidae. *B AM MUS NAT HIST* 151, 201–284.
- MITCHELL, E. (1961) A new walrus from the Imperial Pliocene of southern California: with notes on odobenid and otariid humeri. *LACM CONTRIB SCI* 44, 1–28.

- MITCHELL, E. (1966) The Miocene pinniped *Allodesmus*. UNIV CALIF PUBL GEOL SCI 61, 1–105.
- MITCHELL, E. (1967) Controversy over diphyly in pinnipeds. SYST ZOOL 16, 350–351.
- MITCHELL, E. (1975) Parallelism and convergence in the evolution of Otariidae and Phocidae. RAPP P-V REUN 169, 12–26.
- MIZELLE, J. (1935) Swimming of the muskrat. J MAMMAL 16, 22–25.
- MORI, M. (1958) The skeleton and musculature of *Zalophus*. OKAJIMAS FOLIA ANAT JPN 31, 204–284.
- MORITZ, S. (2006) Dreidimensionale Fasertypenverteilung in der paravertebralen Muskulatur von *Mustela putorius f. furo* unter Berücksichtigung der Rückenbewegung während der Lokomotion (Diplomarbeit). Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- MORITZ, S., FISCHER, M. S. & SCHILLING, N. (2007) Three-dimensional fibre-type distribution in the paravertebral muscles of the domestic ferret (*Mustela putorius f. furo*) with relation to functional demands during locomotion. ZOOLOGY 110(3), 197–211.
- MURIE, J. (1870a) On *Phoca groenlandica*, Mull. Its mode of progression and its anatomy. PROC ZOOL SOC LOND 1870, 604–608.
- MURIE, J. (1870b) (Note on the anatomy of the walrus.). PROC ZOOL SOC LOND 1870, 544–545.
- MURIE, J. (1871) Researches upon the anatomy of the Pinnipedia. Part I: On the walrus (*Trichechus rosmarus*). TRANS ZOOL SOC LOND 7, 411–464.
- MURIE, J. (1872) Researches upon the anatomy of the Pinnipedia. Part II: Descriptive anatomy of the sea lion (*Otaria jubata*). TRANS ZOOL SOC LOND 7, 527–596.
- MURIE, J. (1874) Researches upon the anatomy of the Pinnipedia. Part III: Descriptive anatomy of the sea lion (*Otaria jubata*). TRANS ZOOL SOC LOND 8, 501–582.
- NARITA, Y. & KURATANI, S. (2005) Evolution of the Vertebral Formulae in Mammals: A Perspective on Developmental Constraints. J EXP ZOOL 304, 91–106.
- NAUEN, J. C. & LAUDER, G. V. (2000) Locomotion in scombrid fishes: morphology and kinematics of the finlets of the chub mackerel *Scomber japonicus*. J EXP BIOL 203(15), 2247–2259.
- NICKEL, R., SCHUMMER, A. & SEIFERLE, E. (2004) Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, 8th ed. Parey Verlag, Stuttgart.
- NICOLIER, A. (2001) Anatomie topographique du membre pelvien de l'ours brun (*Ursus arctos*). Universite Claude-Bernard, Lyon.
- NOJIMA, T. (1990) A morphological consideration of the relationships of pinnipeds to other carnivorans based on the bony tentorium and bony falx. MAR MAMMAL SCI 6, 54–74.
- Nomina Anatomica Veterinaria, 5th ed, (2005) World Association of Veterinary Anatomists, Hamburg, Columbia, Ghent, Sapporo.

- NYAKATURA, K. & BININDA-EMONDS, O. R. (2012) Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. BMC BIOL 10(1), 12.
- O'GORMAN, F. (1963) Observations on terrestrial locomotion in Antarctic seals. PROC ZOOL SOC LOND 141, 837–850.
- OHATA, C., MILLER, L. & KAJIMURA, H. (1977) Northern fur seal thermoregulation: thermal responses to pelagic conditions. J THERM BIOL 2, 141–143.
- ORLOV, J. (1931) Über die Reste eines primitiven Pinnipediers aus den neogenen Ablagerungen Westsibiriens. C R ACAD SCI USSR 3, 67–70.
- ORLOV, J. (1933) *Semantor macrurus* (ordo Pinnipedia, Fam. Semantoridae fam. nova) aus den Neogen Ablagerungen Westsibiriens. TRUDY PALEOZOOL INST 2, 165–262.
- ORTHMANN, T. (2000) Telemetrische Untersuchungen zur Verbreitung, zum Tauchverhalten und zur Tauchphysiologie von Seehunden (*Phoca vitulina vitulina*) des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres. Christian-Albrechts-Universität, Kiel.
- OWEN, R. (1853) On the anatomy of the walrus. PROC ZOOL SOC LOND 1853, 103–106.
- PARCHMAN, A. J., REILLY, S. M. & BIKNEVICIUS, A. R. (2003) Whole-body mechanics and gaits in the gray short-tailed opossum *Monodelphis domestica*: integrating patterns of locomotion in a semi-erect mammal. J EXP BIOL 206(8), 1379–1388.
- PASITSCHNIAK-ARTS, M. (1993) *Ursus arctos*. MAMM SPECIES 439, 1–10.
- PATTERSON, C. (1988) Homology in Classical and Molecular Biology. MOL BIOL EVOL 5, 603–605.
- PATTERSON, C., WILLIAMS, D. & HUMPHRIES, C. (1993) Congruence between molecular and morphological phylogenies. ANNU REV ECOL SYST 24, 153–188.
- PAUWELS, F. (1965) Gesammelte Abhandlungen zur funktionellen Anatomie des Bewegungsapparates. Berlin.
- PERRIN, W., WÜRSIG, B. & THEWISSEN, J. (Eds.) (2008) Encyclopedia of Marine Mammals., 2nd ed. Academic Press.
- PIERARD, J. & BISAILLON, A. (1978) Osteology of the Ross seal, *Ommatophoca rossi*. ANTARCT RES SER 31, 1–24.
- PIERARD, J. & BISAILLON, A. (1983) Ostéologie du morse de l'atlantique (*Odobenus rosmarus*, L., 1758). Squelette axiale. ZBL VETERINARMEDIZIN 12, 33–52.
- PIERARD, J. (1971) Osteology and myology of the Weddell seal *Leptonychotes weddelli* (Lesson, 1826). ANTARCT RES SER 18, 53–108.
- PIERCE, S., CLACK, J. & HUTCHINSON, J. (2011) Comparative axial morphology in pinnipeds and its correlation with aquatic locomotory behaviour. J ANAT 219, 502–514.
- POGLAYEN-NEUWALL, I. & TOWEILL, D. E. (1988) *Bassariscus astutus*. MAMM SPECIES 327, 1–8.

- POLLY, P. & MACLEOD, N. (2008) Locomotion in Fossil Carnivora: An Application of Eigensurface Analysis for Morphometric Comparison of 3D Surface. PALAEONTOLOGICAL ELECTRON 11, 13p.
- POLLY, P. (2007) Limbs in mammalian evolution. In: Hall, B. (Ed.), Fins into Limbs: Evolution, Development, and Transformation. University of Chicago Press, Chicago, pp. 245–268.
- PONGANIS, P., PONGANIS, E., PONGANIS, K., KOOYMAN, G., GENTRY, R. & TRILLMICH, F. (1990) Swimming velocities in otariids. CAN J ZOOLOG 68, 2105–2112.
- PRANGE, S. & PRANGE, T. J. (2009) *Bassaricyon gabbii* (Carnivora: Procyonidae). MAMM SPECIES, 1-7.
- PREUSCHOFT, H., WITTE, H., CHRISTIAN, A. & RECKNAGEL, S. (1994) Körpergestalt und Lokomotion bei großen Säugetieren. VERH DTSCH ZOOL GES 87, 147–163.
- RACKL, W. (2011) Evaluation retrograder Anbohrungstherapie mit autologer Spongiosaumkehrplastik bei Osteochondrosis dissecans tali im mittelfristigen Verlauf (Doctoral dissertation, Universität Regensburg).
- RAY, C. (1963) Locomotion in pinnipeds. NAT HIST 72, 10–21.
- RAY, C. (1976) Geography of phocid evolution. SYST ZOOLOG 25, 391–406.
- RAY, C. (1977) *Phoca wymani* and other Tertiary seals (Mammalia: Phocidae) described from the Eastern Seaboard of North America. SMITHSONIAN CONTR PALEOBIOL 28, 1–36.
- REID, D. G., JINCHU, H. & YAN, H. (1991) Ecology of the red panda *Ailurus fulgens* in the Wolong Reserve, China. J ZOOLOG 225(3), 347-364.
- REIF, W. (Ed.), (1981) Paläontologische Kursbücher. Paläontologische Gesellschaft, Selbstverlag, München.
- REPENNING, C. & TEDFORD, R. (1977) Otarioid seals of the Neogene. USGS 992, 93pp.
- REPENNING, C. (1975) Otarioid evolution. RAPP P-V REUN 169, 27–33.
- REPENNING, C. (1976) Adaptive evolution of sea lions and walruses. SYST ZOOLOG 25, 375–390.
- REPENNING, C. A., RAY, C. E. & GRIGORESCU D. (1979) Pinniped biogeography. In: Gray, J. and Boucot, A. J., (eds.), Historical Biogeography, Plate Tectonics, and Changing Environment pp. 357–369. Oregon State University, Corvallis, OR.
- RIBAK, G., SWALLOW, J. G. & JONES, D. R. (2010) Drag-based ‘hovering’ in ducks: The hydrodynamics and energetic cost of bottom feeding. PLoS one, 5(9).
- RIESS, J., FREY, E., BEGENAT, R. & WEBER, E. (1989) Über die Schwierigkeit, aus Form- und Funktionsreihen stammesgeschichtliche Abläufe zu rekonstruieren. In: Edlinger, K. (Ed.), Form Und Funktion - Ihre Stammesgeschichtlichen Grundlagen. WUV-Universitätsverlag, Wien.
- ROBERTS, M. S. & GITTLEMAN, J. L. (1984) *Ailurus fulgens*. MAMM SPECIES 222, 1–8.
- ROBINSON, J. (1975) The locomotion of plesiosaurs. N JB GEOL PALÄONT ABH 149, 286–332.

- ROSELL, F. (2002) Do Eurasian beavers smear their pelage with castoreum and anal gland secretion? J CHEM ECOL 28(8), 1697-1701.
- RUBIN, C. & LANYON, L. (1982) Limb mechanics as a function of speed and gait: A study of functional strains in the radius and tibia of horse and dog. J EXP BIOL 101, 187–211.
- RYBCZYNSKI, N., DAWSON, M. & TEDFORD, R. (2009) A semi-aquatic Arctic mammalian carnivore from the Miocene epoch and origin of Pinnipedia. NATURE 458, 1021–1024.
- SALESA, M., ANTÓN, M., PEIGNÉ, S. & MORALES, J. (2008) Functional anatomy and biomechanics of the postcranial skeleton of *Simocyon batalleri* (Viret, 1929) (Carnivora, Ailuridae) from the Late Miocene of Spain. ZOOLOGICAL JOURNAL OF THE LINNEAN SOCIETY 152, 593–621.
- SALISBURY, S. W. (2001) A biomechanical transformation model for the evolution of the eusuchian-type bracing system (Unpublished PhD dissertation, University of New South Wales, Sydney).
- SANTORI, R. T., VIEIRA, M. V., ROCHA-BARBOSA, O., MAGNAN-NETO, J. A. & GOBBI, N. (2008) Water absorption of the fur and swimming behavior of semiaquatic and terrestrial oryzomine rodents. J MAMMAL 89(5), 1152-1161.
- SARICH, V. (1969) Pinniped phylogeny. SYST ZOOLOG 18, 416–422.
- SARICH, V. (1975) Pinniped systematics: Immunological comparison of their albumins and transferins. AM ZOOLOG 15, 826.
- SATO, J., WOLSAN, M., MINAMI, S., HOSODA, T., SINAGA, M., HIYAMA, K., YAMAGUCHI, Y. & SUZUKI, H. (2009) Deciphering and dating the red panda's ancestry and early adaptive radiation of Musteloidea. MOLECULAR PHYLOGENETICS AND EVOLUTION 53, 907–922.
- SATO, J., WOLSAN, M., SUZUKI, H., HOSODA, T., YAMAGUCHI, Y., HIYAMA, K., KOBAYASHI, M. & MINAMI, S. (2006) Evidence from nuclear DNA sequences sheds light on the phylogenetic relationships of Pinnipedia: Single origin with affinity to Musteloidea. ZOOLOGICAL SCIENCE 23, 125–146.
- SAVAGE, R. (1957) The anatomy of *Potamotherium*, an Oligocene lutrine. PROC ZOOLOGICAL SOCIETY LONDON 129, 151–244.
- SAVAGE, R. J. (1977) Evolution in carnivorous mammals. PALAEOONTOLOGY 20(2), 237-271.
- SCHALLER, O. (Ed.), (2007) Illustrated Veterinary Anatomical Nomenclature, 2nd ed. Enke Verlag, Stuttgart.
- SCHILLING, N. & CARRIER, D. (2010) Function of the epaxial muscles in walking, trotting and galloping dogs: implications for the evolution of epaxial muscle function in tetrapods. J EXP BIOL 213, 1490–1502.
- SCHMIDT, M. (2005) Hind limb proportions and kinematics: are small primates different from other small mammals? J EXP BIOL 208(17), 3367-3383.
- SCHOLANDER, P., WALTERS, V., HOCK, R. & IRVING, L. (1950) Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. BIOL BULL 99(2), 225-236.

- SCHRÖDER, C., BLEIDORN, C., HARTMANN, S. & TIEDEMANN, R. (2009b) Occurrence of Can-SINEs and intron sequence evolution supports robust phylogeny of pinniped carnivores and their terrestrial relatives. *GENE* 448, 221–226.
- SCHRÖDER, C., HARTMANN, S., BLEIDORN, C. & TIEDEMANN, R. (2009a) SINEs of caniform phylogeny. *MAMM BIOL* 74, 23.
- SCHWARZ-WINGS, D., FREY, E. & MARTIN, T. (2009) Reconstruction of the bracing system of the trunk and tail in hyposaurine dyrosaurids (Crocodylomorpha; Mesoeucrocodylia). *J VERTEBR PALEONTOL* 29, 453–472.
- SHANNON, J. (1987) Pinnipeds and carnivores: Phyletic relationships and classification. *SYST ZOOL* XX, XXX–XXX.
- SIMONS, R. (1996) Lung morphology of cursorial and non-cursorial mammals: Lagomorphs as a case study for a pneumatic stabilization hypothesis. *J MORPHOL* 230, 299–316.
- SIMONS, R. (1999) Running, breathing and visceral motion in the domestic rabbit (*Oryctolagus cuniculus*): testing visceral displacement hypotheses. *J EXP BIOL* 202, 563–577.
- SLIJPER, E. (1946) Comparative biologic-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen*. Amsterdam.
- SOKOLOV, W. (1962) Adaptations of the mammalian skin to the aquatic mode of life. *NATURE* 195, 464–466.
- SOKOLOV, W. (1982) *Mammal skin*. University of California Press, Berkeley.
- SORKIN, B. (2006) Ecomorphology of the giant bear-dogs *Amphicyon* and *Ischyrocyon*. *HIST BIOL* 18, 375–388.
- STALHEIM-SMITH, A. (1984) Comparative study of the forelimbs of the semifossorial prairie dog, *Cynomys gunnisoni*, and the scansorial fox squirrel, *Sciurus niger*. *J MORPHOL* 180(1), 55–68.
- STEWART, B. & Huber, H. (1993) *Mirounga angustirostris*. *MAMM SPECIES* 449, 1–10.
- STIRLING, I. (1971) *Leptonychotes weddelli*. *MAMM SPECIES* 6, 1–5.
- STORCH, V., WELSCH, U., & WINK, M. (2013). *Evolutionsbiologie*. Springer-Verlag.
- TARASOFF, F. (1972a) Comparative aspects of the hind limbs of the river otter, sea otter and seals. In: *Functional Anatomy of Marine Mammals*. Academic Press, London, pp. 333–359.
- TARASOFF, F. (1972b) Anatomical observations on the river otter, sea otter and harp seal with reference to those structures that are of known significance in thermal regulation and diving. McGill University, Montreal.
- TARASOFF, F., BISAILLON, A., PIERARD, J. & WHITT, A. (1972) Locomotory patterns and external morphology of the river otter, sea otter, and harp seal (Mammalia). *CAN J ZOOLOG* 50, 915–929.

- TEDFORD, R. (1976) Relationship of pinnipeds to other carnivores (Mammalia). SYST ZOO 25, 363–374.
- TEDFORD, R. H., BARNES, L. G. & RAY, C. E. (1994) The early Miocene littoral ursoid carnivoran *Kolponomos*: Systematics and mode of life. PROC SAN DIEGO MUS NAT HIST 29, 11–32.
- THENIUS, E. (1949) Ueber die systematische und phylogenetische Stellung der Genera *Promeles* und *Semantor*. Sitzungsberichte - Oesterreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch -Naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I, 158, 323–336.
- THEWISSEN, J. & FISH, F. (1997) Locomotor evolution in the earliest cetaceans: functional model, modern analogues, and paleontological evidence. PALEOBIOLOGY 23, 482–490.
- THEWISSEN, J., HUSSAIN, S. & ARIF, M. (1994) Fossil evidence for the origin of aquatic locomotion in archaeocete whales. SCIENCE 263, 210–212.
- THOMAS, J., PASTUKHOV, V., ELSNER, R. & PETROV, E. (1982) *Phoca sibirica*. MAMM SPECIES 188, 1–6.
- TRAPP, G. (1972) Some anatomical and behavioral adaptations of ringtails, *Bassariscus astutus*. J MAMMAL 53, 549–557.
- TRUE, F. (1906) Description of a new genus and species of fossil seal from the Miocene of Maryland. PROC US NATL MUS 30, 835–840.
- TUOMI, P. (2001) Sea Otters. In: CRC Handbook of Marine Mammal Medicine. CRC Press, pp. 961–987.
- UHEN, M. (2007) Evolution of marine mammals: Back to the sea after 300 million years. ANAT REC 290, 514–522.
- VAN BREE, P. & ERDBRINK, D. (1987) Fossil Phocidae in some Dutch collections (Mammalia: Carnivora). BEAUFORTIA 37, 43–66.
- VAN DEGRAAFF, K., HARPER, J. & GOSLOW Jr., G. (1982) Analysis of posture and gait selection during locomotion in the striped skunk (*Mephitis mephitis*). J MAMMAL 63, 582–590.
- VILLEGAS-AMTMANN, S., COSTA, D. P., TREMBLAY, Y., SALAZAR, S. & AURIOLES-GAMBOA, D. (2008) Multiple foraging strategies in a marine apex predator, the Galapagos sea lion *Zalophus wollebaeki*. MAR ECOL PROG SER 363, 299–309.
- WÄGELE, J.W. (1999) Homologien, Apomorphien und Grundmuster in der molekularen Systematik (Vergleichende Analyse von DNA-Sequenzen aus phylogenetischer Sicht.) In: Schmitt, M. (ed.) Phylogenetik und Moleküle. Edition Archae, Gelsenkirchen/Schwelm
- WAINWRIGHT, S. A. (2000) The animal axis. AM ZOO 40(1), 19–027.
- WANG, X., MCKENNA, M. & DASHZEVEG, D. (2005) *Amphicticeps* and *Amphicynodon* (Arctoidea, Carnivora) from Hsanda Gol formation, Central Mongolia and phylogeny of basal arctoids with comments on zoogeography. AM MUS NOVIT 3483, 1–57.
- WEINECK, J. (2003). Sportanatomie. Spitta Verlag GmbH & Co. KG.

- WERNER, C. (2012) *Puijila darwini* and pinniped evolution. New Leaf Publishing Group.
- WIEMANN, K. (1991) Präzisierung des LOMBARDschen Paradoxons in der Funktion der ischiocruralen Muskeln beim Sprint. SPORTWISSENSCHAFT 21, 413–428.
- WIIG, Ø., (1983) On the relationship of pinnipeds to other carnivores. ZOOLOG SCR 12, 225–227.
- WILLIAMS, T. & KOOYMAN, G. (1985) Swimming performance and hydrodynamic characteristics of harbor seals *Phoca vitulina*. PHYSIOL ZOOLOG 58, 576–589.
- WILLIAMS, T. (1983a) Locomotion in the North American mink, a semi-aquatic mammal. I. Swimming energetics and body drag. J EXP BIOL 103, 155–168.
- WILLIAMS, T. (1983b) Locomotion in the North American mink, a semi-aquatic mammal. II. The Effect of an elongate body on running energetics and gait patterns. J EXP BIOL 105, 283–295.
- WILLIAMS, T. (1989) Swimming by sea otters: Adaptations for low energetic cost locomotion. J COMP PHYSIOL A 164, 815–124.
- WILLIAMS, T. M., KASTELEIN, R. A., DAVIS, R. W. & THOMAS, J. A. (1988) The effects of oil contamination and cleaning on sea otters (*Enhydra lutris*), I. Thermoregulatory implications based on pelt studies. CAN J ZOOLOG 66(12), 2776-2781.
- WILLIAMS, T., FRIEDL, W.A., FONG, M.L., YAMADA, R.M., SEDIVY, P. & HAUN, J.E. (1992) Travel at low energetic cost by swimming and wave-riding bottle-nosed dolphins. NATURE 355, 821–823.
- WITTE, H., HACKERT, R., ILG, W., BILTZINGER, J., SCHILLING, N., BIEDERMANN, F., JERGAS, M., PREUSCHOFT, H. & FISCHER, M. S. (2003) Quadrupedal mammals as paragons for walking machines. PROC AMAM - Adaptive Motion in Animals and Machines.
- WOLFF, J. O. & GUTHRIE, R. D. (1985) Why are aquatic small mammals so large? OIKOS 365-373.
- WOLSAN, M. (1993) Phylogeny and classification of early European Mustelida (Mammalia: Carnivora). ACTA THERIOL 38, 345–384.
- WYNEKEN, J. (2000) Sea turtle locomotion. In: Eighteenth International Sea Turtle Symposium (p. 3).
- WYNEN, L., GOLDSWORTHY, S., INSLEY, S., ADAMS, M., BICKHAM, J., FRANCIS, J., GALLO, J., HOELZEL, A., MAJLUF, P., WHITE, R. & SLADE, R. (2001) Phylogenetic relationships within the eared seals (Otariidae: Carnivora): Implications for the historical biogeography of the family. MOL PHYLOGENET EVOL 21, 270–284.
- WYSS, A. (1988a) Evidence from flipper structure for a single origin of pinnipeds. NATURE 334, 427–428.
- WYSS, A. (1988b) On "retrogression in the evolution of the Phocinae and phylogenetic affinities of the monk seals. AM MUS NOVIT 2924, 1–38.

- WYSS, A. R. (1987) The walrus auditory region and monophyly of pinnipeds. *AM MUS NOVIT* 2871, 1–31.
- YOCHEM P.K. & STEWART B. S. (2009) Hair and fur. In: Perrin, W. F., Wursig, B., & Thewissen, J. G. M. (Eds.). *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press: 529-530.
- YONEZAWA, T., KOHNO, N. & HASEGAWA, M. (2009) The monophyletic origin of sea lions and fur seal (Carnivora; Otariidae) in the southern hemisphere. *GENE* 441, 89–99.
- YOULATOS, D. (2003) Osteological correlates of tail prehensility in carnivorans. *J ZOOL* 259, 423–430.
- YU, L., LUAN, P. T., JIN, W., RYDER, O. A., CHEMNICK, L. G., DAVIS, H. A. & ZHANG, Y. P. (2011) Phylogenetic utility of nuclear introns in interfamilial relationships of Caniformia (order Carnivora). *SYST BIOL* 60(2), 175-187.

Anhang 1: Otariidae, Scapula rechts, Facies lateralis, A *Eumetopias jubatus*, FPDM, B *Otaria byronia* (ohne Maßstab), FPDM, C *Arctocephalus pusillus*, DMMS I-A/4111, D *Zalophus californianus*, DMMS I-A/131, E Otariidae indet., DMMS, F Otariidae indet., ZMB



A



B



C



D



E



F

Anhang 2: Otariidae, Humerus rechts, A *Zalophus californianus*, medial, B laterocaudal, DMMS I-A/131, C Otariidae indet., medial, D laterocaudal, DMMS, E *Otaria byronia*, lateral, FPDM



A



B



C



D



E

Anhang 3: Otariidae, Ulna und Radius, A Ulna, links, medial, *Zalophus californianus*, DMMS, B lateral, C Ulna, links, medial, Otariidae indet., DMMS, D lateral, E Radius, rechts, medial, *Zalophus californianus*, DMMS, F lateral



A



B



C



D



E



F

Anhang 3: Fortsetzung, G Radius, rechts, medial, Otariidae indet., DMMS, H lateral, I Articulatio cubiti, medial, Otariidae indet., ZMB



G



H



I

Anhang 4: Otariidae, Pelvis, A links, lateral, *Zalophus californianus*, DMMS I-A/131, B dorsal, C links, lateral, Otariidae indet., DMMS, D vollständiges Becken mit Sakralwirbeln von dorsal



A



B



C



D

Anhang 5: Otariidae, Os femoris, A-D Femur, rechts, *Zalophus californianus*, DMMS I-A/131, A caudal, B medial, C cranial, D lateral, E-F Femur, rechts, Otariidae indet., DMMS, E caudal, F medial



A



B



C



D



E



F

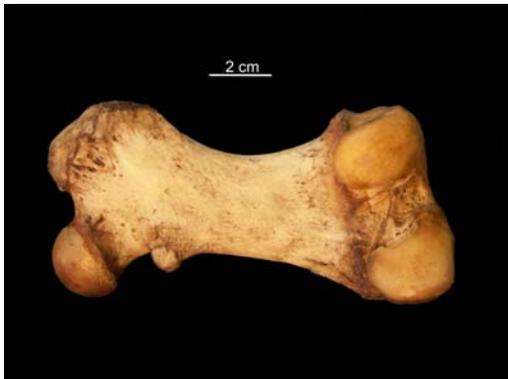
Anhang 5: Fortsetzung, G-H Femur, rechts, Otariidae indet., DMMS, G cranial, H lateral, I-L Femur, rechts, Otariidae indet., ZMB, I caudal, J medial, K cranial, L lateral



G



H



I



J



K



L

Anhang 6: Otariidae, Tibia und Fibula, A lateral, B medial, Otariidae indet., ZMB, C lateral, D medial, Otariidae indet., DMMS



A



B

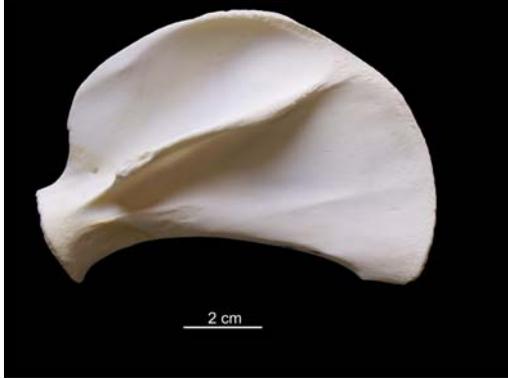


C



D

Anhang 7: Phocinae, Scapula, links, Facies lateralis, A *Pagophilus groenlandicus*, DMMS I-A/3998, B *Phoca (Pusa) sibirica*, DMMS I-A/3428, C *Phoca (Pusa) hispida*, DMMS I-A/1316, D *Cystophora cristata*, DMMS I-A/862, E *Phoca vitulina*, DMMS I-A/3292, F *Halichoerus grypus*, DMMS I-A/3296,



A



B



C



D



E



F

Anhang 7: Fortsetzung G *Cystophora cristata*, DMMS I-A/412, H *Pagophilus groenlandicus*, DMMS I-A/3295, I *Erignathus barbatus*, ZMB An10107, J *Erignathus barbatus*, ZMB 42136
G *Cystophora cristata*, DMMS I-A/412, H *Pagophilus groenlandicus*, DMMS I-A/3295, I *Erignathus barbatus*, ZMB An10107, J *Erignathus barbatus*, ZMB 42136



G



H



I



J

Anhang 8: Phocinae, Humerus, links A *Pagophilus groenlandicus*, DMMS I-A/3998, lateral, B medial, C *Cystophora cristata*, DMMS I-A/862, laterocaudal, D medial, E *Phoca vitulina*, DMMS I-A/3292, laterocaudal, F medial



A



B



C



D



E



F

Anhang 8: Fortsetzung, G *Halichoerus grypus*, DMMS I-A/3296, laterocaudal, H medial, I *Cystophora cristata*, DMMS I-A/412, lateral, J medial, K *Pagophilus groenlandicus*, DMMS I-A/3295, lateral, L medial



G



H



I



J



K



L

Anhang 8: Fortsetzung, M *Erignathus barbatus*, ZMB An10107, lateral, N medial, O *Erignathus barbatus*, ZMB 42136, lateral, P medial



M



N



O



P

Anhang 9: Phocinae, A *Phoca (Pusa) sibirica*, DMMS I-A/3428, Ulna, links, lateral, B medial, C *Halichoerus grypus*, DMMS I-A/3296, Ulna, links, lateral, D medial, E *Pagophilus groenlandicus*, DMMS I-A/3295, Ulna, links, lateral, F medial



A



B



C



D



E



F

Anhang 9: Fortsetzung, G *Halichoerus grypus*, DMMS I-A/3296, Radius, links, lateral, H medial, I *Cystophora cristata*, DMMS I-A/412, Radius, links, lateral, J medial, K *Pagophilus groenlandicus*, DMMS I-A/3295, Radius, links, lateral, L medial



G



H



I



J



K



L

Anhang 9: Fortsetzung, M Ulna und Radius, links, *Erignathus barbatus*, ZMB An10107, lateral, N medial,



M

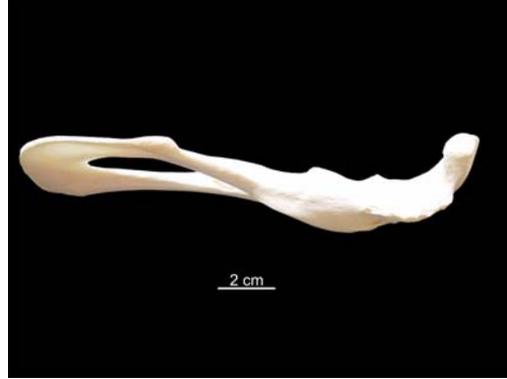


N

Anhang 10: Phocinae, Pelvis, A *Pagophilus groenlandicus*, DMMS I-A/3998, links, lateral, B dorsal, C *Phoca (Pusa) sibirica*, DMMS I-A/3428, links, lateral, D dorsal, E *Phoca (Pusa) hispida*, DMMS I-A/3427, links, lateral, F dorsomedial



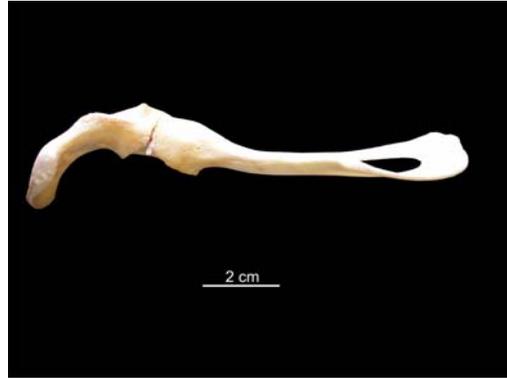
A



B



C



D



E



F

Anhang 10: Fortsetzung, G *Cystophora cristata*, DMMS I-A/862, rechts, lateral, H *Phoca vitulina*, DMMS I-A/3292, links, lateral, I dorsal, J *Halichoerus grypus*, DMMS I-A/3296, links lateral, K dorsal



G



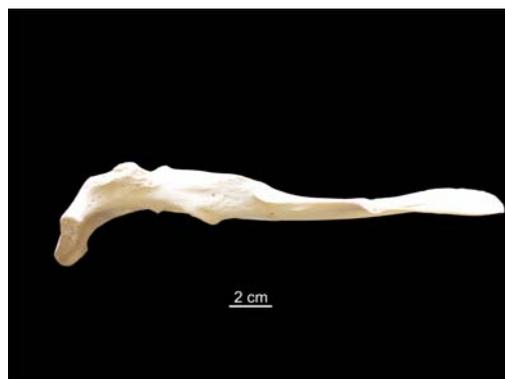
H



I



J



K

Anhang 10: Fortsetzung, L *Cystophora cristata*, DMMS I-A/412, links, lateral, M dorsal, N *Pagophilus groenlandicus*, DMMS I-A/3295, links, lateral, O dorsal, P *Erignathus barbatus*, ZMB An10107, rechts, lateral, Q dorsal



L



M



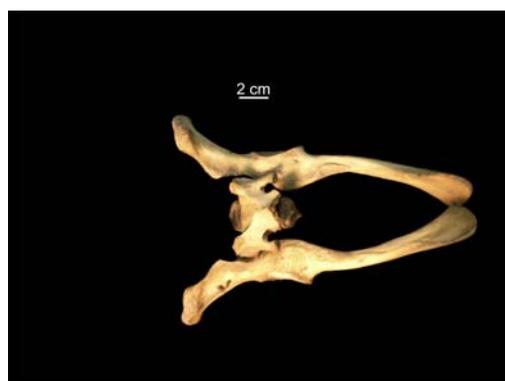
N



O



P



Q

Anhang 10: Fortsetzung, R *Erignathus barbatus*, ZMB 42136, rechts, lateral, S dorsal, T *Phoca vitulina*, FPDM, links, lateral, U dorsal



R



S



T



U

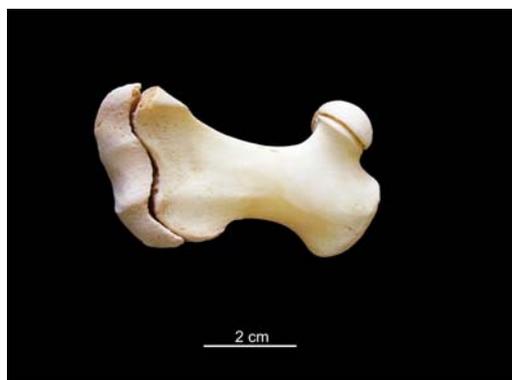
Anhang 11: Phocinae, Femur, A-D *Phoca (Pusa) sibirica*, DMMS I-A/3428, links, A caudal, B medial, C cranial, D lateral, E-F *Cystophora cristata*, DMMS I-A/862, rechts, E caudal, F medial



A



B



C



D



E



F

Anhang 11: Fortsetzung, G-H *Cystophora cristata*, DMMS I-A/862, rechts, G cranial, H lateral, I-L *Halichoerus grypus*, DMMS I-A/3296, rechts, I caudal, J medial, K cranial, L lateral



G



H



I



J



K



L

Anhang 11: Fortsetzung, M-P *Cystophora cristata*, DMMS I-A/412, rechts, M caudal, N medial, O cranial, P lateral, Q-R *Pagophilus groenlandicus*, DMMS I-A/3295, rechts, Q caudal, R medial



M



N



O



P



Q

R

Anhang 11: Fortsetzung, S-T *Pagophilus groenlandicus*, DMMS I-A/3295, rechts, S cranial, T lateral, U-X *Erignathus barbatus*, ZMB 42136, rechts, U caudal, V medial, W cranial, X lateral



S



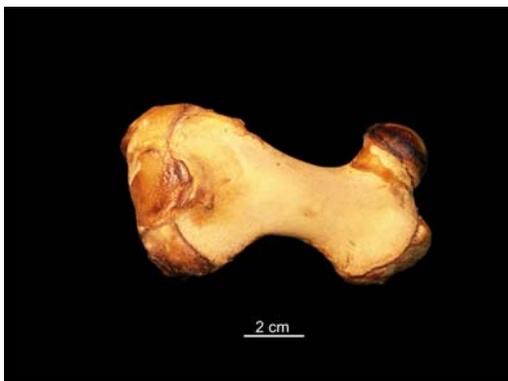
T



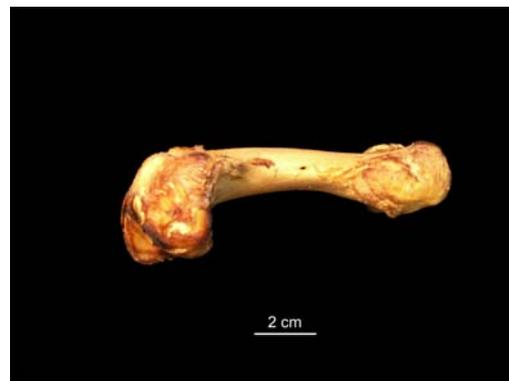
U



V



W

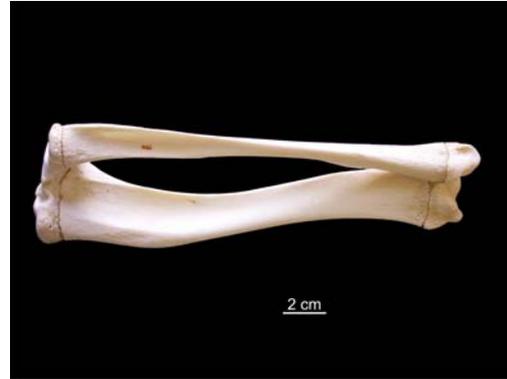


X

Anhang 12: Phocinae, Tibia und Fibula, A *Halichoerus grypus*, DMMS I-A/3296, rechts, lateral, B medial, C *Pagophilus groenlandicus*, DMMS I-A/3295, rechts, lateral, D medial, E *Erignathus barbatus*, ZMB An10107, rechts, lateral, F medial



A



B



C



D



E



F

Anhang 12: Fortsetzung, G *Erignathus barbatus*, ZMB 42136, links, lateral, H medial



G

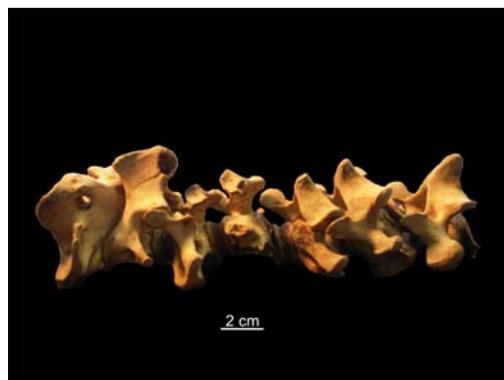


H

Anhang 13: Monachinae, Wirbel, lateral, A Cervikalwirbel 2-7, *Monachus monachus*, ZMB, B Cervikalwirbel 1-7, *Lobodon carcinophagus*, ZMB 36255, C Cervikalwirbel 2-7, *Mirounga leonina*, ZMB 42097, D Thorakalwirbel mit Rippen, *Monachus monachus*, ZMB, E Thorakalwirbel mit Rippe, *Mirounga leonina*, ZMB 42097



A



B



C



D



E

Anhang 13: Fortsetzung, F Thorakalwirbel, *Hydrurga leptonyx*, ZMB 49020, G Thorakalwirbel, *Lobodon carcinophagus*, ZMB 36255, H Lendenwirbel 1-6, *Hydrurga leptonyx*, ZMB 49020, I Lendenwirbel, *Mirounga leonina*, ZMB 42097



F



G



H



I

Anhang 14: Monachinae, Scapula, links, Facies lateralis A *Mirounga angustirostris*, DMMS II-A/133, B *Lobodon carcinophagus*, ZMB 36255, C *Lobodon carcinophagus*, ZMB 36254, D *Leptonychotes weddelli*, ZMB 36268, E *Leptonychotes weddelli*, ZMB 36267, F *Ommatophoca rossi*, ZMB 36245



A



B



C



D



E

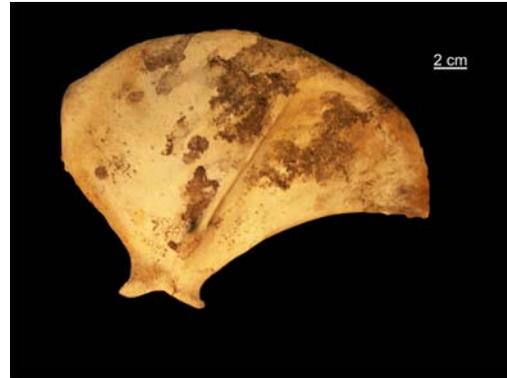


F

Anhang 14: Fortsetzung, G *Monachus monachus*, ZMB 32791, beide Scapulae, H *Monachus monachus*, ZMB 47518, I *Monachus monachus*, ZMB, J *Hydrurga leptonyx*, ZMB 49020, K *Mirounga leonina*, ZMB 42097, L *Mirounga sp.*, ZMB 77210F



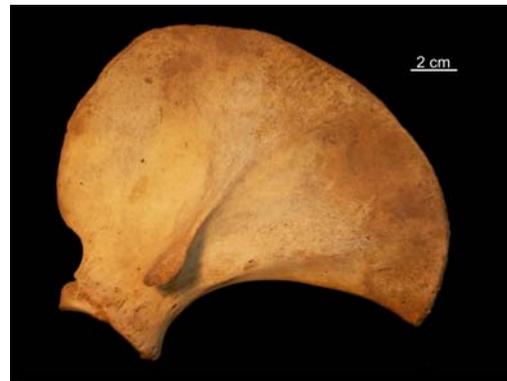
G



H



I



J



K



L

Anhang 15: Monachinae, Humerus, links, A *Mirounga angustirostris*, DMMS II-A/133, lateral, B medial, C *Lobodon carcinophagus*, ZMB 36255, lateral, D medial, E *Lobodon carcinophagus*, ZMB 36254, mit Antebrachium, lateral, F medial



A



B



C



D



E



F

Anhang 15: Fortsetzung, G *Leptonychotes weddelli*, ZMB 36267, lateral, H medial, I *Hydrurga leptonyx*, ZMB 49020, laterocaudal, J medial, K rechts, *Mirounga leonina*, ZMB 42097, lateral, Lmedial



G



H



I



J



K



L

Anhang 16: Monachinae, A *Hydrurga leptonyx*, ZMB 49020, Ulna, links, lateral, B medial, C *Mirounga sp.*, ZMB 77210F, Ulna, links, lateral, D medial, E *Hydrurga leptonyx*, ZMB 49020, Radius, links, lateral, F medial



A



B



C



D



E



F

Anhang 16: Fortsetzung, G *Mirounga sp.*, ZMB 77210F, Radius, links, lateral, H medial, I Radius und Ulna, links, *Lobodon carcinophagus*, ZMB 36255, lateral, J medial, K Radius und Ulna, links, *Leptonychotes weddelli*, ZMB 36267, medial



G



H



I



J



K

Anhang 17: Monachinae, Pelvis, links, A *Mirounga angustirostris*, DMMS II-A/133, lateral, B dorsal, C *Lobodon carcinophagus*, ZMB 36255, lateral, D dorsal, E *Monachus monachus*, ZMB 47518, lateral, F dorsal



A



B



C



D



E



F

Anhang 17: Fortsetzung, G *Monachus monachus*, ZMB, lateral, H dorsal, I *Hydrurga leptonyx*, ZMB 49020, lateral, J medial, K *Mirounga sp.*, ZMB 77210F, lateral, L dorsal



G



H



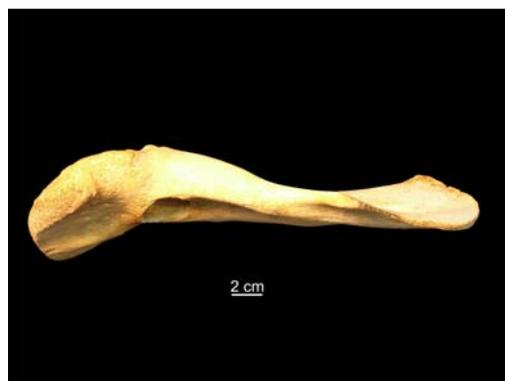
I



J



K



L

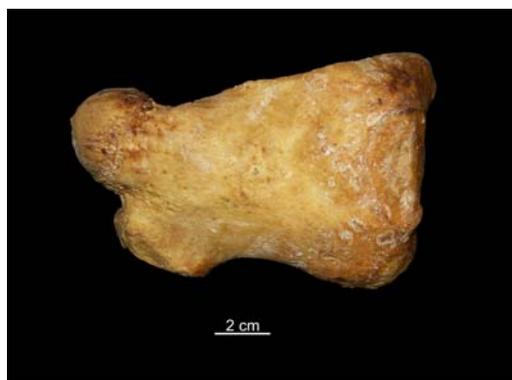
Anhang 18: Monachinae, Femur, A-D *Mirounga angustirostris*, DMMS II-A/133, rechts, A caudal, B medial, C cranial, D lateral, E-F *Lobodon carcinophagus*, ZMB 36255, E caudal, F medial



A



B



C



D

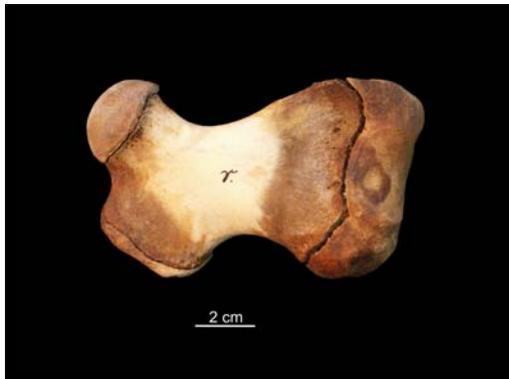


E



F

Anhang 18: Fortsetzung, G-H *Lobodon carcinophagus*, ZMB 36255, G cranial, H lateral, I-L beide Femora, *Leptonychotes weddelli*, ZMB 36270, I caudal, J medial, K cranial, L lateral



G



H



I



J



K



L

Anhang 18: Fortsetzung, M-P *Monachus monachus*, ZMB 32791, M caudal, N medial, O cranial, P lateral, Q- R *Monachus monachus*, ZMB 47518, Q caudal, R medial



M



N



O



P



Q



R

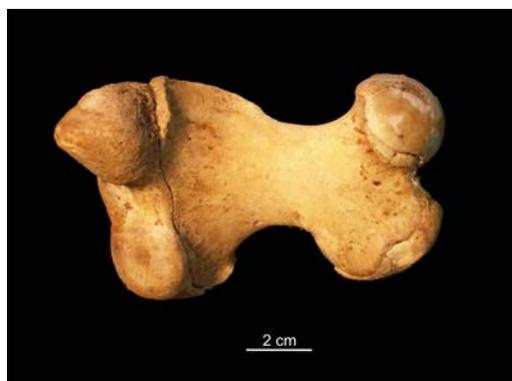
Anhang 18: Fortsetzung, S-T *Monachus monachus*, ZMB 47518, S cranial, P lateral, U-X
Hydrurga leptonyx, ZMB 49020, U caudal, V medial, W cranial, X lateral



S



T



U



V



W



X

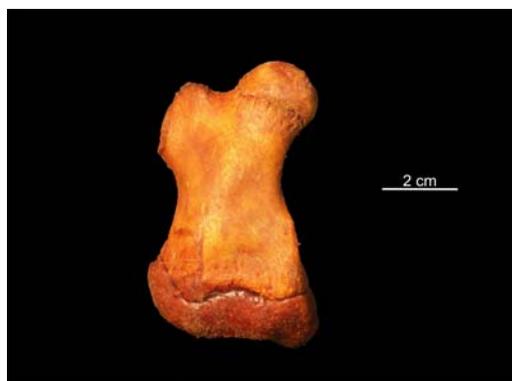
Anhang 18: Fortsetzung, Y-B' *Mirounga leonina*, ZMB 42097, Y caudal, Z medial, A' cranial, B' lateral, C'-D' *Mirounga sp.*, ZMB 77210F, C' caudal, D' medial



Y



Z



A'



B'



C'



D'

Anhang 18: Fortsetzung, E'-F' *Mirounga sp.*, ZMB 77210F, E' cranial, F' lateral,



E'



F'

Anhang 19: Monachinae, Tibia und Fibula, rechts, A *Mirounga angustirostris*, DMMS II-A/133, lateral, B medial, C *Lobodon carcinophagus*, ZMB 36255, lateral, D medial, E *Leptonychotes weddelli*, ZMB 36268, lateral, F medial



A



B



C



D



E



F

Anhang 19: Fortsetzung, G *Leptonychotes weddelli*, ZMB 36270, lateral, H medial, I *Ommatophoca rossi*, ZMB 36245, lateral, J medial, K *Monachus monachus*, ZMB 47518, lateral, L medial



G



H



I



J



K



L

Anhang 19: Fortsetzung, M *Hydrurga leptonyx*, ZMB 49020, lateral, N medial, O *Mirounga leonina*, ZMB 42097, lateral, P medial, Q *Mirounga sp.*, ZMB 77210F, lateral, R medial



M



N



O



P



Q



R

Anhang 20: Monachinae, Skeleton pedis, A Tarsus, links, dorsal, *Lobodon carcinophagus*, ZMB 36254, B Pes, rechts, dorsal, Tarsus unvollständig, *Leptonychotes weddelli*, ZMB 36270, C Tarsus, links, dorsal, *Leptonychotes weddelli*, ZMB 36270, D Pes, rechts, dorsal, *Leptonychotes weddelli*, ZMB 36267, E Pes, rechts, dorsal, *Ommatophoca rossi*, ZMB 36245, F Talus und Calcaneus, rechts, dorsal, *Monachus monachus*, ZMB 47518



A



B



C



D



E



F

Anhang 20: Fortsetzung, G Talus und Calcaneus, links, dorsal, *Hydrurga leptonyx*, ZMB 49020, H Pes, links, dorsal, *Mirounga leonina*, ZMB 42097



G



H

Anhang 21: *Odobenus*, Vorderextremitätenelemente, A Scapula, links, Facies lateralis, ZMB 42098, B Scapula, links, Facies lateralis, ZMB 77255M, C Humerus, rechts, laterocaudal, ZMB 42098, D medial, E Humerus, rechts, lateral, ZMB 77255M, F medial



A



B



C



D



E



F

Anhang 22: *Odobenus*, Hinterextremitätenelemente, A Pelvis, lateral, ZMB 42098, B dorsal, C Pelvis, links, lateral, ZMB 77255M, D dorsal, E-F Femur, links, ZMB 42098, E caudal, F medial



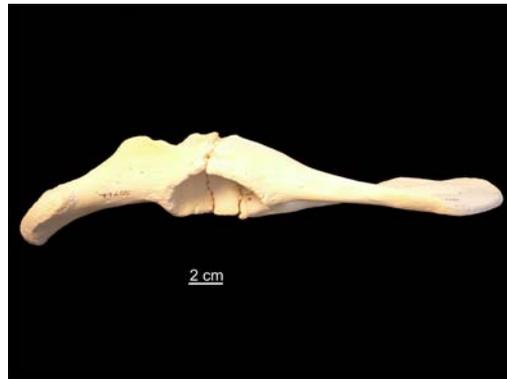
A



B



C



D



E



F

Anhang 22: Fortsetzung, G-H Femur, links, ZMB 42098, G cranial, H lateral, I-L Femur, links, ZMB 77255M, I caudal, J medial, K cranial, L lateral



G



H



I



J



K



L

Anhang 22: Fortsetzung, M Tibia und Fibula mit Femur und Patella, rechts, ZMB 42098, N Tibia, links, lateral, ZMB 42098, O Tibia, links, medial, ZMB 42098, P Tibia, links, lateral, ZMB 77255M, Q Tibia, links, medial, ZMB 77255M



M



N



O



P



Q

Anhang 22: Fortsetzung, R Fibula, links, caudolateral, ZMB 42098, S Fibula, links, medial, ZMB 42098, T Fibula, links, caudolateral, ZMB 77255M, U Fibula, links, medial, ZMB 77255M



R



S



T



U

Anhang 23: Brachial- und Cruralindizes verschiedener terrestrischer und aquatischer Arctoidea

Spezies	Brachialindex	Cruralindex	Auf Grundlage von.../nach...
Terrestrisch			
<i>Adilophontes</i> (<i>Amphicyonidae</i>)	89,6	/	HUNT 2009
<i>Ailurus</i>	76	90	GEBO & ROSE 1993
<i>Amphicyon</i> (<i>Amphicyonidae</i>)	86	90	SAVAGE 1977
<i>Bassaricyon</i>	75	100	GEBO & ROSE 1993
<i>Bassariscus</i>	79	98	GEBO & ROSE 1993
<i>Conepatus</i>	81	97	GEBO & ROSE 1993
<i>Cynelos</i> (<i>Amphicyonidae</i>)	89,5	85,1	HUNT 2009
<i>Daphoenus</i> (<i>Amphicyonidae</i>)	67	86	SAVAGE 1977
<i>Eira</i>	75	92	GEBO & ROSE 1993
<i>Galictis</i>	67	87	GEBO & ROSE 1993
<i>Gulo</i>	77	83	SAVAGE 1977
<i>Gulo</i>	80	91	GEBO & ROSE 1993
<i>Helarctos</i>	84,6	73,7	HUNT 2009
<i>Helarctos</i>	85,0	74,2	HUNT 2009
<i>Lutra</i>	67	111	SAVAGE 1977
<i>Martes</i>	75	101	GEBO & ROSE 1993
<i>Martes</i>	77	100	GEBO & ROSE 1993
<i>Meles</i>	83	100	SAVAGE 1977
<i>Meles</i>	76	73	GEBO & ROSE 1993
<i>Mellivora</i>	75	77	GEBO & ROSE 1993
<i>Melogale</i>	80	95	GEBO & ROSE 1993
<i>Mephitis</i>	81	97	GEBO & ROSE 1993
<i>Mustela</i>	63	111	SAVAGE 1977
<i>Mustela</i>	68	104	GEBO & ROSE 1993
<i>Nasua</i>	83	92	GEBO & ROSE 1993
<i>Potamotherium</i>	78	130	SAVAGE 1977

<i>Potamotherium</i>	68	125	SAVAGE 1977
<i>Potos</i>	79	96	GEBO & ROSE 1993
<i>Procyon</i>	99	102	GEBO & ROSE 1993
<i>Pseudocynodictis</i> (<i>Amphicyonidae</i>)	73	98	SAVAGE 1977
<i>Spilogale</i>	76	98	GEBO & ROSE 1993
<i>Taxidea</i>	79	80	GEBO & ROSE 1993
<i>Ursus maritimus</i>	86,3	74,4	HUNT 2009
<i>Ursus maritimus</i>	84,4	73,9	HUNT 2009
<i>Ursus maritimus</i>	85,6	72,5	HUNT 2009
<i>Ursus americanus</i>	89,6	79,9	HUNT 2009
<i>Ursus americanus</i>	89,9	79,1	HUNT 2009
<i>Ursus americanus</i>	89,5	82,4	HUNT 2009
<i>Ursus americanus</i>	92,4	81,2	HUNT 2009
<i>Ursus americanus</i>	84,4	75,9	HUNT 2009
<i>Ursus americanus</i>	82,0	78,8	HUNT 2009
<i>Ursus americanus</i>	89,5	76,4	HUNT 2009
<i>Ursus americanus</i>	92,1	77,2	HUNT 2009
<i>Ursus arctos</i>	77	66	SAVAGE 1977
<i>Ursus arctos</i>	77	/	LAMY 2001
<i>Ursus arctos</i>	/	71	NICOLIER 2001
<i>Ursus arctos</i>	81,2	69,9	HUNT 2009
<i>Ursus arctos</i>	81,7	68,2	HUNT 2009
<i>Ursus arctos</i>	79,4	71,9	HUNT 2009
<i>Ursus arctos</i>	82,5	73,9	HUNT 2009
<i>Ursus arctos</i>	83,3	72,1	HUNT 2009
<i>Ursus arctos</i>	83,1	68,4	HUNT 2009
<i>Ursus arctos</i>	79,0	67,9	HUNT 2009
<i>Ursus arctos</i>	82,0	70,5	HUNT 2009

Aquatisch			
<i>Eumetopias</i>	100	200	MURIE 1874
<i>Hydrurga</i>	/	215,3	KING 1969
<i>Leptonychotes</i>	111	250	PIERARD 1971
<i>Leptonychotes</i>	/	229,9	KING 1969
<i>Lobodon</i>	/	204,2	KING 1969
<i>Odobenus</i>	81	153,1	BISAILLON & PIERARD 1981
<i>Odobenus</i>	78,8	152,5	BISAILLON & PIERARD 1981
<i>Ommatophoca</i>	100	250	PIERARD & BISAILLON 1978
<i>Ommatophoca</i>	110,3	270,2	KING 1969
<i>Ommatophoca</i>	103,4	239,6	KING 1969
<i>Ommatophoca</i>	93,5	242,3	KING 1969
<i>Ommatophoca</i>		266,3	KING 1969
<i>Phoca</i>	100	250	HOWELL 1929
<i>Zalophus</i>	143	200	HOWELL 1929
<i>Zalophus</i>	111	200	MORI 1958

Anhang 24: Extremitätenproportionen rumpfflexibler, gedrungener und anderer Konstruktionen sowie rezenter pinnipeder Konstruktionen

A) prozentuale Anteile der einzelnen Abschnitte an der Gesamtlänge der Vorderextremität

rumpfflexible Konstruktionen

	<i>Lontra</i>	<i>Lutra</i>	<i>Mustela</i>				<i>Puijila</i>	Mittelwerte
Scapula	26,50%	20,80%	17,50%	20,37%	17,04%	19,49%	20,09%	20,26%
Humerus	23,50%	29,20%	34,44%	27,85%	30,63%	33,65%	28,36%	29,66%
Antebrachium	26,50%	25,00%	24,35%	25,33%	25,06%	24,70%	23,35%	24,90%
Manus	23,50%	25,00%	23,71%	26,45%	27,27%	22,15%	28,20%	25,18%

gedrungene Konstruktionen

	<i>Gulo</i>		<i>Meles</i>		<i>Mellivora</i>	Mittelwerte
Scapula	18,42%	19,11%	23,50%	23,70%	22,50%	21,45%
Humerus	28,95%	30,79%	29,40%	23,70%	30,00%	28,57%
Antebrachium	28,95%	25,56%	26,50%	28,90%	27,50%	27,48%
Manus	23,68%	24,55%	20,60%	23,70%	20,00%	22,51%

andere Konstruktionen

	<i>Procyon</i>	<i>Ailurus</i>	<i>Potos</i>	
Scapula	23,63%	22,00%	16,13%	20,50%
Humerus	29,09%	32,00%	29,03%	29,50%
Antebrachium	34,55%	24,00%	29,03%	27,30%
Manus	12,73%	22,00%	25,81%	22,70%

	<i>Enhydra</i>
Scapula	36,40%
Humerus	31,80%
Antebrachium	18,20%
Manus	13,60%

	Ursidae							
Scapula	26,50%	26,80%	22,70%	23,70%	21,05%	22,90%	20,00%	23,40%
Humerus	30,60%	31,70%	29,50%	26,30%	28,10%	27,10%	30,00%	31,90%
Antebrachium	24,50%	24,40%	27,30%	31,60%	29,80%	29,20%	26,00%	23,40%
Manus	18,40%	17,10%	20,50%	18,40%	21,05%	20,80%	24,00%	21,30%

Otariidae

	Otariidae indet.			4	Mittelwerte
Scapula	24,39%	21,05%	24,82%	25,37%	23,91%
Humerus	17,07%	18,42%	21,28%	20,15%	19,23%
Antebrachium	29,27%	23,68%	19,15%	21,64%	23,44%
Manus	29,27%	36,84%	34,75%	32,84%	33,42%

	Odobenus							1	Mittelwerte	
Scapula	26,51%	28,74%	27,17%	34,95%	22,93%	27,43%	26,97%	28,82%	28,38%	27,99%
Humerus	26,17%	23,81%	26,23%	25,53%	28,01%	22,78%	26,03%	25,51%	25,20%	25,48%
Antebrachium	18,21%	26,95%	22,65%	19,44%	21,20%	23,25%	17,69%	20,66%	19,85%	21,10%
Manus	29,11%	20,50%	23,95%	20,07%	27,86%	26,55%	29,31%	25,00%	26,56%	25,44%

Monachinae

	<i>Lept.</i>	<i>Monachus</i>	<i>Lobodon</i>	<i>Mirounga</i>	<i>Ommatophoca 2</i>		<i>Lept. 3</i>	Mittelwerte
Scapula	25,58%	26,15%	20,09%	24,97%	25,58%	24,15%	22,65%	24,17%
Humerus	20,16%	23,30%	14,28%	23,75%	18,31%	19,14%	20,99%	19,99%
Antebrachium	22,61%	20,65%	24,63%	23,05%	18,31%	18,43%	22,93%	21,52%
Manus	31,65%	29,91%	40,99%	28,23%	37,79%	38,28%	33,43%	34,33%

	Phocinae	4	Mittelwerte
Scapula	20,60%	27,01%	23,80%
Humerus	19,50%	21,90%	20,70%
Antebrachium	26,20%	21,17%	23,68%
Manus	33,70%	29,93%	31,81%

4 Howell 1929

B) prozentuale Anteile der einzelnen Abschnitte an der Gesamtlänge der Hinterextremität**rumpfflexible Konstruktionen**

	<i>Lontra</i>	<i>Lutra</i>	<i>Mustela</i>				<i>Puijila</i>	Mittelwerte
Femur	30,30%	29,20%	27,03%	33,78%	23,08%	28,09%	26,43%	28,27%
Crus	33,30%	33,30%	38,20%	34,57%	39,42%	37,89%	33,37%	35,72%
Pes	36,40%	37,50%	34,78%	31,66%	37,50%	34,03%	40,20%	36,01%

gedrungene Konstruktionen

	<i>Gulo</i>		<i>Meles</i>		<i>Mellivora</i>	Mittelwerte
Femur	34,30%	31,98%	37,04%	34,40%	39,40%	35,42%
Crus	34,30%	33,89%	33,33%	37,50%	33,30%	34,46%
Pes	31,40%	34,13%	29,63%	28,10%	27,30%	30,11%

andere Konstruktionen

	<i>Procyon</i>	<i>Ailurus</i>	<i>Potos</i>	
Femur	38,80%	40,48%	31,03%	31,25%
Crus	40,80%	28,57%	37,93%	37,50%
Pes	20,40%	30,95%	31,03%	31,25%

	<i>Enhydra</i>
Femur	24,20%
Crus	30,30%
Pes	45,50%

	Ursidae							
Femur	43,90%	46,90%	42,86%	42,42%	44,00%	42,42%	35,00%	44,44%
Crus	34,10%	28,10%	34,29%	33,33%	34,00%	33,33%	37,50%	33,33%
Pes	22,00%	25,00%	22,86%	24,24%	22,00%	24,24%	27,50%	22,22%

Otariidae

	Otariidae					4	Mittelwerte
Femur	12,90%	20,69%	15,63%	14,29%	18,15%	18,00%	16,61%
Crus	41,94%	34,48%	37,50%	36,02%	29,78%	36,00%	35,95%
Pes	45,16%	44,83%	46,88%	49,69%	52,07%	45,00%	47,27%

	Odobenus				1	Mittelwerte	
Femur	18,13%	17,08%	19,37%	24,03%	20,45%	20,20%	19,88%
Crus	29,00%	37,60%	36,30%	32,37%	31,30%	30,81%	32,90%
Pes	52,87%	45,31%	44,33%	43,60%	48,25%	48,99%	47,23%

Monachinae

	<i>Lept.</i>	<i>Omm.</i>	<i>Mirounga</i>	<i>Ommatophoca 2</i>		<i>Lept. 3</i>	Mittelwerte
Femur	15,15%	13,84%	16,09%	12,69%	13,36%	14,77%	14,32%
Crus	35,05%	38,20%	35,94%	32,69%	31,49%	34,75%	34,69%
Pes	49,81%	47,95%	47,97%	54,62%	55,15%	50,48%	51,00%

	Phocinae	4	Mittelwerte
Femur	16,60%	16,00%	16,30%
Crus	32,20%	39,00%	35,60%
Pes	51,20%	45,00%	48,10%

alle Daten gemessen anhand von Zeichnungen und Fotos montierter Skelette sowie Einzelknochen eines Individuums

- 1 Bisailon & Piérard 1981
- 2 Piérard & Bisailon 1978
- 3 Piérard 1971
- 4 Howell 1929

C) Längen der Metapodalia

Metacarpalia

prozentualer Anteil am Humerus

	Metacarpus III ⁽¹⁾		Metacarpus III ⁽²⁾		
	rumpfflex.	gedrungen	Otariidae	Phocinae	Monachinae
	33,79%	34,73%	41,90%	47,18%	44,96%
	35,63%		35,81%	34,24%	31,71%
	35,77%		46,79%		
			34,61%		
Mittelwert	35,06%	34,73%	39,78%	40,71%	38,33%

prozentualer Anteil an der Manus (umgerechnet nach Mittelwerten)

MC I ⁽³⁾

rumpfflex.	gedrungen	Otariidae	Phocinae	Monachinae	Odobenus
41,30%	44,08%	22,89%	26,49%	22,32%	39,31%

Metatarsalia

prozentualer Anteil am Femur

	Metatarsus III ⁽¹⁾		Metatarsus III ⁽²⁾		
	rumpfflex.	gedrungen	Otariidae	Phocinae	Monachinae
	45,92%	38,63%	63,18%	69,26%	58,87%
	40,63%		55,68%	59,28%	48,10%
	44,27%		67,31%		
			57,06%		
Mittelwert	43,61%	38,63%	60,81%	64,27%	53,48%

prozentualer Anteil am Pes (umgerechnet nach Mittelwerten)

MT V ⁽³⁾

rumpfflex.	gedrungen	Otariidae	Phocinae	Monachinae	Odobenus
34,24%	45,44%	21,37%	21,78%	15,02%	29,35%

1 Holmes 1980

2 Bebej 2009

3 Bisailon & Piérard 1981

Anhang 25: Datensätze für die Evolution der pinnipeden Gruppen**Otariidae**

Länge der Hinter- und Vorderextremitäten in den einzelnen evolutiven Zwischenstufen

rumpfflexible Ausgangskonstruktion (0)

	0	1	2	3	4	Ziel
Scapula	20,26%	20,99%	21,72%	22,45%	23,18%	23,91%
Humerus	29,66%	27,58%	25,49%	23,40%	21,32%	19,23%
Antebrachium	24,90%	24,61%	24,31%	24,02%	23,73%	23,44%
Manus	25,18%	26,83%	28,48%	30,13%	31,78%	33,42%

	0	1	2	3	4	Ziel
Femur	28,27%	25,94%	23,61%	21,28%	18,94%	16,61%
Crus	35,72%	35,77%	35,81%	35,86%	35,91%	35,95%
Pes	36,01%	38,26%	40,51%	42,77%	45,02%	47,27%

Anteil der Metapodalia and Manus/Pes

	0	1	2	3	4	Ziel
Metacarpus	41,30%	37,62%	33,94%	30,25%	26,57%	22,89%
Metatarsus	34,24%	31,67%	29,09%	26,52%	23,94%	21,37%

gedrungene Ausgangskonstruktion (0)

	0	1	2	3	4	Ziel
Scapula	21,45%	21,94%	22,43%	22,92%	23,42%	23,91%
Humerus	28,57%	26,70%	24,83%	22,97%	21,10%	19,23%
Antebrachium	27,48%	26,67%	25,86%	25,05%	24,24%	23,44%
Manus	22,51%	24,69%	26,87%	29,06%	31,24%	33,42%

	0	1	2	3	4	Ziel
Femur	35,42%	31,66%	27,90%	24,14%	20,37%	16,61%
Crus	34,46%	34,76%	35,06%	35,36%	35,66%	35,95%
Pes	30,11%	33,54%	36,98%	40,41%	43,84%	47,27%

Anteil der Metapodalia and Manus/Pes

	0	1	2	3	4	Ziel
Metacarpus	44,08%	39,84%	35,60%	31,37%	27,13%	22,89%
Metatarsus	45,44%	40,63%	35,81%	31,00%	26,18%	21,37%

Phocinae

Länge der Hinter- und Vorderextremitäten in den einzelnen evolutiven Zwischenstufen

rumpfflexible Ausgangskonstruktion (0)

	0	1	2	3	4	Ziel
Scapula	20,26%	20,97%	21,67%	22,38%	23,09%	23,80%
Humerus	29,66%	27,87%	26,08%	24,28%	22,49%	20,70%
Antebrachium	24,90%	24,66%	24,41%	24,17%	23,93%	23,68%
Manus	25,18%	26,51%	27,83%	29,16%	30,49%	31,81%

	0	1	2	3	4	E
Femur	28,27%	25,88%	23,48%	21,09%	18,69%	16,30%
Crus	35,72%	35,70%	35,67%	35,65%	35,62%	35,60%
Pes	36,01%	38,43%	40,85%	43,26%	45,68%	48,10%

Anteil der Metapodalia and Manus/Pes

	0	1	2	3	4	Ziel
Metacarpus	41,30%	38,34%	35,37%	32,41%	29,45%	26,49%
Metatarsus	34,24%	31,75%	29,26%	26,76%	24,27%	21,78%

gedrungene Ausgangskonstruktion (0)

	0	1	2	3	4	Ziel
Scapula	21,45%	21,92%	22,39%	22,86%	23,33%	23,80%
Humerus	28,57%	26,99%	25,42%	23,85%	22,27%	20,70%
Antebrachium	27,48%	26,72%	25,96%	25,20%	24,44%	23,68%
Manus	22,51%	24,37%	26,23%	28,09%	29,95%	31,81%

	0	1	2	3	4	Ziel
Femur	35,42%	31,60%	27,77%	23,95%	20,12%	16,30%
Crus	34,46%	34,69%	34,92%	35,15%	35,37%	35,60%
Pes	30,11%	33,71%	37,31%	40,91%	44,50%	48,10%

Anteil der Metapodalia and Manus/Pes

	0	1	2	3	4	Ziel
Metacarpus	44,08%	40,56%	37,04%	33,52%	30,01%	26,49%
Metatarsus	45,44%	40,71%	35,98%	31,24%	26,51%	21,78%

Monachinae

Länge der Hinter- und Vorderextremitäten in den einzelnen evolutiven Zwischenstufen

rumpfflexible Ausgangskonstruktion (0)

	0	1	2	3	4	Ziel
Scapula	20,26%	21,04%	21,82%	22,60%	23,39%	24,17%
Humerus	29,66%	27,73%	25,79%	23,86%	21,93%	19,99%
Antebrachium	24,90%	24,22%	23,55%	22,87%	22,19%	21,52%
Manus	25,18%	27,01%	28,84%	30,67%	32,50%	34,33%

	0	1	2	3	4	Ziel
Femur	28,27%	25,48%	22,69%	19,90%	17,11%	14,32%
Crus	35,72%	35,51%	35,31%	35,10%	34,89%	34,69%
Pes	36,01%	39,01%	42,00%	45,00%	48,00%	51,00%

gedrungene Ausgangskonstruktion (0)

	0	1	2	3	4	Ziel
Scapula	21,45%	21,99	22,53	23,08	23,62	24,17%
Humerus	28,57%	26,85%	25,14%	23,42%	21,71%	19,99%
Antebrachium	27,48%	26,29%	25,10%	23,90%	22,71%	21,52%
Manus	22,51%	24,87%	27,23%	29,60%	31,96%	34,33%

	0	1	2	3	4	Ziel
Femur	35,42%	31,20%	26,98%	22,76%	18,54%	14,32%
Crus	34,46%	34,51%	34,55%	34,60%	34,64%	34,69%
Pes	30,11%	34,29%	38,47%	42,64%	46,82%	51,00%

Odobenus

Länge der Hinter- und Vorderextremitäten in den einzelnen evolutiven Zwischenstufen

rumpfflexible Ausgangskonstruktion (0)

	0	1	2	3	4	Ziel
Scapula	20,26%	21,80%	23,35%	24,90%	26,44%	27,99%
Humerus	29,66%	28,82%	27,99%	27,15%	26,31%	25,48%
Antebrachium	24,90%	24,14%	23,38%	22,62%	21,86%	21,10%
Manus	25,18%	25,23%	25,28%	25,33%	25,38%	25,44%

	0	1	2	3	4	Ziel
Femur	28,27%	26,59%	24,91%	23,24%	21,56%	19,88%
Crus	35,72%	35,16%	34,59%	34,03%	33,46%	32,90%
Pes	36,01%	38,25%	40,50%	42,74%	44,98%	47,23%

Anteil der Metapodalia and Manus/Pes

	0	1	2	3	4	Ziel
Metacarpus	41,30%	40,90%	40,50%	40,10%	39,71%	39,31%
Metatarsus	34,24%	33,26%	32,28%	31,31%	30,33%	29,35%

gedrungene Ausgangskonstruktion (0)

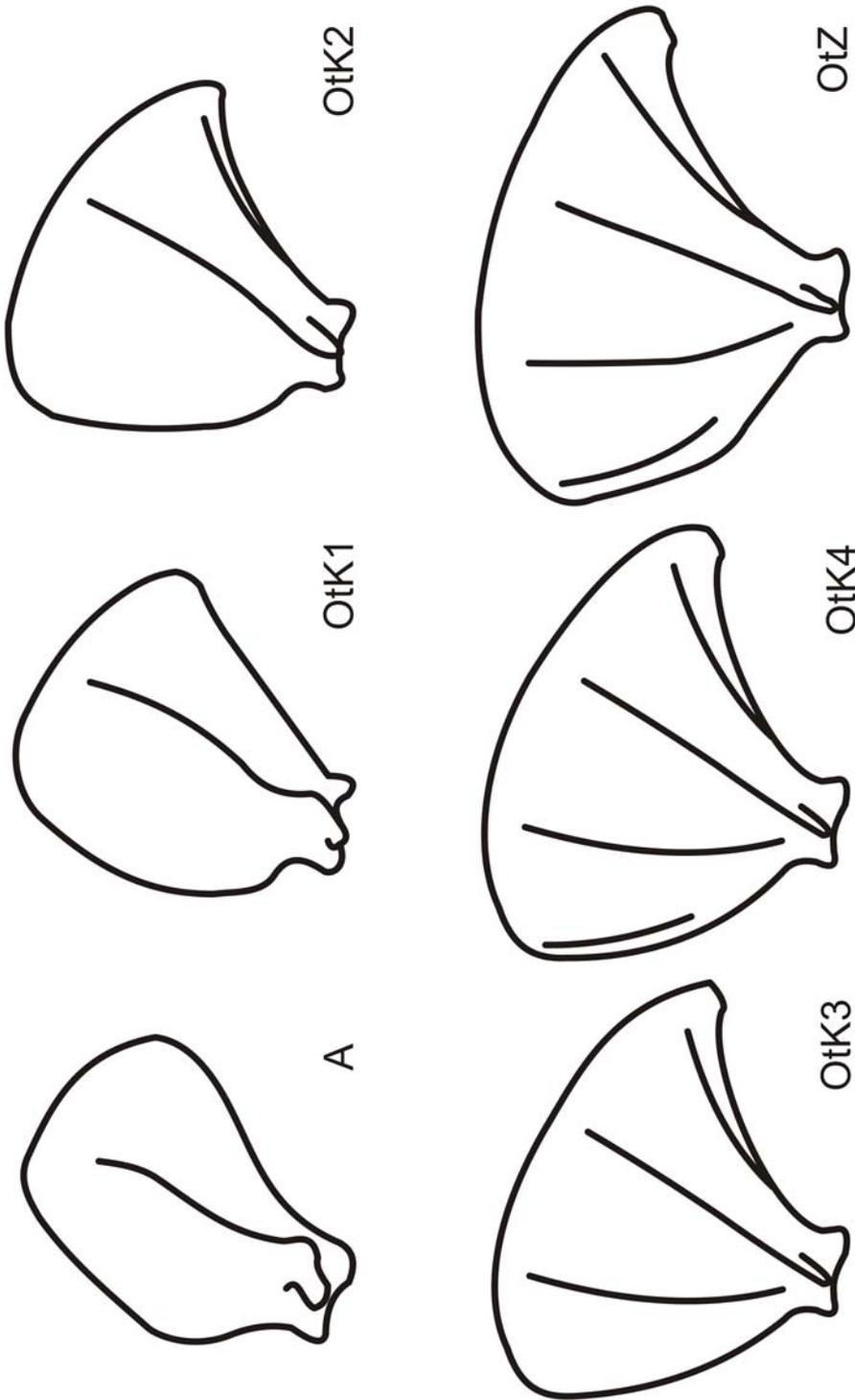
	0	1	2	3	4	Ziel
Scapula	21,45%	22,75%	24,06%	25,37%	26,68%	27,99%
Humerus	28,57%	27,95%	27,33%	26,71%	26,09%	25,48%
Antebrachium	27,48%	26,21%	24,93%	23,65%	22,38%	21,10%
Manus	22,51%	23,09%	23,68%	24,26%	24,85%	25,44%

	0	1	2	3	4	Ziel
Femur	35,42%	32,31%	29,21%	26,10%	22,99%	19,88%
Crus	34,46%	34,15%	33,84%	33,52%	33,21%	32,90%
Pes	30,11%	33,54%	36,96%	40,38%	43,80%	47,23%

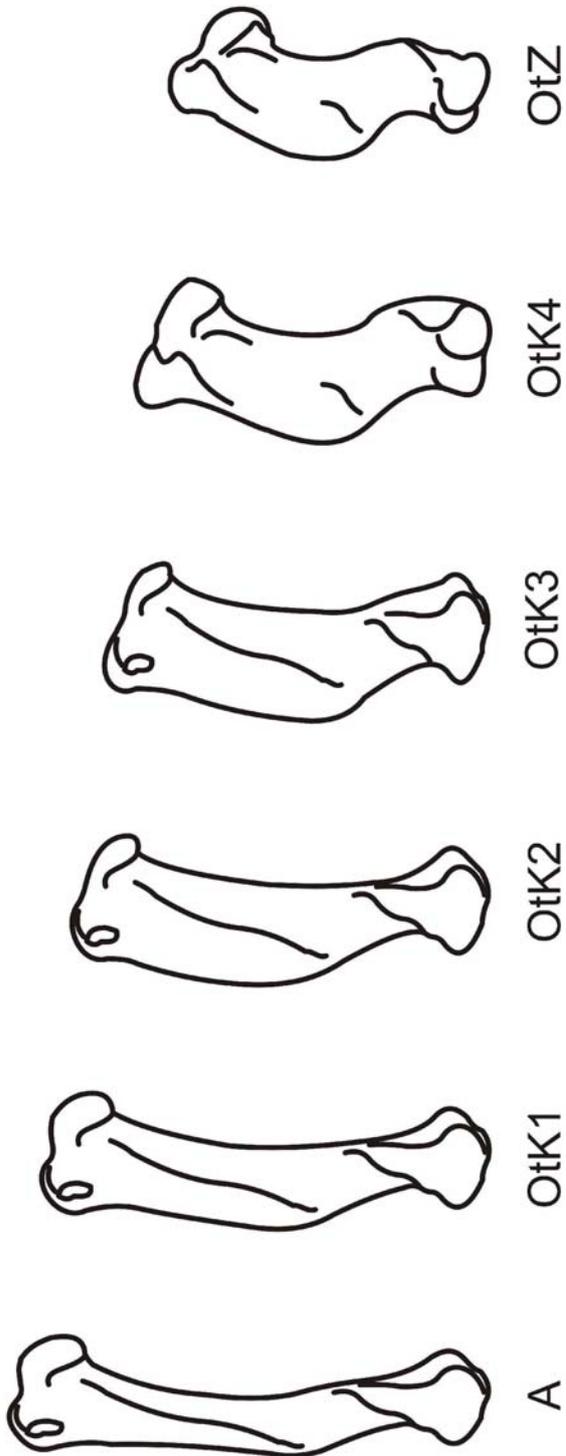
Anteil der Metapodalia and Manus/Pes

	0	1	2	3	4	Ziel
Metacarpus	44,08%	43,13%	42,17%	41,22%	40,26%	39,31%
Metatarsus	45,44%	42,22%	39,00%	35,79%	32,57%	29,35%

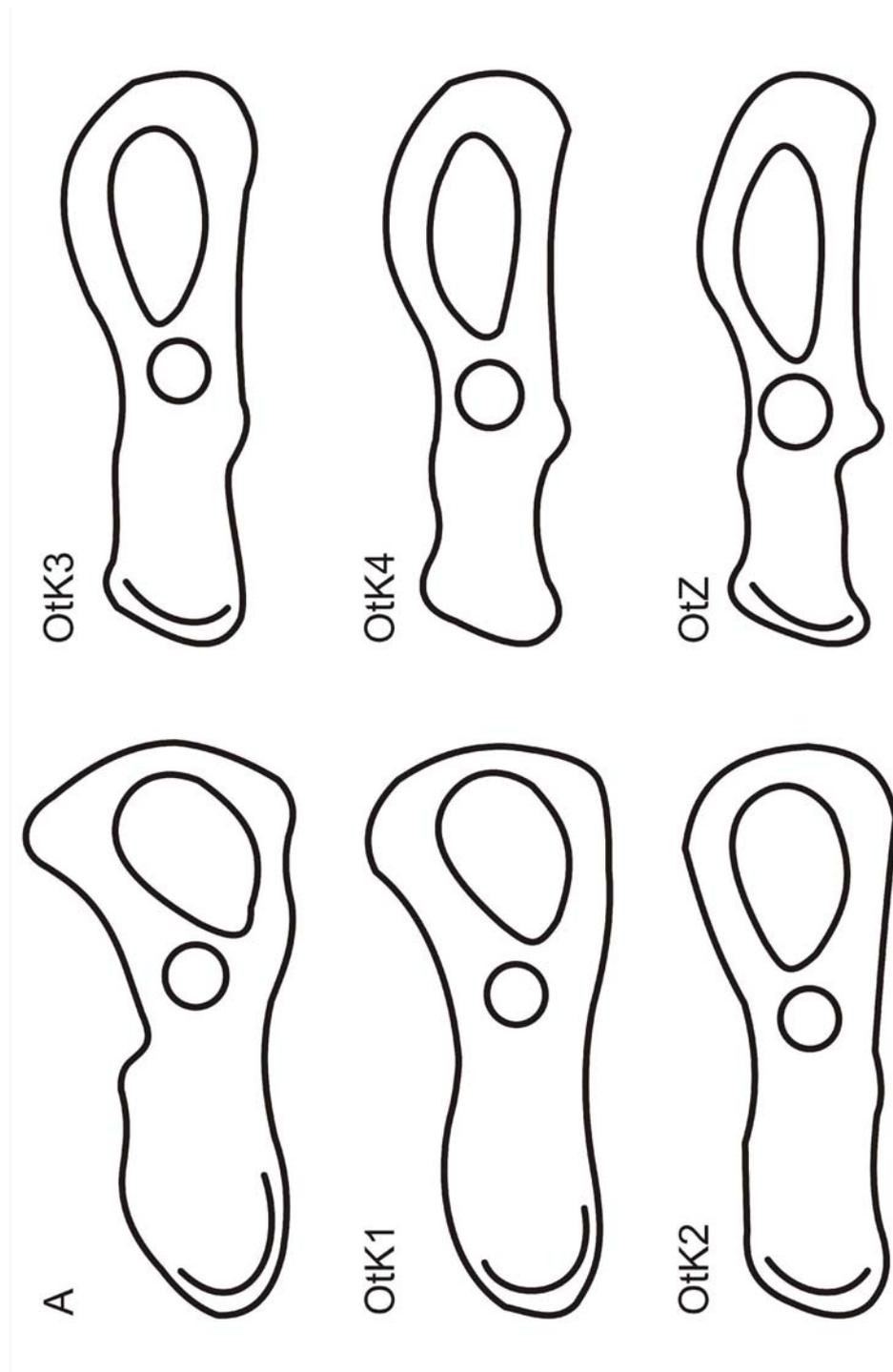
Anhang 26: Evolution der Scapula der Otariidae



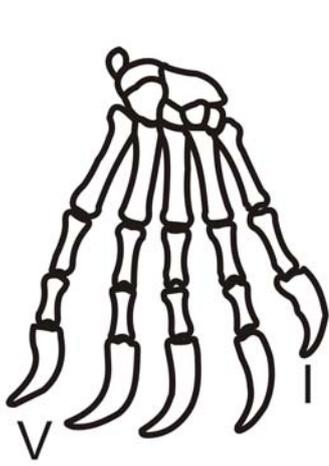
Anhang 27: Evolution des Humerus der Otariidae



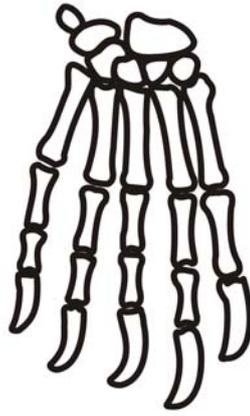
Anhang 28: Evolution des Pelvis der Otariidae



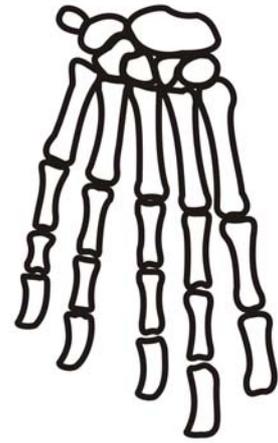
Anhang 29: Evolution der Manus der Otariidae



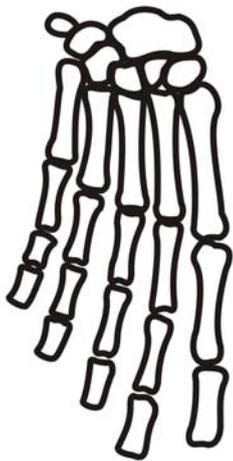
A



OtK1



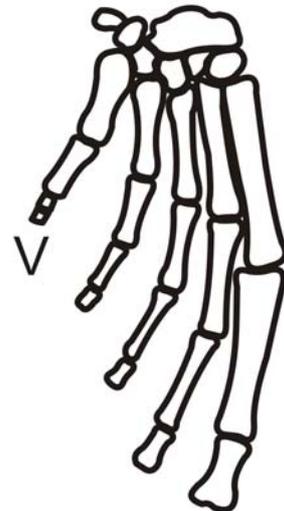
OtK2



OtK3

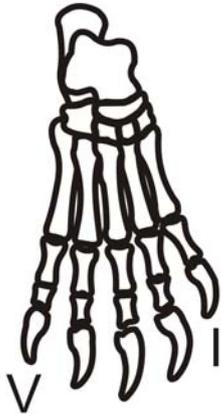


OtK4

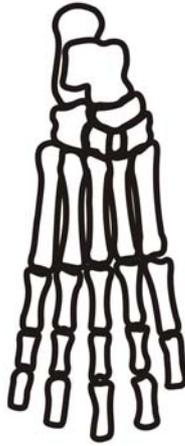


OtZ I

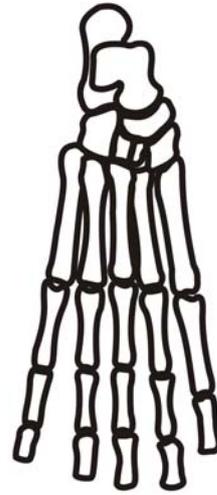
Anhang 30: Evolution des Pes der Otariidae



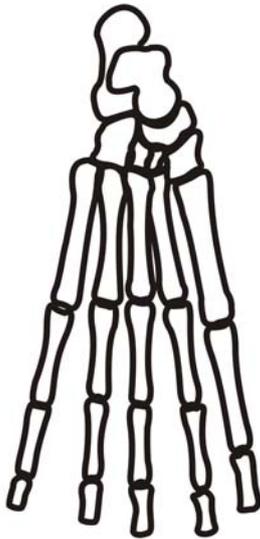
A



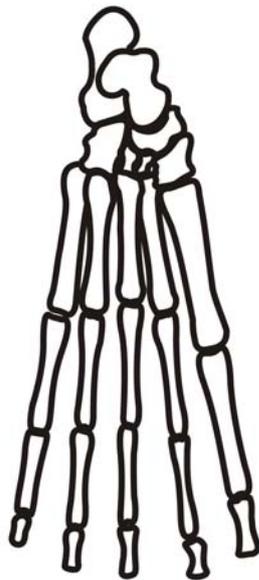
OtK1



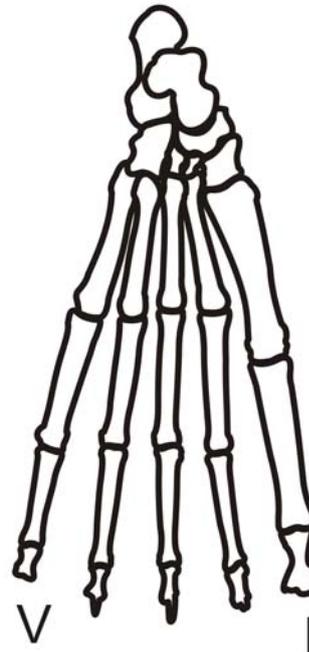
OtK2



OtK3



OtK4



OtZ

Anhang 31: Evolution der Scapula der Phocinae



PhK2



PhZ



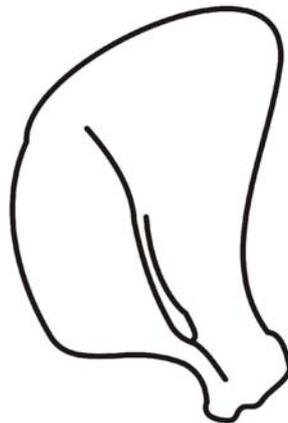
PhK1



PhK4

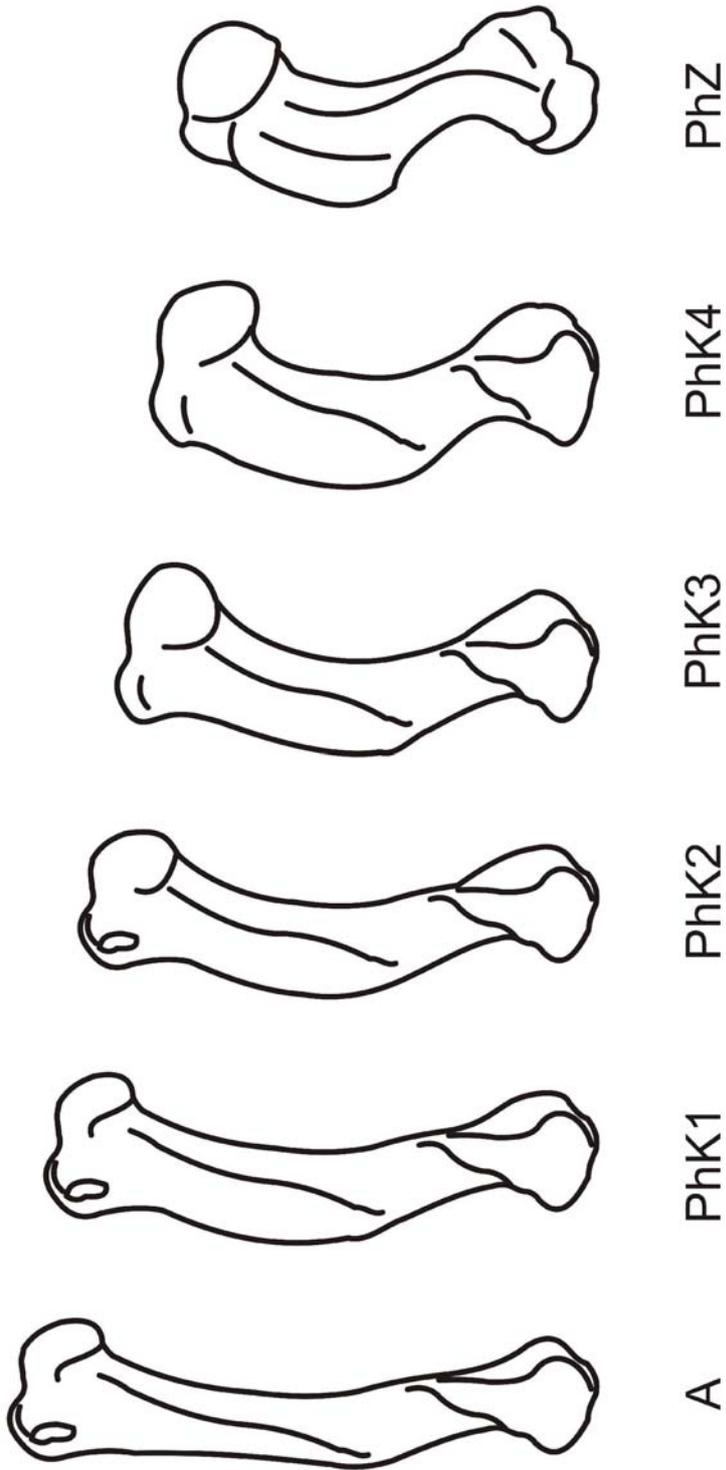


A

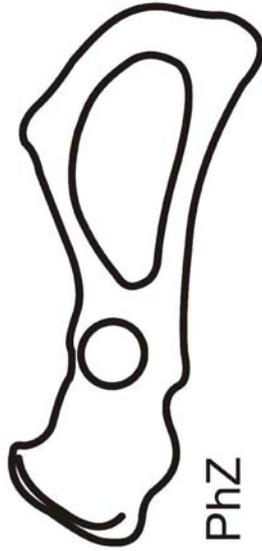
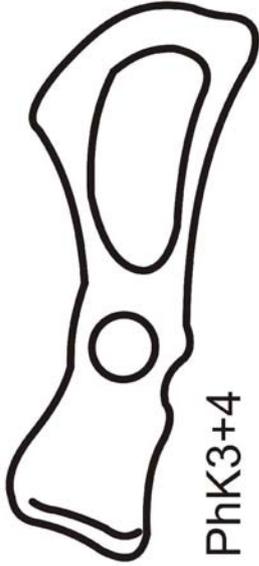


PhK3

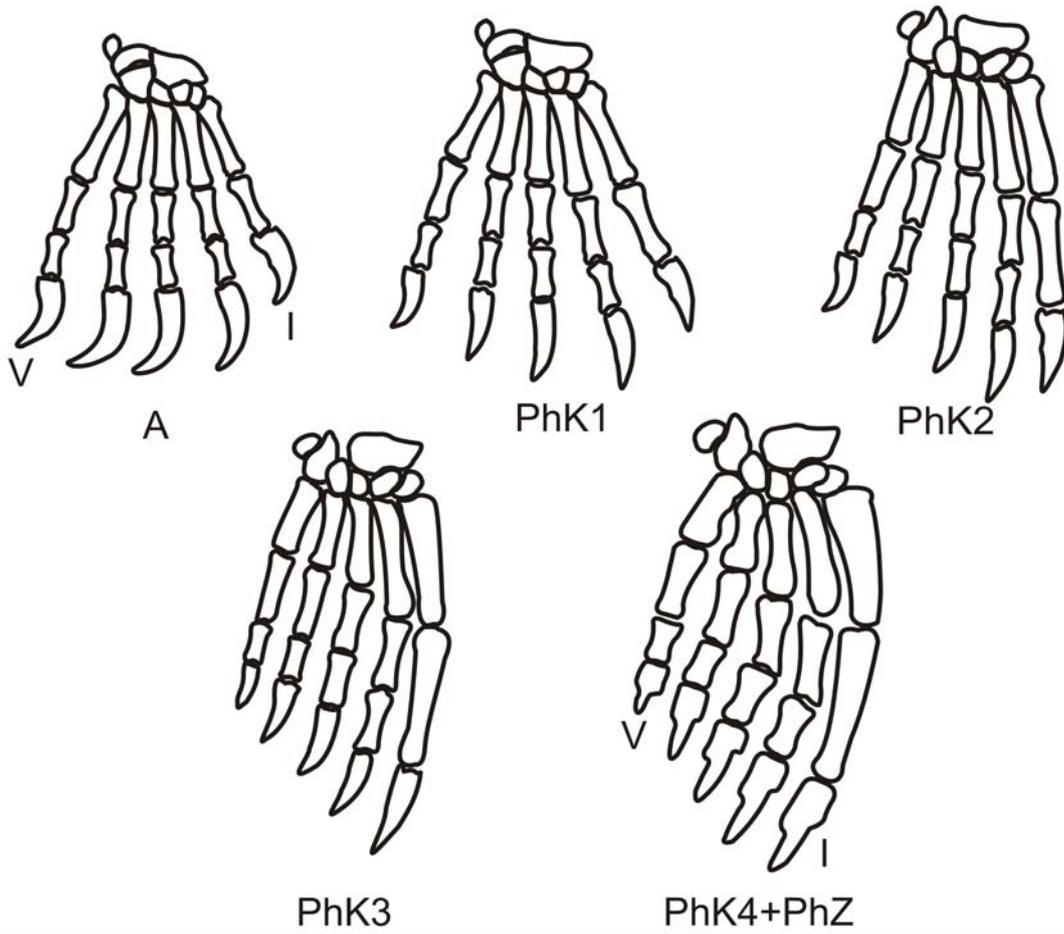
Anhang 32: Evolution des Humerus der Phocinae



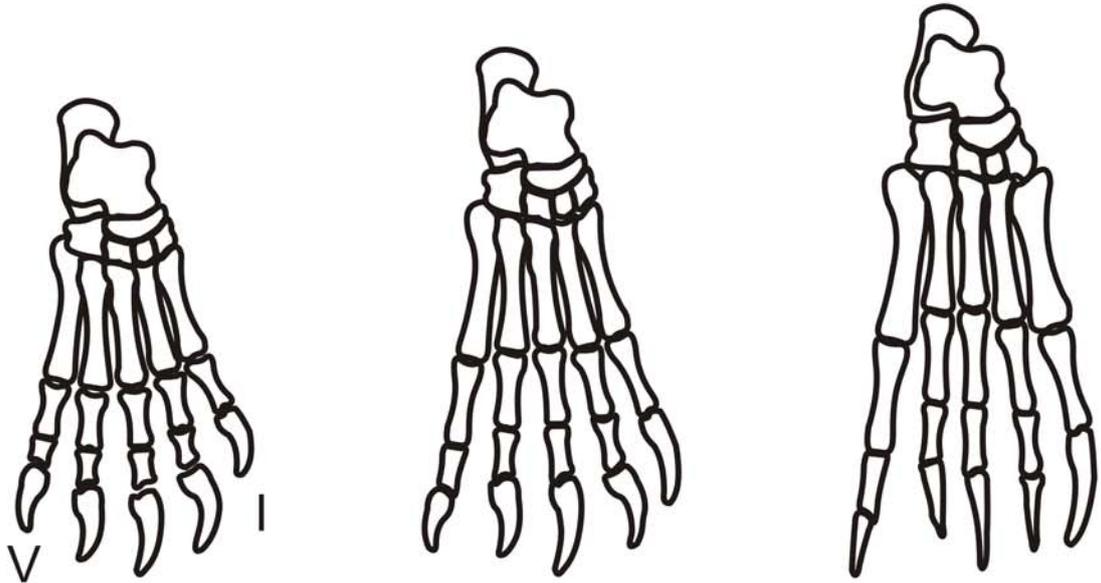
Anhang 33: Evolution des Pelvis der Phocinae



Anhang 34: Evolution der Manus der Phocinae



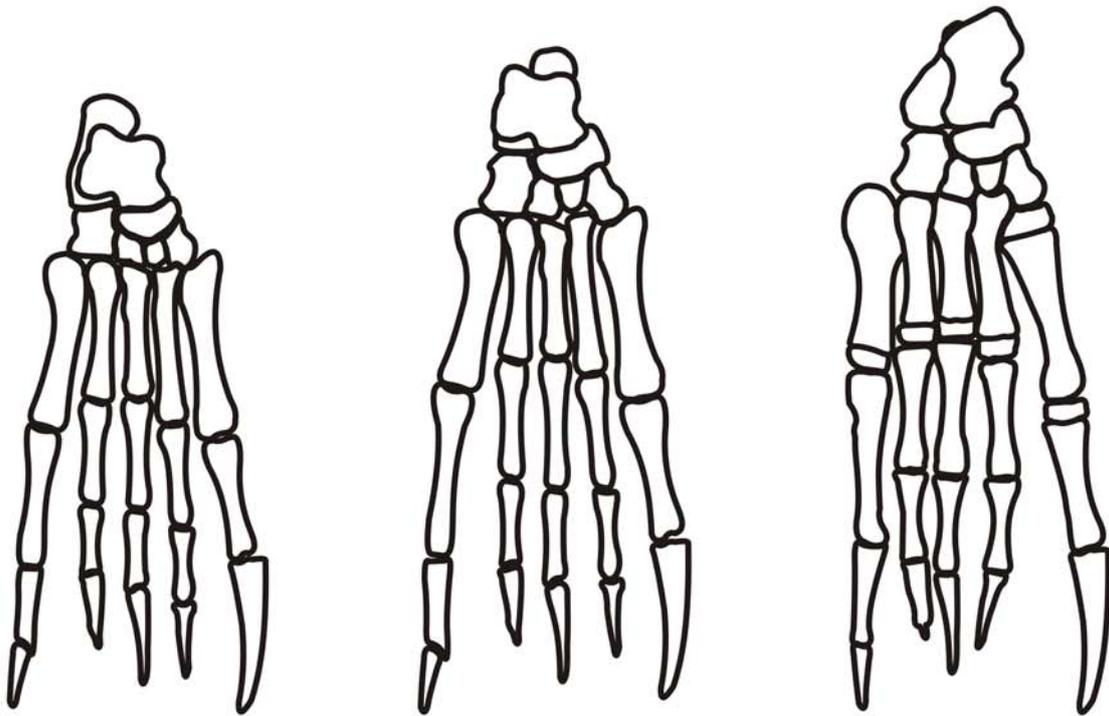
Anhang 35: Evolution des Pes der Phocinae



A

PhK1

PhK2

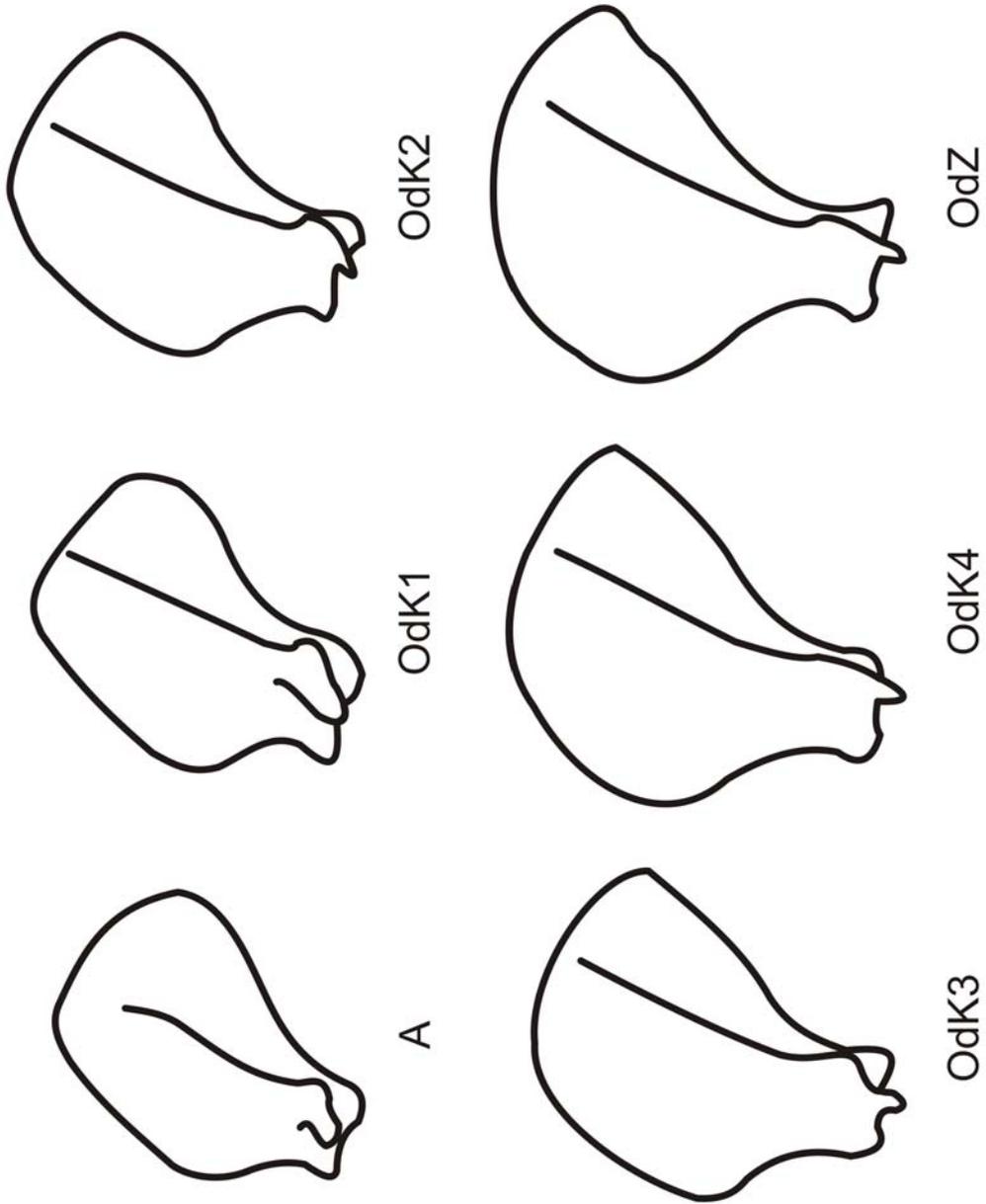


PhK3

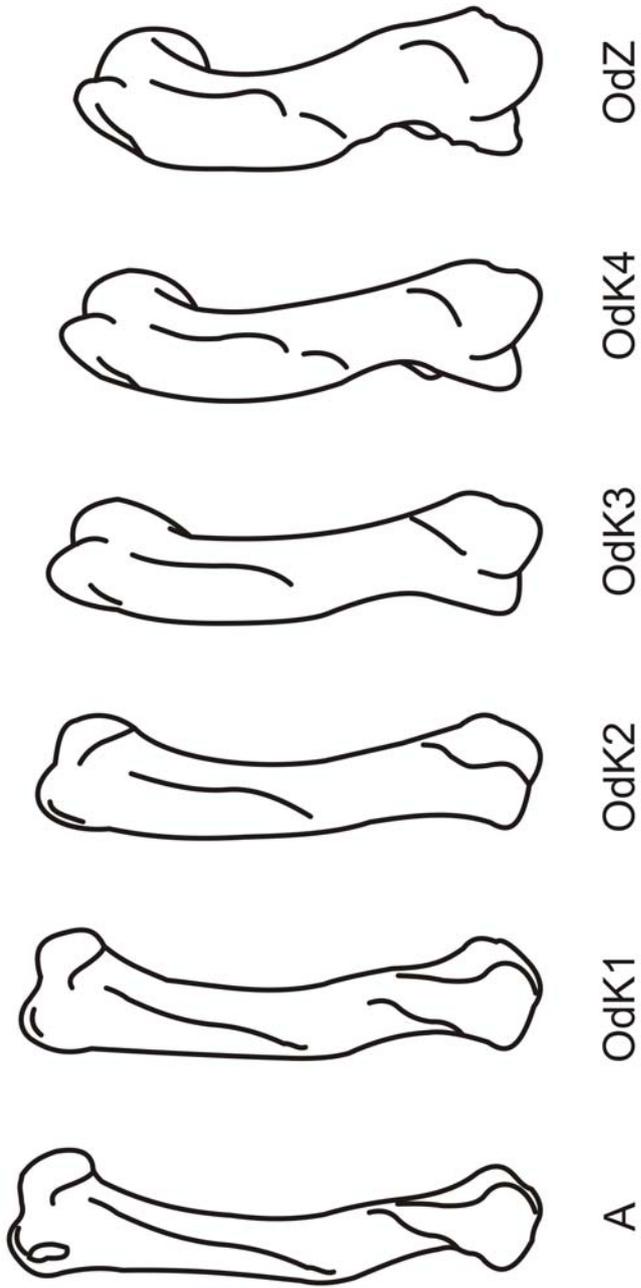
PhK4

V PhZ I

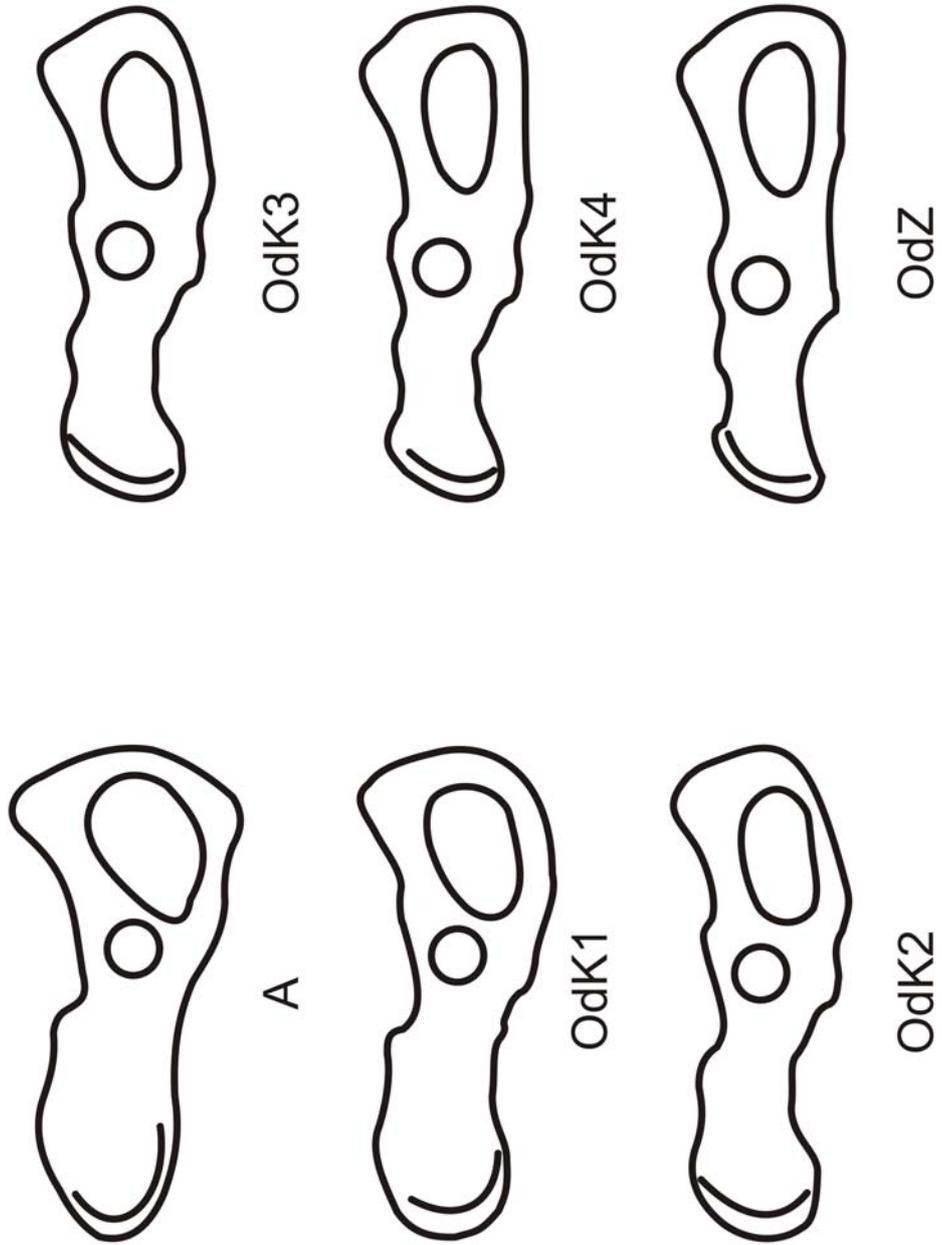
Anhang 36: Evolution der Scapula von *Odobenus*



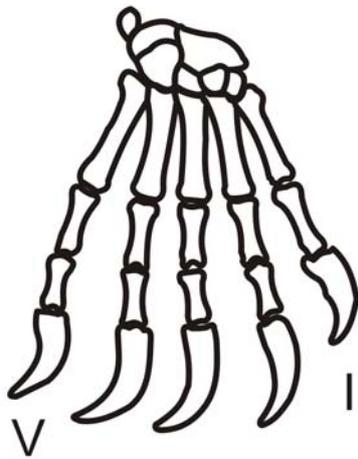
Anhang 37: Evolution des Humerus von *Odobenus*



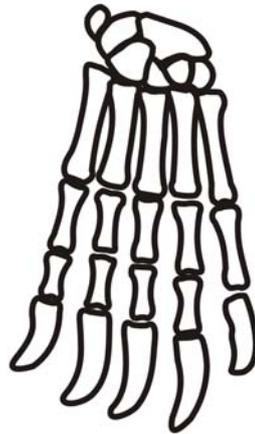
Anhang 38: Evolution des Pelvis von *Odobenus*



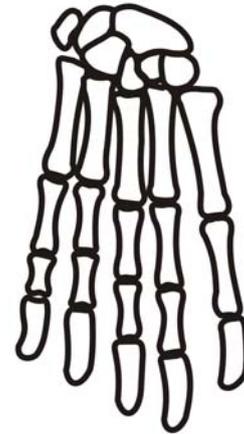
Anhang 39: Evolution der Manus von *Odobenus*



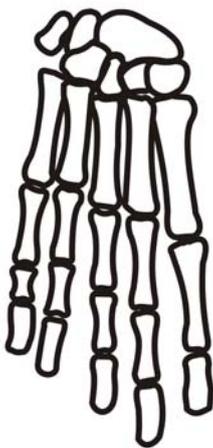
A



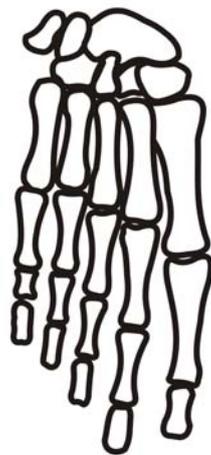
OdK1



OdK2



OdK3

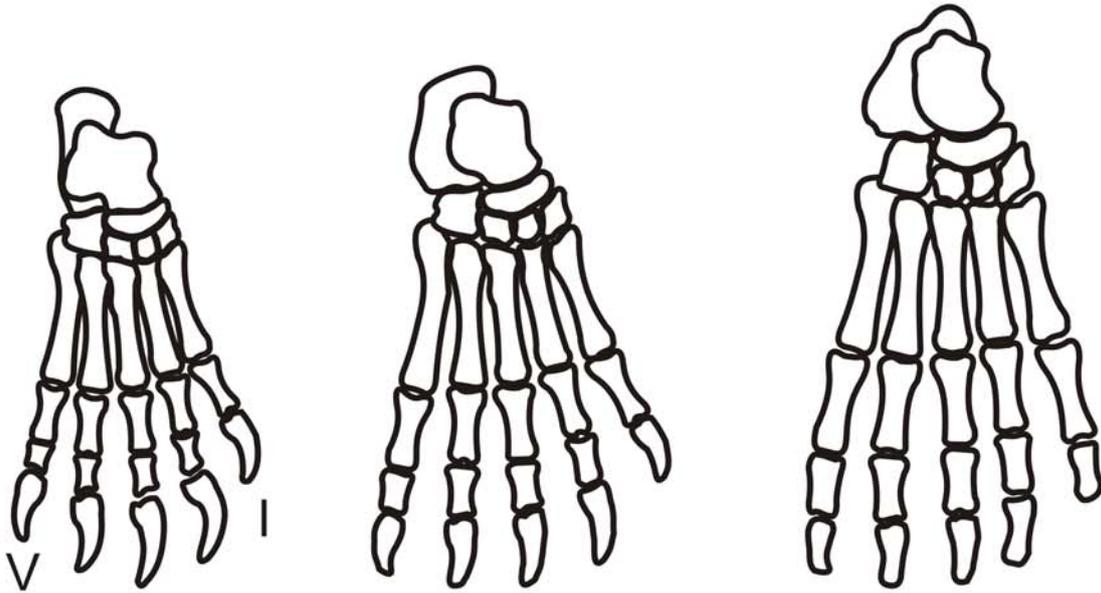


OdK4



OdZ

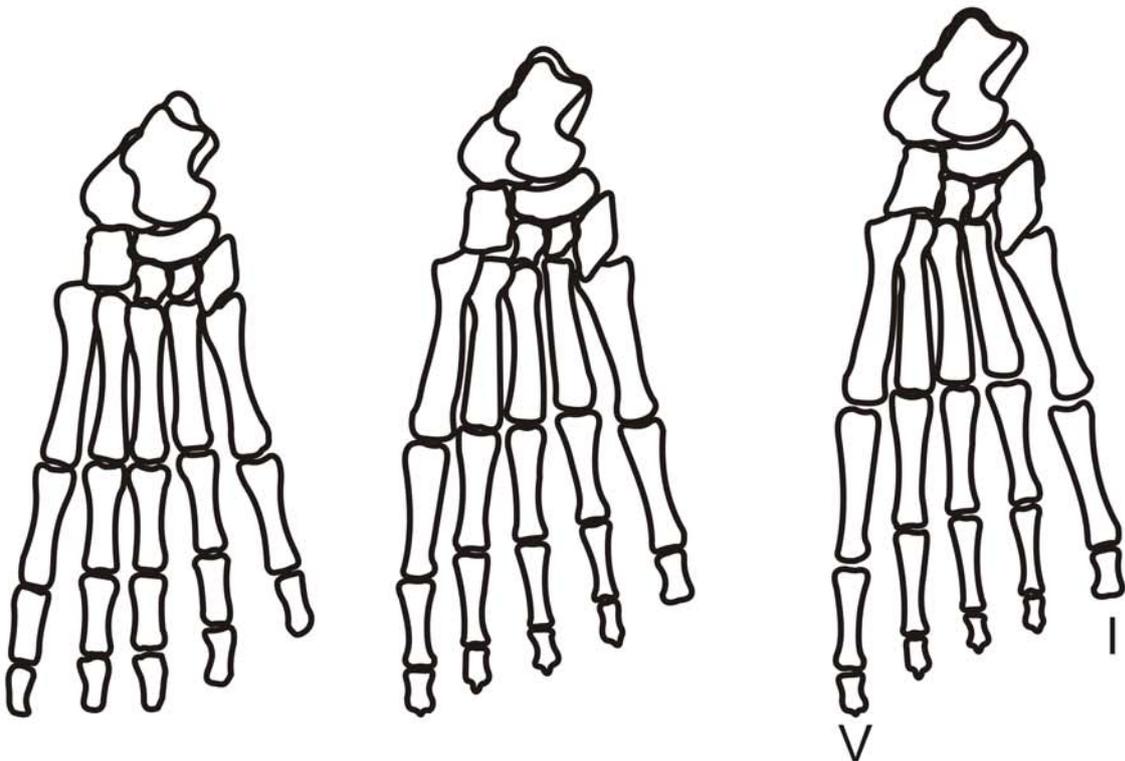
Anhang 40: Evolution des Pes von *Odobenus*



A

OdK1

OdK2



OdK3

OdK4

OdZ